

УДК 575.113.2:575.17:575.8

ЭВОЛЮЦИЯ ДАРВИНИЗМА. КЛАССИЧЕСКИЙ ЭТАП: 1859–1926 ГОДЫ

Ю. В. ВАГИН

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
Украина, 03143, г. Киев, ул. акад. Заболотного, 150
e-mail: v.i.kashuba@imbg.org.ua

Рассмотрено развитие теории Дарвина с 1859 по 1926 годы. Доминирующая на этом этапе «слитно-эфемерная» теория наследственности разрушала ядро дарвиновской концепции — представление о естественном отборе, как ведущем факторе эволюции. Результаты исследований генетиков первых десятилетий XX века также указывали на бесплодность теории естественного отбора, как фактора, направляющего процесс биологической эволюции.

Ключевые слова: «происхождение видов»; «неопределенная» наследственная изменчивость; «определенная» наследственная изменчивость; естественный отбор; «слитно-эфемерная» теория наследственности; «константно-корпускулярная» теория наследственности.

Ко времени выхода «Происхождения видов...» [1] уже существовали разнообразные концепции эволюции живой природы [2–4]. Хотя Дарвин не был пионером на данном поприще, однако, во многом благодаря ему, идея исторического развития организмов утвердилась и является основополагающей в современной биологии. Учение Дарвина базировалось на принципах наследственности и индивидуальной изменчивости, предполагающих, что в группе особей одного вида может индуцироваться, накапливаться и распространяться в процессе свободного скрещивания разнообразная наследственная изменчивость. Таким образом, как отмечал Ричард Левонтин, Дарвин осуществил замену «метафизического взгляда на изменчивость организмов материалистическим» [4]. Фактически это означало, что на место «определенной» наследственной изменчивости Ламарка, как основного эволюционного материала, встала «неопределенная» наследственная изменчивость Дарвина.

Главным теоретическим постулатом дарвинизма являлась концепция естественного отбора: природного механизма, определяющего ход и направление биологической эволюции [1]. В соответствии с ней естественный отбор консолидировал у потомков в ряду поколений небольшие наследственные изменения: «неопределенные» (по отношению к генерирующим их факторам) и полезные (в функциональном плане). Так прокладывался путь усовершенствованию существовавших или созданию новых признаков, повышавших приспособленность организмов.

При этом возникновение ряда адаптивных признаков, в первую очередь связанных с упражнением и не упражнением органов, Дарвин, следуя за Ламарком, связывал с «определённой» изменчивостью; источником «благоприобретенных» признаков.

Труд Дарвина вызвал широкий интерес не только в научной среде, но и за ее пределами [3]. Наряду с положительными отзывами о нем, последовали и критические высказывания. Самой острой стрелой, направленной в адрес естественного отбора (подчеркнём, что научная критика дарвинизма это, в первую очередь, критика теории естественного отбора), была работа Дженкина [5], базирующаяся на принципах доминирующей в то время «слитно-эфемерной» теории наследственности.

Данная теория представляла материал наследственности каждого из родителей в виде некой жидкой субстанции (плазмы), которая, смешиваясь при зачатии потомства, утрачивала свои изменения, возникшие у родителей [3, 5].

Результаты математического анализа, проведенного Дженкином, подтверждали это положение [5]. Основываясь на своих расчетах, он пришел к выводу о том, что любой случайно возникший у родителей полезный признак, повышающий приспособленность их потомства, в условиях свободных внутривидовых скрещиваний будет «растворяться» в ряду поколений и постепенно исчезнет в «болоте обычных признаков»; так называемый «аргумент заболачивания» Дженкина.

В соответствии с вышеизложенным напрашивается очевидный вывод: «слитно-эфемерная» теория по своей сущности не может служить опорой любой концепции биологической эволюции, использующей в качестве эволюционного материала наследственные изменения.

Однако Дженкин попытался найти выход из данного тупика. Он предположил, что полезный признак может сохраниться в популяции, но только при условии его одновременного возникновения у большого числа особей [5]. Для реализации этого, он подразумевал наличие особого природного механизма «индукции-поддержания» наследственных изменений. Этот механизм путем постоянного и целенаправленного влияния конкретных условий внешней среды на организмы мог генерировать у них и фиксировать в ряду их поколений так называемые «определенные» наследственные изменения. Таким образом, открывался путь биологической эволюции по Ламарку.

Очевидно, что взгляд на природу наследственности и изменчивости организмов с позиций «слитной» теории разрушал ядро дарвиновской концепции, а именно — представление о естественном отборе, как ведущем факторе эволюции, консолидирующем у потомков в ряду поколений небольшие случайно возникающие — «неопределенные» — наследственные изменения, повышающие их приспособленность.

Сам Дарвин отчетливо представлял недостатки «слитно-эфемерной» теории наследственности, в частности невозможность объяснения с ее позиций фиксируемого у потомков отдаленных поколений феномена проявления «исчезнувших» признаков их предков [6]. Данная теория являлась постоянным источником

головной боли Дарвина, занозой в теле его эволюционного учения.

И все же, несмотря на это, Дарвин в шестом издании «Происхождения видов» [6] сделал ряд принципиальных уступок ламаркизму, связанных с характером наследственных изменений, используемых в ходе биологической эволюции. Речь идет о повышении вклада в указанный процесс «определенной» изменчивости и, как следствие этого, «благоприобретенных» признаков.

Первой из главных причин этому явились аргументы Дженкина [5] выдвинутые против теории естественного отбора, как основного фактора, определяющего ход и направление биологической эволюции. Дарвин пришел к выводу, что вряд ли можно сомневаться в правоте данной аргументации Дженкина, суть которой была изложена выше.

Что касается второй причины, то она происходила из неудовлетворенности Дарвина многолетними бесплодными попытками найти прямые доказательства формообразовательного действия естественного отбора. При этом собранные в его монографии «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» многочисленные результаты действия искусственного отбора, являлись, по мнению Дарвина, прямыми доказательствами правоты взглядов Ламарка на эволюцию видов [7].

Кроме того Дарвин разработал оригинальную концепцию наследственности и изменчивости организмов: временную теорию пангенезиса, представленную в качестве главы упомянутой выше монографии, опубликованной 1868 году. Разработку временной теории пангенезиса можно считать ответом на критические высказывания в адрес учения Дарвина, изложенные в статье Дженкина [5], опубликованной годом ранее. В соответствии с теорией пангенезиса, все клетки и ткани на различных стадиях развития организма образуют мельчайшие частицы — «геммулы», носители наследственной информации. В дальнейшем «геммулы» переносятся по сосудистой системе животных и растений из соматических клеток в половые клетки. Таким путем в половых клетках накапливается информация о структуре и функциях всех частей организма. Это позволяет родителям сохранять и передавать потомкам наследственный материал вида, включающий «определенные» наследственные изменения, возникающие у родителей в течение жизни. Дарвин не исключал, что в некоторых случаях «гемму-

лы» находятся в «дремлющем состоянии» и начинают функционировать лишь спустя несколько поколений; именно этим, по его мнению, обусловлено появление у потомков признаков далеких предков.

Таким образом, временная теория пангенезиса с одной стороны дала обоснование представленным в работах Дарвина фактам наследования «благоприобретённых» признаков в соответствии с механизмом эволюции по Ламарку, а с другой стороны — объяснила феномен «проявления исчезнувших признаков предков» у отдаленных потомков.

И все же сомнения в правоте Ламарка не покидали Дарвина. На это указывает тот факт, что ни в одном издании «Происхождения видов» временная теория пангенезиса не упоминается. Но при этом у Дарвина, начиная с его черновых набросков за 1842 и 1844 годы и заканчивая текстом шестого, последнего прижизненного издания «Происхождения видов», сквозит неудовлетворенность существующем положением дел в осмыслении проблемы наследственности и изменчивости организмов, остро ощущается необходимость альтернативного взгляда на природу наследственности [6].

Следовательно, «переход на позиции ламаркизма», не означал полного отказа Дарвина от своей первоначальной модели биологической эволюции видов [1]. Скорее этот «переход» можно оценить, как тактическое отступление от нее, поскольку сам Дарвин надеялся, что со временем будут получены прямые доказательства в пользу ведущей роли естественного отбора в указанном эволюционном процессе, а сложившееся положение дел определяется лишь болезнью роста самой теории, а не ее фундаментальными изъянами [6].

Зададимся двумя вопросами. Каким образом корреспондируют представления о наследственности и изменчивости, сформулированные в рамках временной теории пангенезиса, с аналогичными представлениями, заложенными в теории естественного отбора? А также, можно ли было считать теорию естественного отбора, в момент её разработки, научной теорией?

Начнем с первого вопроса. Из теории естественного отбора следует, что наследственный материал должен характеризоваться двумя свойствами: дискретностью, то есть существованием каждой единицы наследственности (функционально/физически) независимо от других аналогичных единиц, а также константностью. Дискрет-

ность обеспечивает в ряду поколений возможность независимой рекомбинации наследственных единиц с их последующей селективной консолидацией, приводящими к повышению приспособленности организмов. Константность наследственного материала гарантирует его сохранность, в том числе при передаче потомству. Именно «константно-корпускулярная» природа наследственного материала обеспечивает естественному отбору выполнение творческой формообразовательной функции.

Отметим, что природа наследственного материала, постулированная временной теорией пангенезиса, также соответствует «константно-корпускулярной».

Теперь сопоставим требования к характеру изменчивости наследственного материала, заложенные в теории естественного отбора и временной теории пангенезиса. Как уже отмечалось выше, основным эволюционным материалом для природной селекции служит «неопределенная» наследственная изменчивость; тогда как временная теория пангенезиса постулирует в качестве такового «определенные» наследственные изменения.

Из этого можно заключить, что объективным источником упомянутых выше сомнений Дарвина являлись требования к характеру изменчивости наследственного материала, скреплявшие воедино его эволюционное учение и отвергавшие ламаркизм, как теорию биологической эволюции. Они проистекали из постулата о том, что основным эволюционным материалом для естественного отбора служит «неопределенная» наследственная изменчивость; только при этом условии может работать естественный отбор, как механизм биологической эволюции. В противном случае, если эволюционным материалом служит «определенная» наследственная изменчивость, естественному отбору (дарвинизму) не остается места в эволюционном процессе. Его место заступает ламаркизм.

Перейдем к вопросу о том, являлась ли теория естественного отбора, в момент ее разработки, научной теорией? Ответ на него принципиален для любой научной теории и вдвойне принципиален для теории естественного отбора, поскольку даже в наше время её научная достоверность порой ставится под сомнение [4].

Одной из важнейших функций научной теории, а возможно самой важной, является эвристическая (предсказательная, прогностическая) функция. Эйнштейн в беседе с Вернером Гейзе-

нбергом определил её весьма оригинально, заметив, что: — «Только теория решает, что является наблюдаемым, а что нет» [8]. Тем самым Эйнштейн указал на ключевое значение эвристической функции для научной теории, поскольку способность прогнозировать — важное следствие теоретического построения, неотъемлемая составляющая так называемой «хорошей» теории. Зачастую, предсказанные теорией и установленные в процессе проверки явления или факты, являются решающим аргументом в её пользу. Например, установленное в процессе проверки общей теории относительности отклонение луча света звезды при его прохождении вблизи солнца, обусловленное искривлением массой солнца пространства-времени, признано одним из решающих аргументов в пользу научной правоты данной теории.

Что касается теории естественного отбора, то производным её эвристической функции является «корпускулярно-константная» теория наследственности и изменчивости. Однако она становится органической составляющей, фундаментом действия естественного отбора, направляющего ход биологической эволюции организмов, лишь при условии, когда в качестве эволюционного материала используется «неопределенная» наследственная изменчивость.

Парадоксальность ситуации состоит в том, что в уже опубликованной в 1865 году работе Грегора Менделя «Опыты над растительными гибридами» [9] были получены экспериментальные доказательства в пользу «корпускулярно-константной» теории наследственности и изменчивости. Представленные в обобщенном виде они выглядят следующим образом [10]: «Все гибридные растения первого поколения одинаковы и проявляют признак одного из родителей; среди гибридов второго поколения появляются растения, как с доминантными, так и с рецессивными признаками в соотношении 3:1; два признака в потомстве ведут себя независимо и во втором поколении встречаются во всех возможных сочетаниях; необходимо различать признаки и их наследственные задатки (растения, проявляющие доминантные признаки, могут в скрытом виде нести задатки рецессивных); объединение мужских и женских гамет случайно в отношении того, задатки каких признаков несут эти гаметы». Однако, несмотря на широкую известность, работа Менделя не получила должной оценки в среде научного сообщества. Более

того, специалисты, разрабатывающие проблему наследственности и изменчивости, отнесли к ней весьма скептически, в том числе по причине того, что полученные Менделем результаты не подтвердили всеобщности установленных им закономерностей [11-13].

Именно по этой последней причине они не стали основанием для разработки всеобъемлющей «корпускулярно-константной» теории наследственности и изменчивости. В основе формирования научной теории всегда лежит соответствующая методология, ещё одна из присущих ей функций. При разработке методологии для «корпускулярно-константной» теории наследственности и изменчивости, как будет показано далее, были использованы умозрительные гипотезы о наследственности Дарвина, Гальтона, Негели и Вейсмана. Гипотеза Дарвина уже изложена выше. Рассмотрим содержание указанных трудов Гальтона, Негели и Вейсмана.

Теория корня Гальтона [14] основывалась на результатах его опытов по переливанию крови кроликам. Анализируя полученные данные, он пришел к заключению о невозможности наследования приобретенных признаков, что противоречило положениям временной теории пангенезиса. Гальтон отрицал перенос «геммул» из соматических клеток в половые клетки. По его мнению, наследственные частицы изначально сосредоточены в половых клетках и определяют процесс эмбрионального развития. В свою очередь Негели постулировал наличие идиоплазмы [15], субстанции несущей наследственные свойства, которыми обладают все клетки организма. Однако при этом допускал наследование свойств, приобретенных измененной идиоплазмой. В 80-х годах XIX века теорию пангенезиса и саму идею о наследовании благоприобретенных признаков резкой критике подверг Вейсман. Он выдвинул гипотезу о существовании в организме особой наследственной субстанции, названной им «зародышевой плазмой» [16], которая в полном объеме присутствует только в половых клетках. В тоже время соматические клетки сохраняют в процессе своей дифференциации лишь небольшую часть «зародышевой плазмы», определяющей их специфику. Таким образом, именно половые клетки, являясь потенциально бессмертными, обеспечивают передачу в ряду поколений всего материала наследственности.

Вейсман принял и развил идею, согласно которой наследственный материал сосредото-

чен в ядерной субстанции клеток, а именно в хромосомах. Если учесть, что о поведении хромосом в митозе и мейозе к концу XIX века было уже довольно много известно, то не удивительно, что теория Вейсмана о зародышевой плазме, переросшая в начале XX века в хромосомную теорию наследственности, во многом подготовила биологов к необходимости коренного пересмотра взглядов на наследственность.

По мнению Филиппченко, проделанная работа обладала двумя основными достоинствами, оказавшими важное влияние на первоначальном этапе формирования теоретического багажа современной генетики [17]. Первое — наследование признаков организмов происходит благодаря наличию в их генетическом материале дискретных, константных и специфических материальных носителей. Второе — указанные носители наследственных свойств сосредоточены в хроматине половых клеток.

Становится очевидным, что науке о наследственности и изменчивости необходимо было пройти длительный путь, чтобы осознать величие вклада скромного монаха из Брно. Начало этому пути положили авторы так называемых умозрительных представлений о наследственности и изменчивости организмов [7, 14–16]. Они разработали методологию генетики и обосновали её всеобъемлющее (общебиологическое) значение. Продолжили его авторы публикаций 1900 года Х. де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак-Зейзенегг [11], подтвердившие историческую правоту Грегора Менделя и возвестившие миру о рождении генетики. Морган и его ученики завершили данный путь созданием классической генетики, основанной на хромосомной теории наследственности Моргана [2, 17]. Один из учеников Моргана, Г. Мёллер, в исследованиях по экспериментальному мутагенезу, показал, что рентгеновское облучение дрозофил вызывает у них широкий спектр мутаций [19]. Говоря иначе, воздействие на дрозофил определённого внешнего фактора, в данном случае рентгеновского облучения, вызвало у них многочисленные «неопределённые» наследственные изменения. Данный результат являлся недостающим аргументом в пользу ведущей роли естественного отбора в биологической эволюции, поскольку, как отмечалось выше, только «неопределённая» наследственная изменчивость могла быть материалом для формообразовательной деятельности естественного отбора в процессе филогенеза.

Однако генетика так и не «разогнала тучи» над учением Дарвина. Более того, результаты генетических исследований первых десятилетий XX века указывали на бесплодность теории естественного отбора, как фактора, направляющего процесс биологической эволюции [3, 18]. В итоге в начале XX века большинство биологов, хотя и принимало концепцию эволюции, но мало кто из них считал, что естественный отбор является её движущей силой. В качестве таковой господствовали неоламаркизм, а также теории ортогенеза, видовых мутаций Хуго де Фриза и комбинативной генетической изменчивости Лотси [2, 20].

Список литературы

1. *Darwin Ch.* On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray. 1859. 162 p.
2. *Воронцов Н. Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс — Традиция. 1999. 640 с.
3. *Медников Б.* Дарвинизм в XX веке. М.: Советская Россия. 1975. 224 с.
4. *Левонтин Р.* Генетические основы эволюции / Левонтин Р. М.: Мир. 1978. 351 с.
5. *Jenkin F.* The Origin of Species. North British Review. 1867. V. 46, P. 277–318.
6. *Дарвин Ч.* Сочинения. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т.3. 839 с.
7. *Дарвин Ч.* Сочинения. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 4 883 с.
8. *Дамур Т.* Мир по Эйнштейну. От теории относительности до теории струн. М.: ООО Альпина нон фикшен. 2016. 330 с.
9. *Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами. М.: Наука. 1965. 158 с.
10. *Самин Д. К.* 100 великих ученых. М.: Вече. 2000 167 с.
11. *Гайсинович А. Е.* Зарождение и развитие генетики. М.: Наука. 1988.424 с
12. *Вагин Ю. В.* «Волшебная палочка» биологии — дар монаха из Брно. К 150 летию публикации работы Г Менделя «Опыты над растительными гибридами». Вісник укр. т-ва генетиків і селекціонерів. 2015. Т. 13, № 1. С. 105–108.
13. *Fisher R. A.* Has Mendel's work been rediscovered? Ann. Sci. 1936. V. 1. P. 115–137.
14. *Weismann A.* Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena: 1892. 502 s.
15. *Nageli K.* Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Munchen.1884. 822 s.
16. *Galton F.* A theory of heredity. J. Anthropol. Inst. 1875. V. 5. P. 329–356.
17. *Филиппченко Ю. А.* Генетика. М.-Л.: Госиздат. 1929. 379 с.

18. *Vagin Yu. V.* Charles Robert Darwin (to the 200th Birthday and the 150th Anniversary of the publication of the book «On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life». *Biopolym. Cell.* 2009. V. 25. № 5. P. 337–342.
19. *Гершкович И.* Генетика. М.:Наука. 1968. 698 с.
20. *Ермолаев А. И.* Роль Сьюэла Райта в создании популяционной генетики. Историко-биологическое исследование. 2012. Т. 4, № 2. С. 61–95.

References

1. *Darwin Ch.* On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray. 1859. 162 p.
2. *Vorontsov N. N.* Razvitie evolutsionnykh idei v biologii. Moscow: Progress-Traditsia. 1999. 640 p. (in Russian)
3. *Mednikov B.* Darvinizm v XX veke. Moscow: Sovetskaya Rossiya. 1975. 224 p. (in Russian)
4. *Lewontin R.* The genetic basis of evolutionary change. New York: Colambia Univ. press, 1974. 351 p.
5. *Jenkin F.* The origin of species. North British Review. 1867. V. 46. P. 277–318.
6. *Darwin Ch.* Sochineniya. M., Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 1939. V. 3. 839 p. (in Russian)
7. *Darwin Ch.* Sochineniya. Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1951. V. 4. 883 p. (in Russian)
8. *Damur T.* «Mir po Einsteynu. Ot teorii otositel'nosti do teorii strun. M.:ООО Alpina non fikshen. 2016. 330 p. (in Russian).
9. *Mendel G.* Opyty nad rastitel'nymi gibridami. Moscow: Nauka. 1965. 158 p. (in Russian)
10. *Samin D. K.* 100 velikih uchenykh. Moscow: Veche. 2000. 167 p. (in Russian)
11. *Gaisinovich A. E.* Zarozeniye i razvitie genetiki. M.: Nauka. 1988. 424 p. (in Russian)
12. *Vagin Yu. V.* «Volshebnyaya palochka» biologii — dar monakha iz Brno. K 150 letiiu publikacii raboty G Mendelya «Opyty nad rastitel'nymi gibridami. *Visn. Ukr. tov. genet. sel.* 2015. T. 13, № 1. P. 105–108. (in Russian)
13. *Fisher R. A.* Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1936. V. 1. P. 115–137.
14. *Weismann A.* Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892. 502 p.
15. *Nageli K.* Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Munchen. 1884. 822 p.
16. *Galton F.* A theory of heredity. *J. Anthropol. Inst.* 1875. V. 5. P. 329–356.
17. *Philipchenko Yu. A.* Genetika. Moscow-Leningrad: Gosizdat. 1929. 379 p. (in Russian)
18. *Vagin Yu. V.* Charles Robert Darwin (to the 200th Birthday and the 150th Anniversary of the publication of the book «On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of fa-

voured races in the struggle for life». *Biopolym. Cell.* 2009. V. 25. № 5. P. 337–342.

19. *Herskowitz I.* Genetics. Boston and Toronto: Little, Brown and Company. 1965. 673 p.
20. *Ermolaev A. I.* Sewall Wright and his role in the development of genetics of populations. *Studies in the history of biology.* 2012. V. 4. № 2. P. 61–95.

Представлена В. А. Кунахом
Надійшла 10.05.2018

ЕВОЛЮЦІЯ ДАРВІНІЗМУ. КЛАСИЧНИЙ ЕТАП: 1859–1926 РОКИ

Ю. В. Вагин

Інститут молекулярної біології та генетики НАН України
Україна, 03143, м. Київ, вул. акад. Заболотного, 150
e-mail: v.i.kashuba@imbg.org.ua

Розглянуто розвиток теорії Дарвіна з 1859 по 1926 роки. Домінуюча на цьому етапі «зліто-ефемерна» теорія спадковості руйнувала ядро дарвінівської концепції — уявлення про природний добір, як провідному фактору еволюції. Результати досліджень генетиків перших десятиліть ХХ століття також вказували на безплідність теорії природного відбору, як фактора, що направляє процес біологічної еволюції.

Ключові слова: «Походження видів»; «невизначена» спадкова мінливість; «певна» спадкова мінливість; природний відбір; «зліто-ефемерна» теорія спадковості; «константно-корпускулярна» теорія спадковості.

EVOLUTION OF DARWINISM. THE CLASSICAL STAGE: 1859–1926 YEARS

Yu. V. Vagin

Institute of Molecular Biology and Genetics NAS of Ukraine
Ukraine, 03143; Kyiv, Akademika Zabolotnogo Str., 150
e-mail: v.i.kashuba@imbg.org.ua

The development of the theory of Darwin from 1859 to 1926 is considered. The «cohesive ephemeral» theory of heredity, dominant at this stage, was destroying the nucleus of the Darwinian concept — the notion of natural selection as the leading factor in evolution. The results of studies of geneticists of the first decades of the 20th century also pointed to the futility of the theory of natural selection as a factor directing the process of biological evolution.

Keywords: «Origin of Species»; «indefinite» hereditary variability; «certain» hereditary variability; natural selection; «conjointly ephemeral» theory of heredity; «constant-corpuseular» theory of heredity.