

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

С ДРЕВНЕЙШИХ
ВРЕМЕН
ДО НАШИХ ДНЕЙ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

И. Е. АМЛИНСКИЙ, Л. Я. БЛЯХЕР,
| Б. Е. БЫХОВСКИЙ |, В. Н. ГУТИНА,
С. Р. МИКУЛИНСКИЙ, В. И. НАЗАРОВ
(отв. секретарь)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

С НАЧАЛА
ХХ ВЕКА
ДО НАШИХ ДНЕЙ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
Л. Я. БЛЯХЕРА

МОСКВА · 1975

История биологии (с начала XX века до наших дней). М., «Наука», 1975 г., стр. 660.

Книга является продолжением одноименного издания, выпущенного в 1972 г., в котором изложение доведено до начала XX в. В настоящей книге показано развитие основных биологических дисциплин в XX в., охарактеризованы их современный уровень и стоящие перед ними проблемы. Большое внимание уделено формированию молекулярных отраслей биологии и их роли в преобразовании всего комплекса биологических наук. Подобная книга на русском языке издается впервые.

Предназначается для широкого круга научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов биологических факультетов.

Табл. 1. Илл. 107. Библ. 31 стр.

Книга подготовлена авторским коллективом в составе:

Е. Б. БАБСКИЙ, М. Б. БЕРКИНБЛИТ, Л. Я. БЛЯХЕР,
Б. Е. БЫХОВСКИЙ, Б. Ф. ВАНЮШИН, Г. Г. ВИНБЕРГ, А. Г. ВОРОНОВ, М. Г. ГААЗЕ-РАПОПОРТ, О. Г. ГАЗЕНКО, П. А. ГЕНКЕЛЬ,
М. И. ГОЛЬДИН, Н. А. ГРИГОРЯН, В. Н. ГУТИНА, Г. А. ДЕБОРИН, К. М. ЗАВАДСКИЙ, С. Я. ЗАЛКИНД, А. Н. ИВАНОВ, М. М. КАМШИЛОВ, С. С. КРИВОБОКОВА, Л. В. КРУШИНСКИЙ, В. Б. МАЛКИН, Э. Н. МИРЗОЯН, В. И. НАЗАРОВ, А. А. НЕЙФАХ, Г. А. НОВИКОВ, Я. А. ПАРНЕС, Э. Р. ПИЛЛЕ, В. А. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ, Е. М. СЕНЧЕНКОВА, В. В. СКРИПЧИНСКИЙ, В. П. СКУЛАЧЕВ, В. Н. СОЙФЕР, Б. А. СТАРОСТИН, Б. Н. ТАРУСОВ, А. Н. ШАМИН

логии, что обеспечивало более разностороннее освещение рассматриваемых вопросов.

Прежде всего широко исследовалась проблема терморегуляции, теплового баланса и разнообразных адаптаций наземных и водных пойкилотермных и гомотермных животных к температурным условиям среды, в частности к экстремальным, в различных ландшафтах и местообитаниях. Особое внимание было уделено зимоспящим видам позвоночных и беспозвоночных животных.

Далеко продвинулось изучение экологической роли света, в особенности фотопериодизма. А. С. Данилевский с сотрудниками (1961, 1970) доказали, что реакция диапаузы, равно как и многие другие сезонные явления в жизни насекомых и клещей, регулируются не температурой среды, а фотопериодизмом. При этом наблюдается синхронность фотопериодических реакций членистоногих-фитофагов и их кормовых растений. С сезонными изменениями продолжительности и интенсивности освещения связаны также такие процессы, как линька у зверей и птиц, время их миграций. Т. Биссонет в серии экспериментов показал глубокое влияние света на процессы размножения млекопитающих и птиц. Столь разностороннее регуляторное значение фотопериодизма, очевидно, объясняется его стереотипными изменениями во времени, определяемыми астрономическими закономерностями. В противоположность этому, на динамике температурного режима и других локальных климатических факторов сильно сказываются метеорологические условия отдельных лет.

Присталльное внимание экологов привлекли ритмы, повторяющиеся каждые сутки (циркадные ритмы) и сказывающиеся на самых разнообразных физиологических и поведенческих реакциях животных. К этой категории явлений относятся, например «биологические часы», механизм которых еще не вполне ясен.

Н. И. Калабухов (1946) показал, что в основе процесса адаптации лежит необходимость сохранения энергетического баланса. Тем самым экологи получили объективный критерий степени приспособленности вида к измененным условиям обитания. Этот принцип сыграл весьма существенную роль в дальнейших эколого-физиологических исследованиях. Он получил отражение в монографиях Н. И. Калабухова (1950, 1969), А. Д. Слонима (1952), И. А. Шилова (1968) и др.

Изучение популяций животных

Еще в начале столетия было заметно нарастающее внимание к изучению популяций животных, чему способствовало применение методов биометрии, которые помогали аналитической оценке групповых характеристик. Уже в обобщающих теоретических исследованиях 20-х годов А. Лотка (1925), В. Волтерра (1926), Р. Перл (1928) пытались дать математическую интерпретацию некоторых популяционных механизмов, регулирующих численность, плотность населения и характер взаимоотношений особей.

Американские зоологи У. Олли и Р. Чепмен в 20–30-х годах много сделали для экспериментального экологического изучения групповых реакций популяции на воздействие хорошо контролируемых в опыте факторов среды. Р. Перл с сотрудниками (1928) на основании изучения лабораторных популяций дрозофилы и других насекомых установили, что рост популяции происходит по логистической кривой; они показали перво-

степенное биологическое значение плотности населения и обратили внимание на генетические и экологические факторы продолжительности жизни животных.

Изучение популяций потребовало разработки новых методов (например, разных способов мечения и массового отлова), сочетания полевых наблюдений, учетов и опытов с лабораторными экспериментами, соединения экологии с морфологией, физиологией, генетикой. Благодаря этому удалось выяснить многие особенности популяций — их структуру, территориальное распределение, динамику, морфологические и физиологические признаки, механизмы внутрипопуляционного гомеостаза и т. д.

В связи с изучением популяций прежде всего возник вопрос о характере, структуре и объеме этой внутривидовой группировки, т. е. о понимании экологической популяции как конкретной формы существования вида в данных условиях обитания. Одни авторы видят в экологических популяциях в основном территориальные группировки генетически родственных особей (так называемые поселения) и в соответствии с этим концентрируют внимание на территориальных связях между отдельными популяциями и их компонентами, стремясь к созданию иерархической системы соподчиненных популяционных единиц. Другие под популяцией понимают совокупность особей, обладающую общими морфологическими и биологическими свойствами, единой нормой реакции, что позволяет подобной группировке длительное время поддерживать на известном уровне свою численность и сохранять специфические особенности на данной территории. Отсюда вытекает необходимость изучения общих морфологических и физиологических свойств членов популяции, ее демографической структуры (половой, возрастной и пр.), циклических ритмов существования, механизмов, обеспечивающих популяционный гомеостаз.

Для понимания закономерностей формирования и функционирования популяций большое значение имеет точное знание степени устойчивости их состава, подвижности их членов, наличия контактов между популяциями и, следовательно, меры их генетической автономии. Специальные исследования (например, А. С. Мальчевского на птицах) показали, что степень популяционного консерватизма часто преувеличивается и что очень важную роль в жизни видов играет дисперсия особей. Этой сложной проблеме посвятил свою монографию В. Уинн-Эдвардс (1962).

Особенно резкое усиление внимания к популяционной тематике произошло во второй половине текущего столетия. Важным стимулом интенсивного развития популяционной экологии явились ее большие потенциальные возможности при решении многих задач практики, в частности, связанных с динамикой численности промысловых и вредных животных. Популяционный подход особенно оправдал себя при изучении грызунов и насекомых как вредителей сельского хозяйства и переносчиков опасных заболеваний.

Благодаря сочетанию методов полевой и экспериментальной экологии, морфологии и физиологии, популяционная экология за последние десятилетия достигла больших успехов в познании закономерностей существования естественных группировок животных. Интересные результаты принесло экспериментальное изучение искусственно созданных модельных популяций. Планомерно поставленные опыты позволили раскрыть последствия повышенной плотности населения для взаимодействия особей и регуляции плодовитости. При этом был выяснен физиологический механизм этих процессов, значение реакции стресса (перенапряжения организма), регуляторная роль желез внутренней секреции. В этом направ-

лении особенно большой вклад в популяционную экологию внесли Дж. Кристиан, Д. Читти, К. Петрусович. Ценные результаты принесло использование методов этологии, в частности изучение иерархической структуры популяций. Детальный анализ современного состояния учения о популяциях произвели австралийский зоолог Г. Андреварта (1961), американский биолог Л. Слободкин (1964), энтомолог из ФРГ Ф. Швердтфегер (1968), а также Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков и Н. В. Глотов (1973).

Биоценология

К числу важнейших теоретических проблем экологии принадлежит учение о биоценозах. Как было отмечено, его развитию способствовала книга Ч. Элтона «Экология животных» (1972). В ней нашли отражение вопросы структуры и распределения сообществ животных, колебаний численности, дисперсии, экологической сукцессии. Элтон подчеркнул первостепенное значение трофоценотических связей и сформулировал такие важные обобщения, как цепи и циклы питания, пирамида чисел, экологическая ниша. Правда, о последней писал еще в 1917 г. Д. Гринелл, но именно Элтон придал этому понятию то биоценологическое содержание, которое сохранилось и в современной экологии. Важную работу, посвященную комплексному изучению биоценозов, опубликовал финский зоолог П. Пальмгрен (1928). В 20—30-х годах в Северной Америке были изучены многие сообщества животных, их сезонная динамика, сукцессионные смены в различных зонах жизни и биомах. Все биоценотические работы основывались на массовых количественных данных.

В 30-х годах в ряде стран были опубликованы капитальные сводки, широко освещавшие проблемы биоценологии. Таковы, например, «Биоэкология» американцев — ботаника Ф. Клементса и зоолога В. Шелфорда (1939), в которой проанализированы функции сообществ, влияние сообществ на местообитания, взаимодействие между организмами, возникновение группировок, явления конкуренции и миграций. Следует отметить, что Клементс отрицал непрерывность развития биоценозов и сводил причины их динамики к действию внешних условий. Принципиально важной и для зооэкологии была формулировка английским геоботаником А. Тенсли (1935) концепции экосистемы. Под этим понятием подразумеваются биотические группировки самого разного объема и ранга вместе со свойственными им экологическими условиями, но не ограниченные определенным жизненным пространством. Экосистемой можно считать и какой-нибудь пень в лесу, и весь лесной массив, и лесную зону в целом.

В это же время большой интерес к проблемам биоценологии проявили советские зоологи. Необходимость биоценологических исследований усиленно пропагандировал Д. Н. Кашкаров, видевший в них центральную задачу экологии. Его первый лекционный курс и учебное пособие «Среда и сообщество» (1933) были посвящены синэкологии. Глубокие биоценологические исследования проводил В. Н. Беклемишев на базе Камской биостанции Пермского университета. В. Ю. Фридolin (1936 и позднее) детально исследовал животно-растительные сообщества Хибинских гор. Биоценологические связи млекопитающих и птиц изучали А. Н. Формозов, Д. Н. Данилов и др. По теоретическим вопросам биоценологии неоднократно высказывались В. В. Станчинский (1933) и др.

Начало новому этапу развития биоценологии положил В. Н. Сукачев, который впервые сформулировал основы своего учения в 1940 г. Исходя

Возникновение экологической паразитологии

Реализация разнообразных теоретических и прикладных задач способствовала формированию и развитию отдельных зоологических дисциплин, основывающихся на принципах экологии. Одной из таких наук стала экологическая паразитология (см. главу 1). Ее развитие связано с именами В. А. Догеля, Е. Н. Павловского и К. И. Скрябина. Исследуя паразитофауну различных диких животных в зависимости от изменения внешних условий, окружающих хозяина, и от изменений его физиологического состояния, Догель (1927, 1938 и позднее) положил начало экологической паразитологии. Это научное направление оказалось весьма плодотворным, объединив большое число советских паразитологов, а затем и зарубежных специалистов.

Павловский изучал трансмиссивные заболевания человека и благодаря широкому биоценологическому подходу установил наличие у них природной очаговости, поддерживаемой комплексом видов животных, приуроченных к определенным ландшафтно-экологическим условиям. Павловский обосновал также понятие паразитоценоза. Впрочем, последнее встретило серьезные возражения со стороны Д. Н. Кацкарова.

Из зарубежных ученых наиболее существенный вклад в становление и развитие экологической паразитологии внесли немецкий гельминтолог О. Фурман (1928, 1932, 1933) и американские зоологи, в частности Р. Хегнер (1927, 1937 и позднее).

Экологическая морфология

Идеи экологии глубоко проникли в морфологию и привели к возникновению функциональной, или правильнее сказать, экологической морфологии животных, которая занимается не просто изучением биологической роли отдельных морфологических структур, но их функционированием в связи с образом жизни вида в определенных экологических условиях. Сочетание морфологии с экологией внесло новую струю в эту классическую науку, способствовало успешному решению сложных вопросов филогении и классификации (К. А. Юдин, 1965).

Особенно большое внимание исследователей привлекало сравнительное изучение органов движения и локомоций животных — наземных и водных млекопитающих, птиц, рыб, отчасти пресмыкающихся, земноводных и насекомых (В. Б. Суханов, 1968; П. П. Гамбарян, 1972).

На эколого-морфологических исследованиях наземных позвоночных положительно сказались идеи и методы популяционной экологии, в частности метод морфофизиологических индикаторов, разработанный С. С. Шварцем с сотрудниками (1968).

Продолжали успешно развиваться исследования в области экологической гистофизиологии рыб Н. Л. Гербильского с сотрудниками. Этот научный коллектив изучил закономерности развития гонад в различных условиях обитания и разработал методы регуляции этого процесса у осетровых и других ценных пород рыб в условиях регулируемого стока рек. Исследования Гербильского обнаружили также глубокую внутривидовую дифференцию изученных видов и тем самым способствовали познанию путей микрэволюции у животных.

Применение экологического подхода к некоторым проблемам цитологии привело к возникновению нового перспективного направления — экологической цитологии, или цитоэкологии (Б. П. Ушаков, 1956 и позднее).

Радиоэкология

Широкое использование атомной энергии в мирных целях и испытания ядерного оружия явились причиной повышенной радиоактивности биосфера. В результате наземные и водные животные сталкиваются с новым, исключительно мощным по глубине воздействия экологическим фактором, который влияет на них как непосредственно, так и косвенно, особенно через растительность, служащую животным пищей и убежищем.

Огромное значение проникающей радиации в природных условиях определило необходимость соответствующих лабораторных и полевых исследований. Начало им положил В. И. Вернадский (1926, 1927), занимавшийся биогеохимией радиоэлементов Мирового океана. В 40-х годах в рамках общей радиобиологии возникла радиоэкология, или радиобиогеоценология. За короткий период своего существования она успела принести очень важные результаты, которые позволили осветить многие теоретические и практические вопросы, выработать специальные методы исследования.

Наблюдения и эксперименты в природе показали, что различные виды обладают разной экологической радиочувствительностью. Поскольку облучению подвергаются не только отдельные особи, но и целые биогеоценозы, в результате происходит «рассогласование» взаимодействия компонентов и нарушается нормальное функционирование сообщества. Под воздействием радиоактивных веществ резко повышается радиоактивность организмов, причем высокоподвижные, мигрирующие виды животных в процессе своих перемещений способствуют распространению радиоизотопов.

Значительный интерес представило также изучение экологической роли повышенной естественной радиации, которая наблюдается в ряде районов и оказывает там существенное влияние на жизнь животных. Важно, что радиоэкологические исследования охватили самые разнообразные группы наземных, пресноводных и морских животных, населяющих всевозможные биотопы. Полученные факты и выводы приобрели благодаря этому особенно большую доказательность, послужив основой для множества работ и крупных сводок (Г. Г. Поликарпов, 1964, 1970; «Радиоэкология», 1971; Л. А. Перцов, 1973; и др.).

Вообще следует подчеркнуть, что современная экология придает первостепенное значение изучению влияния человеческой деятельности (антропогенных факторов) на жизнь видов, видовых популяций и сообществ животных. Действительно, эти экологические факторы нередко играют решающую роль в развитии природных комплексов.

Эволюционная экология

Наряду с частными теоретическими вопросами и практическими задачами экологи занимались проблемами, связанными с дальнейшим развитием эволюционной теории (см. главу 17). Действительно, экология органически связана с эволюционной теорией, ибо последняя в значительной мере покоится на экологической основе, а эволюционное учение для экологии составляет единственно приемлемую теоретическую и методологическую базу. В этом плане изучались адаптации животных, реальная эффективность приспособлений, в частности криптической (покровительственной) окраски, экологические механизмы микроэволюции.

Об интересе экологов к проблемам эволюционной теории свидетельствуют труды Ч. Элтона (1930), Д. Н. Кашкарова (1933, 1938), У. Олли с соавторами (1949). Вопросы эволюционной экологии интенсивно разра-

батывал С. А. Северцов (1937, 1941), создавший, в частности, учение о конгруэнциях. Его посмертно опубликованная книга «Проблемы экологии животных» (1951) в значительной мере посвящена именно вопросам эволюционной экологии. Развивая эволюционные идеи и исходя из новейших достижений экологии и генетики, С. С. Шварц в 1969 г. опубликовал монографию «Эволюционная экология животных», в которой проанализировал экологические механизмы эволюции в основном на популяционном уровне. В ней нашли отражение такие важные вопросы, как генетические основы преобразования популяций, гомеостатическое изменение генетической структуры популяций и микроэволюция, экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций, экологическая сущность макроэволюции. Эволюционным основам экологии посвятил книгу «Экология. Эволюционные аспекты» (1973) И. Эмлен.

Отдавая должное значению популяций в существовании видов и их познанию для теории эволюции, следует отметить, что для понимания процесса эволюции столь же необходимо исследовать в эволюционном аспекте проблемы биогеоценологии. В подтверждение сказанного достаточно сослаться на то значение, которое придавал внутри- и межвидовым биоценотическим связям Ч. Дарвин.

Некоторые перспективы экологии животных

К 70-м годам текущего столетия экология животных пришла с большими теоретическими и прикладными достижениями, заняв видное место в системе биологических наук и завоевав признание широких кругов ученых и практиков.

В будущем роль экологии в процессах познания живой природы, рационального использования и охраны зоологических ресурсов, несомненно, еще более возрастет. Широкий интерес к экологии разился в последние годы в первую очередь под влиянием непрерывного ухудшения состояния окружающей человека среды. Неуклонное обеднение природных комплексов превратило проблему охраны биосфера в одну из главнейших забот отдельных государств и человечества в целом (см. главу 27). Не случайно новая международная программа «Человек и биосфера» (1970) осуществляется под эгидой ООН. В своих основных аспектах она носит биогеоценологический характер. Отсюда вытекает главная задача современной экологии и экологии будущего — детальное изучение закономерностей формирования, существования, развития, разрушения и восстановления важнейших биогеоценозов. В отличие от недавних биоценологических исследований современные исследования должны быть направлены на раскрытие энергетических основ жизни бистических сообществ, их адаптивных особенностей и продуктивности в различных условиях. Специального внимания заслуживает анализ негативного и позитивного влияния деятельности человека на экосистемы. Разумеется, решение такой исключительно сложной задачи не может быть осуществлено работниками какой-либо одной научной дисциплины, но потребует совместных усилий зоологов, геоботаников, микроклиматологов и других.

Сохранится и усилятся тесная связь биоценологических исследований с изучением экологических популяций, из которых строятся сами биоценозы. Популяционная тематика получит в ближайшем будущем еще большее развитие. При этом, очевидно, произойдет слияние различных теоретических представлений о характере и структуре экологических популяций. Развитие популяционных исследований окажет благотворное влияние

са. В 1870 г. для определения осмотического давления в живых клетках растений Г. де Фриз разработал широко известный осмометрический метод. Стали формироваться представления о роли оболочки клетки как осмотической мембранны в регуляции водного баланса клеток. Вырисовывалась широкая проблема выявления механизмов проницаемости клеточных оболочек для различных веществ. Биофизический характер носили классические исследования К. А. Тимирязева, в которых была установлена связь между поглощением света в различных участках спектра и интенсивностью фотосинтеза.

Все подобные работы, относившиеся к компетенции физики и физиологии, сыграли большую роль в формировании на грани XIX и XX вв. уже двух чисто биофизических направлений — в рамках физико-математических и биологических наук. Оба они развивались в дальнейшем своими, специфическими путями.

Биофизические исследования в физике

Интерес физиков к биологии в XIX в. непрерывно возрастал. Одновременно и в биологических дисциплинах усиливалась тяга к физическим методам исследования. Последние все шире проникали в самые различные области биологии. С помощью физики расширяются информационные возможности микроскопа. В начале 30-х годов XX в. появляется электронный микроскоп. Эффективным орудием биологического исследования становятся радиоактивные изотопы, все более совершенствующаяся спектральная техника, рентгеноструктурный анализ. Расширяется сфера применения рентгеновых и ультрафиолетовых лучей; электромагнитные колебания используются не только как средства исследования, но и как факторы воздействия на организм. Широко проникает в биологию и, особенно физиологию, электронная техника.

Наряду с внедрением новых физических методов развивается и так называемая молекулярная биофизика. Добившись огромных успехов в познании сущности неживой материи, физика начинает претендовать, пользуясь традиционными методами, на расшифровку природы живой материи. В молекулярной биофизике создаются весьма широкие теоретические обобщения с привлечением сложного математического аппарата. Следуя традиции, биофизик стремится в эксперименте уйти от очень сложного («грязного») биологического объекта и предпочитает изучать поведение выделенных из организмов веществ в возможно более чистом виде. Большое развитие получает разработка различных моделей биологических структур и процессов — электрических, электронных, математических и т. п. Создаются и изучаются модели клеточного движения (например, ртутная капля в растворе кислоты, совершающая ритмические движения, подобно амебе), проницаемости, нервного проведения. Большое внимание привлекает, в частности, модель первого проведения, созданная Ф. Лилли. Это железное проволочное кольцо, помещенное в раствор соляной кислоты. При нанесении на него царапины, разрушающей поверхностный слой окисла, возникает волна электрического потенциала, которая очень похожа на волны, бегущие по нервам при возбуждении. Изучению этой модели посвящается много исследований (начиная с 30-х годов), использующих математические методы анализа. В дальнейшем создается более совершенная модель, базирующаяся на кабельной теории. Основой ее построения явилась некоторая физическая аналогия между распределением потенциалов в электрическом кабеле и нервном

волокне, поскольку и в том и в другом имеется хорошо проводящая сердцевина и плохо проводящая оболочка. Благодаря этой модели получила распространение точка зрения, согласно которой ведущую роль в проведении импульсов по нерву играет электрический потенциал, вызывающий перемещение ионов. Однако физико-химическая интерпретация положений кабельной теории встретила значительные затруднения.

Возникновение в физике квантовых представлений открыло новую страницу и в молекулярной биофизике. Для объяснения биологического действия ультрафиолетового и ионизирующих излучений в 20-х годах XX в. создается математическая теория мишени (К. Блау, Е. Альтенбургер, С. Дессауэр). Согласно этой теории, поражающий эффект осуществляется только теми квантами этих излучений, которые попадают в гипотетический чувствительный объем (мишень). Проводится много исследований по теоретическому осмысливанию этой мишени, с объемом и формой которой связывают, например, радиочувствительность. Для получения совпадения теоретических кривых с реальными биологическими закономерностями, связывающими дозу и смертность, непрерывно усложняют математический аппарат. Несмотря на усиленные поиски реальных биологических образований в клетках, которые по своей геометрии отвечали бы этой теории, найти их тем не менее не удалось.

Венцом теории мишени стали работы Д. Ф. Ли (1946), который, отказавшись от попытки широкого применения этой теории к фотобиологии, доказывал ее применимость при объяснении мутагенного действия излучений и инактивации вирусов. Неувязки в расчетах привели к разработке ее «исправленного» варианта — «теории попаданий» (Н. В. Тимофеев-Ресовский, К. Д. Циммер). Согласно последней, поражение вызывает не только квант энергии, попадающей в мишень, но и те кванты, которые попадают в некоторую зону, прилежащую к мишени. Из этой зоны кванты мигрируют к мишени. Основанием подобной концепции явилось открытие явления миграции квантов в кристаллах.

Теория мишеней и попаданий пользовалась довольно большим успехом в радиобиологии и сыграла известную роль в прогрессе этой науки. С ростом интереса к изучению реальных химических процессов, совершающихся в живых системах под воздействием радиации, она стала сходить со сцены. Однако для дальнейшего развития молекулярной биофизики она сослужила добрую службу, явившись одной из отправных точек для возникновения генетических представлений: мишенью радиации стояли гены, расположенные на хромосомах.

По мере развития и конкретизации представлений о природе и механизмах генетической информации центром внимания молекулярной биофизики становится физика нуклеиновых кислот. Это направление все больше сближается с возникшей в последние десятилетия молекулярной биологией, исследующей биохимические основы наследственной информации, строение и синтез белков, роль ферментативных факторов. Для этих исследований молекулярная биология нуждается в физических методах — структурном анализе, электронной микроскопии, в концепциях математической физики. Путь физики в биологию был предначертан в широко известной книге немецкого физика Э. Шредингера¹ «Что такое жизнь с точки зрения физики?» (1945), показавшей, что вопросы теоретической генетики весьма близки физикам.

¹ За разработку современных методов квантовой механики Э. Шредингеру была присуждена в 1933 г. Нобелевская премия по физике.

Остальные области молекулярной биофизики пользуются меньшей популярностью. Среди них следует отметить математическую биофизику, лидером которой является Н. Рашевский. Математическая биофизика связана со многими областями биологии. Она не только описывает в математической форме количественные закономерности таких явлений, как рост, деление клеток, возбуждение, но и пытается анализировать сложные физиологические процессы высших организмов. В США школой Рашевского издается журнал «Математическая биофизика».

Биофизические исследования в биологии

Сильным толчком для формирования биофизики послужило возникновение в конце XIX — начале XX в. физической химии, продиктованное необходимостью выявления механизмов, лежащих в основе химического взаимодействия. Эта новая дисциплина сразу же привлекла к себе внимание биологов тем, что она открывала возможность познания физико-химических процессов в тех «грязных», с точки зрения физика, живых системах, с которыми им трудно было работать. Ряд направлений, возникших в физической химии, породил такие же направления в биофизике.

Одним из крупнейших событий в истории физической химии была разработка С. Аррениусом (Нобелевская премия, 1903) теории электролитической диссоциации солей в водных растворах (1887), вскрывшая причины их активности. Эта теория вызвала интерес физиологов, которым была хорошо известна роль солей в явлениях возбуждения, проведения нервных импульсов, в кровообращении и т. д. Уже в 1890 г. молодой физиолог В. Ю. Чаговец выступает с исследованием «О применении теории диссоциации Аррениуса к электромоторным явлениям в живых тканях», в котором попытался связать возникновение биоэлектрических потенциалов с неравномерным распределением ионов (см. также главу 3). Несколько позже с аналогичными соображениями выступил американский биолог Ж. Лёб, признавший позже приоритет Чаговца.

В перенесении физико-химических представлений на биологические явления принимает участие целый ряд основоположников физической химии. Исходя из явления движения ионов солей, В. Нернст (1908) сформулировал свой известный количественный закон возбуждения: порог физиологического возбуждения определяется количеством перенесенных ионов. Физик и химик В. Оствальд разработал теорию возникновения биоэлектрических потенциалов, основанную на допущении наличия на поверхности клетки полупроницаемой для ионов мембранны, способной разделять ионы противоположных зарядов. Тем самым были заложены основы биофизического направления в толковании проницаемости и структуры биологических мембран в широком смысле (см. также главу 11).

Разработка коллоидной теории и кинетики протоплазматических процессов

Созданное в физической химии учение о коллоидных растворах также быстро становится достоянием биологии. В нем многие увидели ключ к разгадке структуры протоплазмы.

Вокруг вопроса о строении протоплазмы в начале XX в. возникла оживленная дискуссия. Гистолог В. Флемминг утверждал, что протоплазма свойственна фибриллярная структура, а Р. Альтман в результате исследований тех же объектов пришел к выводу, что протоплазма построе-

ружить на цитологических препаратах. Кроме того, возникшая при этом линия мух несла два генетических отличия (их X-хромосома имела два легко обнаруживаемых фенотипически так называемых маркирующих рецессивных гена).

Вторым этапом работы был отбор линии двух мух с транслокацией иного рода. В этом случае наблюдения велись над X-хромосомой, разорвавшейся пополам, после чего одна из ее половин присоединилась к маленькой Y-хромосоме. Оставшийся кусок X-хромосомы опять-таки был хорошо отличим как цитологически, так и генетически — маркирующие гены у нее были доминантными.

Таким образом, у Штерна оказались две линии дрозофил, четко отличавшиеся друг от друга X-хромосомами. Соединив обе маркированные X-хромосомы в зиготе одной самки, он дождался кроссинговера, распознав его по характеру проявления генов. Цитологически проанализировав клетки потомства мухи, полученной в результате кроссинговера, он смог обнаружить результат кроссинговера в наглядной форме под микроскопом: длинная X-хромосома обменялась своим большим участком с маленьким куском короткой X-хромосомы, в результате чего обе хромосомы имели теперь примерно одинаковую длину. Позже аналогичный эксперимент на кукурузе произвела Б. Мак-Клинток (1944).

Искусственное получение мутаций

Крупнейшим достижением экспериментальной генетики было обнаружение возможности искусственно вызывать мутации при помощи разнообразных физических и химических агентов. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов (1925) получили мутации у дрожжей под действием радия и рентгеновых лучей; Г. Мёллер¹ (1927) — при помощи рентгеновых лучей у дрозофилы, а Л. Стадлер (1928) — посредством воздействия этими же лучами у кукурузы.

В изучении проблемы изменчивости начался новый, исключительно плодотворный период. В короткий срок мутагенный эффект облучения был исследован на многих объектах. Было установлено, что под действием облучения могут возникать мутации любых типов. Вместе с тем для изучения проблемы воздействия лучистой энергии на биологические системы решающее значение имело выяснение мутагенной активности различных родов излучений. Оказалось, что все известные виды излучений способны вызывать наследственные изменения. В середине 30-х годов была сформулирована теория, описывающая кинетические зависимости инактивирующего и мутагенного эффекта ионизирующих излучений — так называемая «теория мишени». Важнейшие эксперименты, ставшие основой этой теории, были выполнены в период 1931—1937 гг. Н. В. Тимофеевым-Ресовским, М. Дельбрюком, Р. Циммером и другими исследователями.

Важным достижением на пути к искусенному получению мутаций явились работы В. В. Сахарова (1932, 1938) и М. Е. Лобашева (1934, 1935) по химическому мутагенезу. Сахаров показал мутагенное действие иода, а Лобашев — аммония. Новый этап изучения роли химических факторов в процессе мутаций был открыт И. А. Рапопортом (1943, 1946, 1947) и Ш. Ауэрбах (1943), указавшими на мощное мутагенное действие некоторых химических веществ.

¹ За изучение явлений спеления и кроссинговера, а также открытие искусственно го мутагенеза Г. Мёллеру была присуждена в 1946 г. Нобелевская премия.

В настоящее время известно большое количество веществ, усиливающих мутационный процесс. Разработана теория действия мутагенных соединений на наследственные структуры, интенсивно разрабатываются проблемы специфичности действия мутагенов.

Классификация мутаций

Большой материал, накопившийся в области изучения наследственной изменчивости, позволил создать классификацию типов мутаций.

Было установлено существование трех классов мутаций — генных, хромосомных и геномных. К первому классу относятся изменения, затрагивающие лишь один ген. В этом случае либо полностью нарушается работа гена и, следовательно, организм теряет одну из функций, либо изменяется его функция. Хромосомные мутации, т. е. изменения в структуре хромосом, в свою очередь, подразделяются на несколько типов. Кроме транслокаций, о которых шла речь выше, может произойти удвоение, утронение и т. д. отдельных участков хромосомы. Такие мутации называют дупликацией. Иногда оторвавшийся кусок хромосомы может остаться в той же хромосоме, но окажется в перевернутом виде; при этом порядок расположения генов в хромосоме изменяется. Этот тип мутаций называют инверсией. Если утрачивается участок хромосомы, говорят о делеции, или нехватке. Все эти типы хромосомных перестроек объединяют под общим термином — хромосомные аберрации.

Наконец, мутации могут выражаться в изменении числа хромосом. Такие мутации именуют геномными. Оказалось, что отдельные хромосомы могут удваиваться или теряться, в результате чего образуются гетероплоиды. Чаще набор хромосом увеличивается в кратное число раз и возникают полиплоиды, т. е. клетки или целые организмы с избыточными наборами хромосом.

Изучение наборов хромосом (кариотипов) различных видов выявило широкую распространенность полипloidии в природе, особенно среди растений, для многих из которых описано большое количество полиплоидных рядов. Например, представители рода *Triticum* располагаются в такой ряд — *Triticum monococcum* имеет 14 хромосом (диплоиды); *Tr. turgidum*, *Tr. durum* несут 28 хромосом (тетраплоиды); у *Tr. vulgare* и *Tr. spelta* число хромосом равно 42 (гексаплоиды). В роде *Solanum* прослежен ряд: 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108, 144 хромосом (гаплоидное число хромосом в этом роде может умножаться до 24 раз). Род *Rosa* характеризуется рядом: 14, 21, 28, 35, 42, 56 хромосом. Полиплоидные ряды не обязательно содержат члены с удвоенными, учетверенными, ушестеренными и т. д. наборами хромосом. Так, в роде *Crepis* наблюдается четко выраженная полипloidия, но число хромосом в ряду возрастает следующим образом: 6, 8, 10, 12, 16, 18, 24, 40, 42. Таких родов в растительном царстве много.

Искусственное получение полиплоидов

После обнаружения естественных полиплоидов удалось искусственно получить полиплоиды различных организмов. Это открытие явилось важнейшим достижением экспериментальной генетики.

Одними из первых искусственных полиплоидов оказались томаты и паслен с учетверенными наборами хромосом, полученные Г. Винклером в 1916 г. С открытием полиплоидогенных веществ (алкалоид колхицин,

продукт возгонки нефти — ацетанафтен и др.) стало возможным необычайно ускорить получение полиплоидов и на их базе начать селекцию новых, высокоурожайных сортов растений.

В 1927 г. Г. Д. Карпеченко методом полиплоидии впервые в мире создал новый, не встречающийся в природе организм, названный *Raphanobrassica*, в котором хромосомы редьки (*Raphanus*) объединились с хромосомами капусты (*Brassica*). В зависимости от содержания хромосом того или иного рода в клетках нового растения менялась форма его плодов. Так, при равном количестве тех и других хромосом плод был наполовину редечным, наполовину капустным; при сочетании 9 редечных хромосом и 18 капустных он на две трети был капустным и на треть редечным и т. д. Оценивая свою работу, Карпеченко отмечал, что она может рассматриваться как экспериментальное обоснование теории гибридного происхождения полиплоидных видов. Шведский генетик А. Мюнцинг (1930), применив метод скрещиваний, сумел из двух 16-хромосомных видов пиджика (*Galeopsis speciosa*, *G. pubescens*) получить третий — 32-хромосомный — *G. tetrahit* (1932).

В дальнейшем было выяснено, что полиплоидия не ограничивается миром растений. Применив тот же метод полиплоидизации, Б. Л. Астауров добился в 40-х годах получения плодовитых гибридов при скрещивании шелкопрядов двух видов *Bombyx mori* и *B. mandarina*.

Изучение генетических основ эволюции

Доказательство положения о неисчезаемости рецессивных признаков при скрещивании организмов, выдвинутого Менделем, оказалось очень важным для развития эволюционного учения. Это положение позволило преодолеть возражение, высказанное английским математиком Ф. Дженкином, будто вновь возникающие в природе наследственные изменения не могут распространяться в природе из-за «растворения» среди окружающей их массы нормальных неизменных особей. После переоткрытия законов Менделя и доказательства, что факторы, определяющие развитие наследуемых признаков, передаются потомкам не дробясь, «кошмар Дженкина» был развеян. Стало ясно, что все мутации, возникающие в естественных условиях, не исчезают, а переходят либо в рецессивное состояние, либо остаются доминантными (см. также главу 17).

В 1904 г. К. Пирсон обосновал так называемый закон стабилизирующего скрещивания, согласно которому в условиях свободного скрещивания при любом исходном соотношении численности гомозиготных и гетерозиготных родительских форм в результате первого же скрещивания внутри сообщества устанавливается состояние равновесия. В 1908 г. английский математик Г. Харди пришел к выводу, что в неограниченно больших популяциях при наличии свободного скрещивания, при отсутствии давления мутаций, миграций и отбора относительная численность гомозиготных (как доминантных, так и рецессивных) и гетерозиготных особей будет сохраняться постоянной при условии равенства произведения числа гомозиготных (доминантных на рецессивных) особей квадрату половины числа гетерозиготных форм. Таким образом, согласно закону Харди (называемому часто также законом Харди — Вейберга), в популяции при наличии свободного скрещивания должно существовать совершенно определенное и равновесно поддерживаемое распределение мутантных форм. Следует подчеркнуть, что хотя математически строгая форма указанных закономерностей давала вполне четкое представление о генетиче-

ских основах эволюционного процесса, эти закономерности длительное время не были признаны биологами-эволюционистами. Между дарвинизмом и генетикой существовала пропасть, а работы в одной области велись в полном отрыве от работ в другой.

Лишь в 1926 г. С. С. Четвериковым была опубликована большая работа, впервые привлекшая внимание к общебиологическому значению выкладок Пирсона, Харди и др. Четвериков подробно рассмотрел биолого-генетические основы эволюции (роль мутаций, или геновариаций, по его терминологии, распространение мутаций в условиях свободного скрещивания, роль естественного отбора и изоляции, роль генотипической среды) и заложил основы новой научной дисциплины — популяционной генетики. Дальнейшее развитие популяционной генетики было связано с работами С. Райта, Р. Фишера, Н. П. Дубинина, Ф. Г. Добжанского и др.

Четвериков и его ученики Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, П. Ф. Рокицкий и Д. Д. Ромашов впервые осуществили экспериментально-генетический анализ природных популяций дрозофилы, полностью подтвердивший их насыщенность рецессивными мутациями. Аналогичные результаты были получены Е. А. и Н. В. Тимофеевыми-Ресовскими при изучении популяций дрозофилы (1927—1931), а также другими исследователями.

Идеи Четверикова послужили основой для дальнейшего изучения генетики популяций. Закономерности, выведенные Пирсоном и Харди, были справедливы лишь для «идеальных» популяций. Последующий анализ выводов этих авторов показал, что они приложимы только к абстрактной, не ограниченной по численности популяции; в реальных же популяциях наблюдается отклонение фактической частоты сохранения мутаций от ожидаемой. Этот процесс осуществляется согласно вероятностным законам и приводит к резкой перестройке генетической структуры популяции. Поскольку из всего потомства любой пары родителей достигают половой зрелости и дают потомство в среднем только две особи, то возможность сохранения в популяции вновь возникшей мутации зависит от многих причин (вероятности ее гибели; частоты повторного возникновения такой же мутации; различий в численности потомков, остающихся от разных родителей; степени изоляции в популяции и т. д.).

Было установлено, что сохранение и распространение мутаций в популяции определяется генетико-автоматическими процессами. Детальный анализ этих процессов был проведен Ромашовым (1931), Дубининым (1931) и Райтом (1921, 1931). Последний назвал их «явлением дрейфа генов в популяции», а Четвериков — «генетико-стохастическими», подчеркнув их вероятностно-статистическую природу. Статистический анализ, подкрепленный экспериментами в реальных популяциях, показал, что в среднем из 10^4 различных одновременно возникших мутаций через 100 поколений остается около 150 мутаций, а через 500 поколений — только 40¹. Таким образом, в результате генетико-автоматических процессов уничтожается множество возникающих мутаций и лишь некоторые доводятся до уровня заметных концентраций. Так как отбор в популяции в сильнейшей степени зависит от средних концентраций аллелей, то повышение численности отдельных мутаций за счет генетико-автоматических процессов должно приводить к резкому увеличению скорости отбора в популяции. В силу вероятностной природы генетико-автоматических процессов они могут то устранять отдельные мутации, то поднимать их численность, позволяя отбору осуществлять механизм «проб и ошибок». Генети-

¹ Н. П. Дубинин. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.



СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕТВЕРИКОВ
(1880—1958)

ко-автоматические процессы постоянно выносят редкие мутации до уровня действия отбора и этим помогают последнему быстро «пересмотреть» новые варианты мутантов. Если отбор бракует мутации, они быстро уходят в зону низких концентраций или вовсе исчезают из популяции; если отбор их подхватывает, они быстро распространяются в популяции, минуя длинную фазу пребывания в низкой концентрации, недоступную отбору. Таким образом, генетико-автоматические процессы ускоряют эволюцию новых мутаций за счет сокращения ранних этапов размножения вновь возникших мутаций.

Детальное изучение генетической структуры природных популяций и скорости распространения мутаций в природе превратилось сейчас в область биологии, активно разрабатываемую на основе математических методов. Большое значение для развития этой области имеют модельные эксперименты, в которых исследуется судьба экспериментально созданных популяций и определяется роль различных форм изоляции и отбора.

Проблема дробимости гена

К началу 30-х годов XX в. сложились основы теории гена. Уже первые достижения гибридологического анализа поставили проблему дискретности наследственного материала. В опытах Менделя это представление получило надежное экспериментальное подтверждение. Считалось, что ген отвечает за развитие одного признака и передается при скрещиваниях как неделимое целое. Открытие мутаций и кроссинговера первонациально также подтверждали неделимость генов. Так, А. Кателл получил из мутантных (желтых) дрозофил других мутантов, но при этом любая новая мутация захватывала весь ген. Н. В. Тимофеев-Ресовский (1925—1929), Г. Мэллер (1928) и М. Демерец (1928), получив так называемые

обратные мутации (т. е. превратив мутантных мух в нормальных), удостоверились, что одно состояние гена целиком сменяется новым. При изучении кроссинговера было также установлено, что во время этого процесса могут передаваться куски хромосом разной длины, но минимальный передаваемый участок соответствует одному гену. Разрывов в пределах гена никогда не наблюдали. В результате обобщения всех этих данных определение гена получило следующую формулировку: ген — это элементарная единица наследственности, характеризующаяся вполне определенной функцией, мутирующая во время кроссинговера как целое. Иначе говоря, ген — единица генетической функции, мутации и кроссинговера.

В 1928 г. эта, казалось, вполне устоявшаяся теория неделимости гена претерпела первое ограничение. Сразу после обнаружения мутагенного действия рентгеновых лучей они были использованы во многих лабораториях мира для получения мутаций. Такая работа велась и в лаборатории А. С. Серебровского в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева. В 1928 г. в той же лаборатории Н. П. Дубинин начал исследовать действие рентгеновых лучей на дрозофил и обнаружил необычную мутацию. Образование щетинок на теле мух контролируется особым геном *scute*. Мутация гена *scute*, впервые обнаруженная американским генетиком Пейном (1920), не раз возникала в экспериментах, и при ее появлении подавлялось развитие девяти щетинок. Мутация *scute*, выявленная Дубининым, подавляла развитие всего четырех щетинок. Так как общепринятым было представление о целостном мутировании гена, появление такой мутации казалось совершенно непонятным. В следующем эксперименте была найдена мутация, затрагивавшая уже не 4 или 9, а 18 щетинок на теле мухи. Иными словами, было повреждено как будто сразу два гена. Дубинин обозначил эти мутации символами *scute-1*, *scute-2* и *scute-3*. Стало ясно, что ген не является неделимой генетической структурой, а представляет собой область хромосомы, отдельные участки которой могут мутировать независимо друг от друга. Это явление было названо Серебровским ступенчатым аллеломорфизмом.

Вслед за Н. П. Дубининым И. И. Агол нашел четвертую мутацию — *scute-4*, не совпадавшую с первыми тремя; А. Е. Гайсинович — *scute-5*; затем А. С. Серебровский обнаружил мутацию *scute-6*; С. Г. Левит — *scute-7*; Б. Н. Сидоров — *scute-8*; Н. П. Дубинин — мутации *scute-9*, *scute-10*, *scute-11*, *scute-13*, *scute-15*, *scute-16*, *scute-17*; Н. И. Шапиро — *scute-12*; Л. В. Ферри — *scute-14*. Тем самым явление дробимости гена было окончательно доказано.

Одним из крупных достоинств работ по изучению ступенчатых аллеломорфов был количественный метод учета мутантов. Разработав систему, позволявшую количественно оценивать результат каждой мутации, Серебровский, Дубинин и другие авторы тогда же раскрыли явление дополнения одного мутантного гена другим. При этом нарушенная функция одного гена исправлялась нормальной функцией другого гена. Второй ген, в свою очередь, мог быть дефектен в другом участке, нормальному у первого гена. Это явление было впоследствии переоткрыто на микроорганизмах и получило название комплементации. За цикл работ по хромосомной теории наследственности и теории мутаций Дубинин был удостоен в 1966 г. Ленинской премии.

Показав мутационную дробимость гена, Серебровский и сотрудники его лаборатории, тем не менее, долгое время не могли подтвердить дробимость гена при помощи кроссинговера. Дело в том, что разрешаю-

щая способность кроссинговера в отношении хромосом высших организмов весьма ограничена. Чтобы обнаружить разрыв гена, требовалось проверить огромное число мух. Организовать такой эксперимент удалось только в 1938 г., когда Н. П. Дубинин, Н. Н. Соколов и Г. Г. Тиняков смогли разорвать ген *scute* и проверить свой результат цитологически на гигантских хромосомах слюнных желез дрозофилы. Окончательное решение вопроса, делим ли ген не только мутационно, но и механически, было достигнуто в работах М. Грина (1949), Э. Льюиса (1951) и Г. Понтекорво (1952). Было окончательно установлено, что считать ген необычайно устойчивой, далее неделимой структурой неправильно. Настало время разработать новую теорию гена, определить конкретные физические структуры, ответственные за реализацию различных генетических функций. Решить эти проблемы на сложных многоклеточных организмах ввиду чисто технических трудностей не представлялось возможным, ибо для этого необходимо было исследовать десятки и сотни тысяч мух. На помощь пришли микроорганизмы.

Переход к генетическим исследованиям на микроорганизмах явился крупнейшим шагом вперед в изучении генетических проблем. Новые объекты исследования обладали тем преимуществом, что они давали огромные популяции, чрезвычайно быстро размножались, имели предельно простой генетический аппарат (их хромосомы состоят из одной молекулы ДНК), у них были четкие, хорошо селекционируемые мутанты. С развитием экспериментов на микроорганизмах генетика перешла на молекулярный уровень исследований, принесших разгадку многих тайн организации живого.

Большую роль в создании основ современной теории эволюции сыграла начавшаяся в 20-е годы разработка математических моделей борьбы за существование и естественного отбора (В. Вольтерра, А. Лотка, Р. Перл). В итоговой работе В. Вольтерра (1926) предложил систему дифференциальных уравнений, при помощи которых можно описать процессы борьбы за существование и естественного отбора¹. Разрабатывая математическую теорию естественного отбора, Холдейн² предложил понятия коэффициента селекции, скорости отбора и другие. Он показал, в частности, что интенсивная конкуренция не всегда ведет к интенсивной элиминации.

В 1928 г. Р. Фишер выступил с математической гипотезой эволюции доминантности, утверждая, что полная доминантность или рецессивность гена есть результат отбора. Надо отметить, что экспериментальные данные об изменяемости доминантности были получены впервые И. В. Мицуриным еще в 1908—1917 гг. В начале 30-х годов между Р. Фишером, Дж. Холдейном и С. Райтом возникла дискуссия в связи с различными толкованиями условий и механизма эволюции доминантности. В итоге было установлено, что степень фенотипического проявления мутантного аллеля — это один из важных приспособительных признаков, находящихся под контролем отбора. Доминантность стала рассматриваться как важный адаптивный признак.

В 30—40-х годах С. Райт и А. А. Малиновский математически показали, что эволюция путем естественного отбора идет успешнее в случае попеременного частичного соединения и разъединения небольших популяций. Это было подтверждено А. Н. Колмогоровым (1935; Ленинская премия, 1965), которому удалось даже выявить наилучшую степень связи между отдельными популяциями.

Но правильность математических дедукций нуждалась в проверке. По пути объединения экспериментов с математическим моделированием процессов борьбы за существование и отбора пошел Г. Ф. Гаузе. В серии работ 1934—1939 гг. с различными видами инфузорий ему удалось не только проверить расчеты Вольтерры, но и сделать обобщение, вошедшее в современную литературу в качестве «закона Гаузе». Этот закон устанавливает условия конкуренции между двумя видами, занимающими сходное место в биогеоценозе, при которых обязательно вытеснение одного из них. С. А. Северцов в работах 1936—1941 гг. комбинировал полевые работы по изучению динамики численности и причин элиминации популяций у ряда видов птиц и млекопитающих с математическими исследованиями процессов борьбы за существование и отбора. Важное значение имело выявление им общевидовых адаптаций, прежде всего соответствий в строении и функциях органов, а также в поведении между особями одного вида (конгруэнции).

Проблема вида

Данные экспериментальной генетики привели к выводу, что виды и даже разновидности включают массу наследственно различающихся форм. Н. И. Вавилов считал открытие этого многообразия форм внутри вида

¹ V. Volterra. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Paris, 1926.

² J. B. S. Haldane. *The causes of evolution*. London, 1932.

настоящей революцией в биологии. Но в начале века это открытие было истолковано неправильно: элементарные формы (жорданоны, константные расы, биотипы и другие фрагменты вида, часто не способные самостоятельно существовать в природе) стали считать «истинными видами», а вид в обычном понимании объявили сборным понятием (см. также главы 1 и 2).

В систематике понятие о виде было существенно углублено применением морфолого-географического и морфолого-экологического методов. Морфологическая трактовка вида как далее неразложимого образования (монотипический вид) или как совокупности близких форм (политипический, морфологический вид) была недостаточно глубокой, позволяя трактовать вид как абстрактную идею типа, т. е. как условное понятие и нередко вызывала сомнения в реальном существовании видов. В первые десятилетия XX в. на смену этому устаревшему пониманию пришло представление о виде как географической (или экологической) расе или совокупности таких рас. Но отрицание «биологической реальности» вида и утверждения, что это понятие выражает только «организующее начало классификации», сохранились в отдельных работах и в более позднее время (Дж. Гильмур, 1940; Б. Бёрма, 1954).

Современные представления о виде были заложены А. П. Семеновым-Тян-Шанским, И. К. Пачоским, В. Л. Комаровым и Н. И. Вавиловым. Семенов-Тян-Шанский (1910) показал, что виды различаются между собою по степени обособленности и резкости границ, а также по составу внутривидовых единиц. Им было определено понятие неравноценности видов. Причины этой неравноценности он связывал с их разным геологическим возрастом, с различиями в этапах видообразования, наконец, с различиями конкретных причин и путей их образования. Обосновав представление о реальности и целостности вида, сложность состава которого является приспособлением к выживанию в разнообразных местообитаниях, И. К. Пачоский (1925) сформулировал понятие о «биоэкологическом потенциале вида», т. е. его способности к расселению и дальнейшей эволюции. Идею реальности вида растений как географической расы отстаивал В. Л. Комаров (1901–1925). В 1927 г. он высказал мысль о «законах племенной жизни», цементирующих вид в некоторое целостное образование. Комаров придерживался убеждения, что вид представляет собой неделимую единицу, лишенную каких бы то ни было внутривидовых подразделений (монотипическая концепция).

Синтез генетических и экологических методов в изучении структуры вида и процесса видообразования ведет начало от созданного Г. Турессоном (1922) направления, получившего название генэкологии. Турессон установил существование у растений наследственно закрепленных внутривидовых форм — экотипов, приспособленных к особенностям местообитания. Дальнейшие исследования экологической внутривидовой изменчивости растений и животных осуществляли М. А. Розанова, Е. Н. Синская, Д. Н. Кашкаров, В. В. Станчинский (СССР), Дж. Клаузен, Ф. Сэмнер (США), Дж. Грэгор, У. Турилл (Великобритания) и другие. В результате был установлен адаптивный характер мелких признаков внутривидовых форм, которые ранее считались недоступными для отбора.

В СССР по проблеме вида развернулась длительная дискуссия, столкнулись монотипическая и политипическая концепции двух школ — В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова. Детально исследовав внутривидовое разнообразие огромного количества видов растений, Вавилов разработал учение о центрах происхождения видов и центрах разнообразия форм

(1926) и показал, что районы, где происходит наиболее интенсивное видообразование, отличаются самым богатым генофондом. В работе «Линнеевский вид как система» (1931) Вавилов сделал попытку синтезировать генетическую концепцию вида с эколого-географической и морфо-физиологическими концепциями. Вавилов трактовал виды как «целостные комплексы — системы» (политическая концепция).

Обе школы считали свои взгляды альтернативными, хотя в действительности они только дополняли друг друга. Вид как расселившееся и обособившееся племя во взаимодействиях со средой и в эволюции выступает как отдельность; вместе с тем он сложен по составу и представляет собой многообразие форм, т. е. является одновременно и единицей и системой.

В целом исследованиями 20—30-х годов, особенно генетическими и географо-экологическими, были существенно углублены знания о процессах микроэволюции, т. е. о тех закономерных преобразованиях в недрах вида, которые ведут как к видообразованию, так и к повышению приспособленности вида (см. также главы 1 и 2).

Проблема вида и видообразования до сих пор сохраняет ведущее значение для теории эволюции. Новейшие данные и обобщения в этой области содержатся, например, в книгах Дж. Клаузена «Этапы эволюции вида у растений» (1951), Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» (1963, русский перевод 1968), К. М. Завадского «Вид и видообразование» (1968) и С. С. Шварца «Эволюционная экология животных» (1969). В последние десятилетия было показано, что вид представляет собой особую надиндивидуальную форму организации живого и является носителем эволюционного процесса. Было установлено, что всякий вид состоит из одной или нескольких местных популяций, что как результат эволюции он находится в стабильном состоянии и характеризуется обособленностью от остальных групп и целостностью, а как носитель эволюции — неустойчив, имеет составной характер и расплывчатые границы. Изучались механизмы интеграции местных популяций и вида и различные формы их дифференциации.

В настоящее время различают несколько типов видообразования. Во-первых, путем разделения исходного вида на несколько рас с последующей их адаптивной радиацией и превращением в новые виды (сегрегационогенез); во-вторых, путем образования нового вида на основе объединения двух или нескольких исходных видов (синтезогенез с помощью отдаленной гибридизации, трансдукции, симбиоза и пр.); в-третьих, путем преобразования исходного вида в один дочерний (ортоселекция). По размерам исходных преобразований, по времени изоляции новой формы и темпам самого процесса можно различать медленное видообразование путем накопления в популяциях многих мелких адаптивных изменений (названное микроакумулятивным), или быстрое — на основе размножения резко измененных, мутантных форм, с самого начала репродуктивно изолированных от исходного вида (неоформогенное). По пространственным отношениям видообразование подразделяется на аллопатическое, при котором эволюирующие группы пространственно разобщены, и симпатрическое, при котором эти группы являлись первоначально членами одной местной популяции.

Открыты также новые пути видообразования. У растений — видообразование с помощью интрагенессии, т. е. путем приобретения одним видом в результате гибридизации и отбора отдельных признаков других видов (Е. Андерсон) и видообразование, основанное на способности «ге-

нетически агрессивного» вида захватывать при гибридизации целые генетические комплексы ряда других видов (Д. Харлан, Д. Уэт). Установлен особый способ «вилообразования на архипелагах» (Э. Майр), начинающийся с залета или заноса на отдаленные острова единичных особей («принцип основателя»). Показана возможность симпатрического вилообразования путем обособления внутрипопуляционных групп и трансформации их дисruptивным отбором (Дж. Тудей, Ф. Шеппарт, К. Мазер, Е. Н. Синская, К. М. Завадский).

Было выполнено много важных для понимания вилообразования исследований по проблеме изоляции.

A. Н. Северцов о направлениях эволюции

Основы учения о главных направлениях, или типах, эволюционного процесса были заложены А. Н. Северцовым (см. главу 19). Он впервые поставил вопрос о роли ненаследственной изменчивости в эволюции и, в особенности, о значении поведения животных (1922). Разграничив прогресс на биологический и морфофизиологический, Северцов сформулировал учение о главных направлениях эволюции (1925, 1931, 1934). Им была далее разработана проблема закономерностей эволюции органов и создана стройная система принципов их преобразований (мультифункциональность, расширение, интенсификация, субSTITУЦИЯ, смена, активация, симиляция, иммобилизация и др.). Для теории эволюции большое значение имела глубокая разработка Северцовым представлений о взаимозависимостях органов (корреляциях и координациях) в онто- и филогенезе. Крупным вкладом в эволюционную теорию явилось и решение Северцовым вопроса о критериях биологического прогресса (эколого-географическая экспансия, т. е. расселение, рост численности и увеличение числа таксонов) и ароморфной эволюции (повышение энергии жизнедеятельности, усложнение организации и др.). Тем самым он поставил проблему прогресса на научную почву. Северцов значительно углубил дарвинистские представления об эволюции как возникновении приспособлений на основе естественного отбора и этим существенно дополнил аргументацию против ортогенетических и телеологических концепций эволюции.

В. И. Вернадский об эволюции на уровне биосферы

По-новому к изучению эволюционного процесса подошел основоположник биогеохимии и современного учения о биосфере В. И. Вернадский. В книге «Биосфера» (1926) он развил идею об эволюции поверхности земного шара как целостном процессе взаимодействия косной материи с живым веществом. При этом жизнь признавалась «великим, постоянным и непрерывным нарушителем химической косности поверхности нашей планеты»¹. Возникнув, живое вещество начало «растекаться» по поверхности Земли и по мере нарастания этого процесса все усиливалось «давление жизни» как на косную материю, так и «само на себя». Со временем все основные геохимические процессы оказались преобразованными воздействием биогенных факторов и превратились в биогеохимические. Жизнь, по Вернадскому, является «не внешним случайным явлением на земной поверхности. Она теснейшим образом связана со строением земной коры, входит в ее механизм и в этом механизме

¹ В. И. Вернадский. Биосфера. М., 1926, стр. 27.

выполняет величайшей важности функции, без которых он не мог бы существовать»¹.

Огромная роль учения Вернадского о биогеохимических процессах и биосфере стала особенно ясно проявляться со второй половины XX в. (см. также главу 27). Этому способствовали, с одной стороны, успехи экологии, с другой — развитие современной научно-технической революции, выдвинувшей в качестве одной из первоочередных задач проблему воздействия человека на природу. Под влиянием научных достижений и человеческого труда биосфера постепенно переходит в новое состояние — ноосферу, или сферу разума. Идеи Вернадского о ноосфере — это важное философское обобщение, возникшее на стыке двух направлений его научной деятельности — биогеохимии и истории наук. Важнейшие обобщения Вернадского легли в основу ряда новейших теорий, в которых эволюция рассматривается на надвидовом уровне.

Современный синтез знаний о причинах эволюции на основе дарвинизма

Первые попытки этого синтеза начались с конца 30-х и продолжались в течение 40-х годов; они были плодом коллективных усилий биологов разных специальностей.

Дж. Симпсон² писал, что среди многих соавторов синтетической теории эволюции необходимо отметить в Англии Фишера, Холдейна, Хаксли, Дарлингтона, Уоддингтона и Форда, в США — Райта, Мэллера, Добжанского, Майра, Дайса и Стеббингса, в Советском Союзе — Четверикова, Дубинина, Тимофеева-Ресовского, в ФРГ — Ренша, во Франции — Тейсье, в Италии — Бузати-Траверзо. Ф. Г. Добжанский и Э. Бозигер³ привели 15 имен, в числе которых, кроме части упомянутых Симпсоном, названы Грант, Симпсон, Шмальгаузен и Уайт. Ж. Тейсье⁴ упомянул примерно 20 ученых.

Перечисление исследователей, осуществивших синтез теории естественного отбора с генетикой и экологией, справедливо было бы продолжить и помимо уже названных биологов отметить также и заслуги таких ученых, как Н. И. Вавилов, Г. Д. Карпеченко, Дж. Клаузен, И. Лerner, Ф. Шеппард, К. Мазер, К. Сакаи, М. А. Розанова, М. М. Камшилов, Г. Ф. Гаузэ, В. Н. Сукачев, Ч. Элтон, Дж. Лэк, Т. Парк, Д. Н. Кашкаров, Е. Н. Синская, С. А. Северцов, Г. Турессон. Таким образом, в создании основ современного дарвинизма участвовало, видимо, не менее 40–50 ученых из восьми стран.

К наиболее важным работам, положившим начало формированию синтетической теории эволюции, следует отнести не только труд Добжанского «Генетика и происхождение видов» (1937), но и серию обобщающих работ И. И. Шмальгаузена — «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции» (1946). Существенное значение в создании синтетической теории эволюции имеют книги Н. В. Тимофеева-Ресовского «Генетика и эволюция» (1939), С. Дарлингтона «Эволюция генетических систем» (1939), Дж. Хаксли «Эволюция.

¹ B. I. Вернадский. Биосфера. М., 1926, стр. 27.

² G. Simpson. The meaning of evolution. New Haven, 1949, p. 277—278.

³ Th. Dobzhansky, E. Boesiger. Essais sur l'évolution. Paris, 1968, p. 1.

⁴ G. Teissier. Transformisme d'aujourd'hui.— L'Année biol., 1962, t. 1, N 7—8, 364.

Современный синтез» (1942), Э. Майра «Систематика и происхождение видов» (1942), Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1944), работы Н. П. Дубинина с сотрудниками (1936—1948).

В современной синтетической теории главным фактором эволюции признается естественный отбор, интегрирующий и регулирующий действие всех остальных факторов (онтогенетической изменчивости, мутагенеза, гибридизации, миграции, изоляции, пульсации численности и др.). Понятно поэтому, что естественный отбор служит объектом всесторонних исследований.

Важная особенность синтетической теории эволюции состоит в замене типологического (организмоцентрического) подхода к пониманию субстрата эволюции качественно новым популяционным подходом, основывающимся на признании элементарной единицей эволюции местной (локальной) популяции. Основу синтетической теории составляют не данные эволюции крупных систематических групп, интерпретация которых неизбежно включает много гипотетического, а факты, получаемые в исследованиях микрэволюции. Эти факты добываются путем непосредственного экспериментального исследования элементарных процессов, протекающих в популяциях. Это не означает, что новый синтез не касается проблем макроэволюции. Образование крупных таксонов, органообразование, направленность эволюции и другие вопросы макроэволюции продолжают оставаться в поле ее зрения, но фундаментом для истолкования этих данных служат точно установленные факты, объясняющие причины микрэволюции.

Для синтетической теории эволюции характерно использование комплексных методов исследования: экспериментальных в сочетании с моделированием различных моментов эволюционного процесса, сравнительно-географических и экологических опытов в природной обстановке и в питомниках, полевых наблюдений, данных, добытых сравнительно-морфологическими методами, а также широкое применение математики. Использование этих методов позволило подтвердить правильность главных положений дарвинизма о ведущей роли естественного отбора, о том, что ни один из отдельно взятых факторов эволюции не объясняет ее причин, являющихся результатом сложных взаимодействий этих факторов. Новая теория разработала эти положения применительно к различным объектам, начиная от бактерий и простейших и кончая высшими растениями и животными.

После строгой экспериментальной проверки были опровергнуты некоторые концепции (наследование приобретенных признаков, автогенез и эктогенез, преадаптационизм и др.), а также преодолена недооценка роли модификационной изменчивости и фенотипа в эволюции. Статистическое представление о движущих силах эволюции было приведено в соответствие с учением о популяции как субстрате эволюции. Новая теория включила в себя все крупные достижения эволюционизма последаргинского времени. Многие факты, оказавшиеся трудными для объяснения с позиций классического дарвинизма и использовавшиеся для его критики (например, вредность мутаций, явление преадаптации, неадаптивный характер некоторых эволюционных изменений) были подчинены теории естественного отбора и получили рациональное объяснение.

Ранее казалось незыбленным положение, что наследственная изменчивость является причиной, а отбор — лишь следствием, действующим на ее основе. В работах 1936—1946 гг. Н. П. Дубинин, Н. И. Шapiro, А. Стерлевант, М. В. Игнатьев, Р. Л. Берг и другие показали, что сам

мутационный процесс является адаптивным признаком вида; этот признак преобразуется отбором, который изменяет мутабильность, поддерживая ее на оптимальном уровне. Стало ясно, что мутационный процесс является не только исходным материалом эволюции, но и ее результатом.

Концепция «мобилизационного резерва» внутривидовой наследственной изменчивости (И. И. Шмальгаузен, С. М. Гершензон и другие) позволила снять одно из затруднений, стоявших перед теорией естественного отбора. Шмальгаузен (1946) показал, что «процесс вскрытия уже существующих резервов имеет гораздо большее значение, чем самая интенсивная мутабильность, так как мутации, ранее накопленные в скрытом виде, проявляются сразу в значительной концентрации, обеспечивая тем самым наиболее высокую эффективность естественного отбора»¹.

Было показано, что рецессивность, доминантность и сверхдоминантность — это итоги деятельности отбора, направленного на устранение вредящего действия мутаций, на образование мобилизационного резерва, делающего вид эволюционно пластичным, на формирование адаптивного фенотипа, на его упрочение и защиту от дезорганизующего действия новых мутаций (Р. Гольдшмидт, М. М. Камшилов, Д. М. Шифрина и другие).

Был выяснен механизм, поддерживающий невысокую численность популяций бабочек, подражающих несъедобным насекомым; оказалось, что их малочисленность является необходимым условием выживания, так как при большей численности исчезает «эффект примеси», и птицы начали бы отличать имитаторов от моделей (Е. Форд, Г. Кэттлуэлл, Р. Шеппарт и другие). Численность подобных видов регулируется летальными генами, концентрация которых бывает весьма высокой (гибнет до 60—80% зародышей в каждом поколении). Но именно эта постоянная высокая смертность является важной адаптацией вида. У многих животных и растений были обнаружены гены, летальные или снижающие жизнеспособность в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном — повышающие жизнеспособность, иммунитет, экологическую пластичность и другие важнейшие показатели. Оказалось, что отбор часто сохраняет генетические системы, способные тем или иным способом поддерживать состояние адаптивной гетерозиготности, и действует против гомозигот.

При изучении полиморфизма удалось выяснить роль отбора, поддерживающего постоянство численных отношений между различными формами в популяциях (Дубинин, Добжанский, Шеппарт и другие). Но при известных условиях устойчивый (балансированный) полиморфизм может смениться переходным, при котором отбор будет способствовать преобладанию одной (или нескольких) формы над другими, вплоть до полной качественной перестройки состава популяции (Форд и другие).

Состояние эволюционной теории в конце первой половины XX в. получило отражение в содержании работы симпозиума, посвященного экологическим и генетическим факторам видообразования и эволюции (1949, Италия). На этом симпозиуме обсуждались многие вопросы, но «в центре внимания находилась проблема естественного отбора»². В ряде докладов было показано, что отбор имеет дело не с отдельными генами или признаками, а элиминирует только целые фенотипы недостаточной адаптивной ценности, развивающиеся на базе целых генотипов. Было отме-

¹ И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968, стр. 187.

² Th. Dobzhansky. Review and perspectives of the symposium on ecological and genetic factors of speciation and evolution.— La ricerca scientifica, 1949, v. 19, 5.

чено, что у высокоадаптивных форм могут развиваться отдельные нейтральные или даже слабо вредные признаки. Подробно обсуждалось положение о том, что генотип вида является целостной системой, постоянно интегрируемой естественным отбором, и критиковалось представление о генотипе как простой сумме независимых генов. Высказывалась мысль, что при образовании морфологически неразличимых, но репродуктивно изолированных популяций отбор охраняет морфологическую структуру как адаптивно особенно ценную, и дивергенция популяций идет только по физиологическим признакам. Участники симпозиума резюмировали, что естественный отбор всегда оказывается решающей причиной видообразования и общим направляющим фактором эволюции.

Важнейшей тенденцией развития эволюционной теории в 50—60-е годы было расширение и углубление синтеза биологических знаний на основе изучения биологии популяций и закономерностей естественного отбора.

Значительно усилилось взаимодействие между эволюционной теорией и такими отраслями биологии, как генетика популяций, популяционная экология, этология, биогеография и микросистематика.

Столетний юбилей дарвинизма

В трудах симпозиумов и в сборниках работ, опубликованных в первую половину 50-х годов, подводились итоги многолетним дискуссиям о механизмах эволюции и приводился разнообразный материал, доказывающий, что современная наука полностью подтверждает основную идею дарвинизма — учение о естественном отборе как движущем факторе эволюции.

В 1958—1960 гг. в связи со 100-летием со дня опубликования «Происхождения видов» на многих международных съездах была произведена всесторонняя оценка естественного отбора как фундамента современной системы знаний об эволюции. Открывая международную юбилейную конференцию в Сингапуре (1959), Дж. Холдейн указал, что «основной механизм эволюции — отбор неопределенных изменений — современной наукой принимается примерно в таком же виде, как его впервые описали Дарвин и Уоллес»¹. Итоги работы юбилейной конференции в Чикаго были подведены в капитальном труде, озаглавленном «Эволюция после Дарвина» (1960). Главное содержание докладов этой конференции, как и других симпозиумов (в Лондоне, Мельбурне, Геттингене и т. д.), а также книг [Г. Картер. «К столетию эволюционизма» (1958); Г. де Бер. «Ч. Дарвин» (1958); Г. Хеберер. «Что сегодня называется дарвинизмом?» (1960) и др.], посвященных юбилею,— это демонстрация торжества дарвинизма, получившего дальнейшее развитие в современной синтетической теории эволюции. Можно согласиться с Э. Майром в отношении единодушия участников многих конференций в объяснении эволюции и констатировать, что «это единодушие служит лучшим свидетельством того, насколько прочно обоснована и внутренне логична синтетическая теория»². Характеризуя современное состояние эволюционной теории, Дж. Хаксли в предисловии к 7-му изданию своей книги «Эволюция. Современный синтез» (1963) утверждал, что все гипотезы эволюции, объясняющие ее

¹ J. B. S. Haldane. The theory of natural selection to-day.— Nature, 1959, v. 183, March, 14, 711.

² Э. Майр. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968, стр. 22.

Проблема корреляций

Основоположник учения о корреляциях Ж. Кювье рассматривал эту проблему в онтогенетическом плане, изучая связи между вполне сформированными органами взрослого организма и телеологически их истолковывая. С появлением эволюционной теории Дарвина возникли предпосылки для филогенетического понимания корреляций. Однако изучение филогении корреляций шло на первых порах довольно медленно. Морфологи-эволюционисты не уделили должного внимания этой проблеме, ограничиваясь общим признанием возможности и необходимости эволюционных преобразований коррелятивных систем. С возникновением экспериментальной эмбриологии стал накапливаться материал, свидетельствующий о тесных связях морфогенетических процессов — корреляции развивающихся органов зародыша. Это значительно расширяло представления о взаимозависимости частей и органов, но вместе с тем послужило и поводом для утверждения, будто только экспериментальная эмбриология с ее каузально-аналитическим методом может раскрывать коррелятивные связи.

К изучению филогенетических корреляций относились подчас отрицательно. Проблема целостности оказалась на время узурпированной анти-эволюционными течениями различного толка. Неовиталисты во главе с Г. Дришем, представители холизма и идеалистической типологии отставали чисто идеалистические представления о сущности целостности. Распространение идеалистических взглядов в биологии явилось в этот период своего рода реакцией на механицизм.

Материалистическая трактовка взаимосвязи органов и их систем в индивидуальном и историческом развитии была восстановлена и получила дальнейшее развитие прежде всего в эволюционной морфологии. С гипотезой корреляций выступил Северцов. Согласно его взглядам, в эволюции наследственно изменяются первоначально лишь немногие признаки организма, а вся организация изменяется вместе с ними коррелятивно. Эта идея Северцова указывала путь для ясного материалистического решения проблемы взаимного приспособления (коадаптации) органов в эволюции.

В 1910 г. Л. Плате впервые разграничил онтогенетические и филогенетические корреляции; последним Северцов дал наименование координаций. Были предложены различные классификации корреляций (Л. Плате, 1910; Б. А. Домбровский, 1926; А. Рындзюнский, 1939; И. И. Шмальгаузен, 1938, 1939, 1946). Изучению подверглась эволюция самих типов коррелятивных связей между органами (А. Рындзюнский, 1939).

Синтез эволюционной морфологии, экологии, генетики и экспериментальной эмбриологии

Северцовская концепция филогенетических закономерностей эволюционного процесса носила преимущественно морфологический характер. Это было неизбежно в эпоху, когда дарвинизм, генетика и экспериментальная эмбриология развивались в известной степени изолированно, когда условия для их творческого контакта еще только формировались. Однако уже во второй четверти XX в. некоторые наиболее дальновидные биологи начали сознавать, что без такого контакта дальнейший прогресс теории эволюции немыслим. Намечая перспективы построения «полной теории эволюции», Северцов (1935) писал: «Нам думается, что в ближайшее время, на основании наших исследований, к созданию такой теории должны будут подойти, базируясь на своих исследованиях, экологии, генетики



ИВАН ИВАНОВИЧ
ШМАЛЬГАУЗЕН
(1884—1963)

и механики развития. Созданная ими теория будет, вероятно, вторым приближением к полной теории эволюции¹. Действительно, после успешного опыта соединения дарвинизма и генетики в начале второй четверти XX в. на этот путь вступили многие ученые.

Одна из первых попыток синтеза эмбриологии, генетики и эволюции принадлежит Г. де Беру (1930). Проблема прогрессивной эволюции в свете теории мутаций была рассмотрена Н. К. Кольцовым (1933), оттенившим значение неотении в эволюции животного мира. Влияние филогенетических изменений, порождаемых мутациями, на различные этапы индивидуального развития было исследовано Б. Реншем (1960). Он принимает модусы филэмбриогенеза Северцова, оговариваясь, однако, что понятия анаболии, девиации и архаллаксиса нуждаются в уточнении, так как не совсем ясно, где проходят границы между ранними, средними и поздними стадиями. Возможность контактов между эволюционной морфологией, генетикой и механикой развития была продемонстрирована С. Н. Боголюбским (1933), А. А. Машковцевым (1939) и Н. И. Драгомировым (1948).

После появления работ Северцова «Главные направления эволюционного процесса» (1925) и «Морфологические закономерности эволюции» (1931, русское издание 1939) интерес к проблеме прогресса в биологии продолжал нарастать. Дж. Хаксли (1942, 1954), опираясь на принцип естественного отбора, рассматривал биологический прогресс как процесс последовательного усложнения организации, критериями которого является нарастание сложности, общее повышение жизнедеятельности, появление новых форм. Дж. Симпсон (1944) подразделил прогресс на не-

¹ А. Н. Северцов. Модусы филэмбриогенеза.— Собр. соч., т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 523.

сколько процессов — микро-, макро- и мегаэволюцию. По мнению В. Франца (1951), главным путем эволюции является биотехнический прогресс, сопровождающийся повышением коэффициента полезного действия всей жизнедеятельности организма. Г. де Бер отвел ведущую роль в эволюции педоморфозу. Б. Ренш (1954) выделил два направления надвидовой эволюции — процесс прогрессивного развития родословного древа в целом и прогресс в пределах его главных ветвей. Ныне существование двух главных типов эволюционного развития считается установленным достаточно твердо (Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков, 1969). Северцов назвал их ароморфозом и идиоадаптацией. Были предложены и другие аналогичные понятия. Среди них наибольшее распространение получили термин арогенез, близкий по смыслу ароморфозу, и аллогенез, равноценный идиоадаптации.

Прямыми продолжением и развитием учения Северцова явились концепция И. И. Шмальгаузена, которому удалось последовательно и полно осуществить предсказанный Северцовым синтез эволюционной морфологии, генетики и экспериментальной эмбриологии.

Представление о преобразовании корреляционных систем в филогенезе, созданное Северцовым, получает у Шмальгаузена дальнейшее развитие.

Исходя из признания двух типов зависимостей — корреляций (по терминологии Шмальгаузена, взаимодействий) и координаций, Шмальгаузен дал детальный анализ типов и роли коррелятивных зависимостей в онтогенезе и филогенезе. В индивидуальном развитии он различал три типа корреляций: геномные корреляции, определяемые наследственными факторами развития; морфогенетические корреляции, связанные с внутренними факторами и проявляющиеся через передачу веществ или возбуждения непосредственно от одной части к другой; эргонтические корреляции, обусловленные функциональными зависимостями между уже сформировавшимися частями и органами.

Корреляционные механизмы возникали и усложнялись в процессе эволюции в соответствии с перестройкой всей организации животных. На простом геномном основании постепенно возникали более сложные надстройки — морфогенетические и, наконец, эргонтические типы связей.

Взаимосвязи координированно эволюционирующих органов изменяются по-разному. В случае биологических координаций меняются соотношения между органами, которые в онтогенезе не были связаны корреляционно. При динамических координациях меняются соотношения между органами, которые в онтогенезе объединяются эргонтическими и морфогенетическими корреляциями. Эволюционная перестройка организации, протекающая на основе биологических и динамических координаций, сопровождается постепенным накоплением приспособлений наиболее общего характера; при этом формируются основы самой общей организации, которые поддерживаются известной стойкостью пространственных соотношений между наиболее существенными органами. Стойкость общей организации относительна. Положение, величина и форма частей и соотношение между ними подвержены изменениям через топографические координации в рамках мало изменяемой канвы — общего плана строения данной группы животных.

В 30—40-е годы XX в. Шмальгаузеном была предложена концепция эволюции онтогенеза, опирающаяся на эволюционную морфологию, экспериментальную эмбриологию и генетику. По этой концепции, эволюционной перестройке подвергаются все процессы онтогенеза, начиная с

организации яйца и первых дифференцировок. Среди перестроек наиболее существенное значение имеют общее усложнение процессов онтогенеза, тенденция к удлинению периода эмбрионального развития, накопление процессов регуляторного характера. Эволюция онтогенеза предполагает перестройку существующей системы корреляции. По этой причине шире всего в эволюции распространена анаболия, в наименьшей степени затрагивающая эту систему. Эволюция корреляционных систем сопровождается возникновением регуляторных механизмов, защищающих организм от неблагоприятных воздействий внешней среды.

Эволюция интеграционных механизмов онтогенеза совершилась по пути надстройки над наиболее древним типом формативных связей, т. е. градиентными отношениями, новых систем — индукционных влияний, эндокринных воздействий и, наконец, высшего интеграционного механизма — нервной системы.

Шмальгаузен (1934, 1939, 1969) внес существенные уточнения в предложенную Северцовым классификацию главных направлений эволюции и в большей мере сблизил теорию филэмбриогенеза с учением об адаптационморфозе. Шмальгаузен различал шесть типов эволюционного развития: алломорфоз — наиболее распространенный тип, который не влечет за собой значительного преобразования организации; телеморфоз, при котором связи организма со средой ограничиваются и организм специализируется; катаморфоз, при котором в связи с дегенерацией, или недоразвитием, организм переходит к более простым соотношениям со средой; гипоморфоз, при котором организм достигает половой зрелости в среде, ранее характерной только для его личинки; гиперморфоз, при котором происходит нарушение координаций со средой и одностороннее переразвитие организма; ароморфоз — образующий узловые точки эволюции, достижение более высокого уровня организации. Осуществление того или иного конкретного направления адаптационморфоза сопряжено, по Шмальгаузену, с перестройкой определенной системы корреляций в онто- и филогенезе. Лишь направления типичного морфо-физиологического прогресса — ароморфоз и алломорфоз — стоят в зависимости от усложнения системы координаций. Остальные типы адаптационморфоза связаны только с более или менее глубоким разрушением существующей системы координаций.

Значение эволюционной морфологии не исчерпывается обобщениями, созданными в пределах самого этого направления. Эволюционная морфология оказала глубокое влияние на многие биологические дисциплины — гистологию, анатомию, эмбриологию, палеонтологию, физиологию (растений и животных), морфологию растений и биохимию. Влияние установок эволюционной морфологии сказалось также на формировании теоретических основ медицины.

Чтобы воспрепятствовать утрате большого числа видов, обеднению генофонда биосфера, организуются национальные общества охраны природы, существует Международный союз охраны природы. В Париже в 1970 г. состоялась специальная международная конференция экспертов по научным основам рационального использования и охраны ресурсов биосфера. В ее работе приняли участие 238 делегатов из 63 стран — членов ЮНЕСКО и 88 представителей шести организаций ООН, семи других межправительственных организаций и трех фондов. Конференция приняла ряд важных решений, в частности решение об использовании и сохранении генетических ресурсов, об охране видов растений и животных, подвергающихся усиленному уничтожению и др.¹

Охрана живого населения Земли требует нормализации отношений между биосферой и человеческим обществом, изживания их противопоставления друг другу.

Так как человеческое общество представляет собой часть биосферы, а техника — это качественно новый этап в ее развитии, то, будучи частью биосферы, человеческое общество должно в какой-то мере подчиняться ее законам.

Вместе с тем человеческое общество не тождественно биосфере — им управляют социальные законы, не свойственные другим частям биосферы. Но законы общественного развития не могут отменить законов, господствующих на низших ступенях развития биосферы. Представляя собой надстройку над ними, они действуют лишь до тех пор, пока не вступают в противоречие с законами биосферы. В противном случае биосфера может наложить «запрет» на человеческую деятельность, или, как говорил Энгельс, природа начинает «мстить» людям за неразумное к ней отношение.

В ходе эволюции жизни на Земле ясно обнаруживаются две основные тенденции: усиление воздействия живого на неорганическую природу путем выработки новых приспособлений и включение с помощью организмов-деструкторов (в основном микроорганизмов) каждого нового завоевания жизни в биотический круговорот. Взаимодействие этих тенденций обеспечило прогрессивное развитие жизни на нашей планете в течение сотен миллионов лет.

Для обеспечения неограниченного прогрессивного развития человеческого общества в отношениях с живой природой необходим творческий поиск нового, разумное планирование нововведений при неустанной заботе о сохранении биосферы. Техника, входя в состав биосферы, должна быть экологичной: ее непременным атрибутом становится моделирование закономерностей биотического круговорота.

Ноогенез и ноогеника

Эволюция органического мира прошла несколько крупных этапов. Первый из них — возникновение биосферы с ее биотическим круговоротом, второй — усложнение циклической структуры жизни в результате появления многоклеточных организмов. Эти два этапа, осуществлявшиеся под воздействием чисто биологических факторов, могут быть названы периодом биогенеза. Третий этап — возникновение человеческого общества. Разумная по своим намерениям деятельность людей в масштабе биосферы,

¹ См.: Труды конференции «Использование и охрана природных ресурсов». М., «Прогресс», 1972.

как это было показано, далеко не всегда оказывается таковой. В ряде случаев она оказывается разрушительным фактором, ограничивающим возможности дальнейшего развития. Однако разумное, плановое начало, проявляющееся особенно ярко в нашей стране, уже берет верх над стихийным, наблюдается постепенное превращение биосфера в сферу разума — ноосферу¹. Совершается революционный переход от биогенеза, управляемого стихийными биологическими факторами, к эволюции, управляемой человеческим сознанием, то есть ноогенезу.

Понятие ноосфера было первоначально введено в науку французским философом-бергсонианцем Э. Леруа (1927)². Ноосферой Леруа назвал оболочку Земли, включающую человеческое общество с его индустрией, языком и прочими видами разумной деятельности. Ноосфера идет на смену биосфере и должна заменить последнюю. Значительно большее развитие это понятие получило в книге «Феномен человека» П. Тейара де Шардэна (1940).

Высказав правильную идею о сознательной человеческой деятельности как преобразующем биосферу факторе, Леруа и Тейар де Шардэн дали ей идеалистическую трактовку. Ноосфера, по Тейару де Шардэну, — «...мыслящий пласт», который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается с тех пор над миром растений и животных вне биосферы и над ней³. Это стихийный процесс кристаллизации некоей внутренней сути частиц материи, проявляющийся при их объединении. Оба французских автора, говоря о развитии жизни на Земле и о роли человеческого разума в этом процессе, упустили самое основное — сложные и противоречивые отношения биосфера и человеческого общества с его социальными конфликтами и особыми общественными законами развития, сквозь призму которых преломляется отношение человека к природе. Они не поняли, что преобразование биосфера в сферу разума — ноосферу — не может быть стихийным процессом, кристаллизацией каких-то изначальных зачатков мирового разума.

В противоположность Леруа и Тейару де Шардэну Вернадский развивал материалистическое представление о ноосфере, понимая под ноосферой не нечто внешнее по отношению к биосфере, а новый этап в ее развитии, этап разумного регулирования отношений человека и природы. «В таком виде,— справедливо отмечают М. И. Руткевич и С. С. Шварц,— учение о ноосфере... отвечает по своему содержанию духу диалектического материализма и существенно его обогащает»⁴.

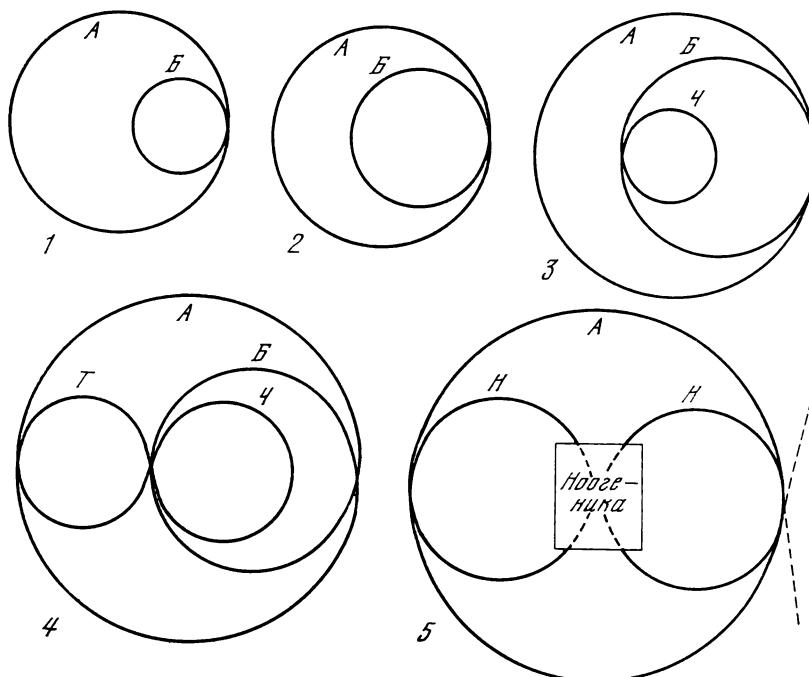
В непосредственной связи с революционными социальными преобразованиями, со сменой капиталистических отношений социалистическими возникает реальная возможность организации нового типа исследовательских учреждений, объединяющих представителей естественнонаучных теоретических дисциплин с работниками инженерно-технического, агрономического, медицинского и социологического профилей. Их основная задача — оценка достижений науки и техники не только с точки зрения их хозяйственного эффекта, но и как факторов, в той или иной степени, в том или ином направлении влияющих на взаимные отношения человеческого общества и природы. Если обычные научные учреждения

¹ См.: В. И. Вернадский. Несколько слов о ноосфере.— Успехи соврем. биологии, 1944, т. 18, вып. 2.

² E. Le Roy. L'Exigence Idéaliste et le Fait de L'Evolution. Paris, 1927.

³ П. Тейар де Шарден. Феномен человека. М., «Прогресс», 1965, стр. 181.

⁴ М. И. Руткевич, С. С. Шварц. Философские проблемы управления биосферой.— Вопросы философии, 1971, № 10, 59.



Стадии развития биосфера (по М. М. Камшилову, 1974)

1 — в большом абиотическом круговороте веществ (A) возник биотический круговорот — биосфера (B); 2 — по мере развития жизни биосфера расширяется; 3 — в биосфере появилось человеческое общество (Ч); 4 — человеческое общество стало поглощать вещество и энергию не только через биосферу, но и непосредственно из абиотической среды (T); 5 — биосфера, превратившаяся в ноосферу (H), стала развиваться под контролем разумной человеческой деятельности (ноогенез). Жизнь, развиваясь по пути ноогенеза, все более осваивает вещество, энергию и потенциал информации неживой природы, распространяясь за пределы Земли (пунктирные линии)

ведут творческий поиск нового, задача научных учреждений указанного типа должна заключаться в том, чтобы рекомендовать научные достижения, открытия и изобретения к внедрению в народное хозяйство и медицину, следить за результатами их внедрения и организовывать исследования, направленные на ликвидацию вредных побочных результатов внедрения, если таковые обнаружатся. Эти учреждения должны представлять собой разумный человеческий эквивалент отбирающей функции биосфера, допускающий к развитию лишь такие новшества, которые не подрывают ее основу — круговорот органического вещества. Таким образом, критерием ценности нововведений должна стать не только их не посредственная полезность, но и совместимость с прогрессом жизни. В тактике человеческой деятельности должна непременно учитываться стратегия биосфера, создававшаяся в течение миллиардов лет.

Науку управления взаимоотношениями между человеческим обществом и природой можно назвать ноогенией¹. Основная цель ноогеники — планирование настоящего во имя лучшего будущего. Ее главная задача — исправление нарушений в отношениях человека и природы и в самом человеке, вызванных прогрессом техники.

¹ М. М. Камшилов. Ноогенез. — Журн. общей биол., 1970, т. 31, № 1.

Помимо охранных функций ноогеника обязана способствовать увеличению многообразия форм жизни путем создания новых видов растений, животных и микроорганизмов. Эти новые виды призваны не только служить источником пищи, кислорода, сырья для промышленности, но и помогать человеку, осуществляя буферные функции, борясь с вредными побочными результатами технического прогресса, способствовать еще более активному освоению неживой природы, сопровождать человека в космических полетах.

Таким образом, ноогеника в отличие от пропагандируемой некоторыми учеными глобальной экологии не ставит целью достижение какого-то постоянного равновесия между человеком и природой, которое в принципе не осуществимо. Ее задача — сознательное управление эволюцией биосфера, включающей человеческое общество как ведущую интегральную часть.

Для рационализации отношений человека и биосфера особенно много делается в СССР. Только за последние годы Верховным Советом СССР приняты такие важные законы, как «Основы земельного законодательства Союза ССР и союзных республик», «Основы законодательства Союза ССР и союзных республик о здравоохранении», «Основы водного законодательства Союза ССР и союзных республик». В союзных республиках приняты специальные законы об охране природы. Ряд важных постановлений партии и правительства направлен на предотвращение загрязнения Каспийского моря, озера Байкал, бассейнов рек Волги и Урала и т. п. Наконец, на IV сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва (1972) было принято историческое постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». Принимая это постановление, Верховный Совет СССР подчеркивал, что «достижения научно-технической революции и мощная база нашей индустрии позволяют в условиях социалистического хозяйствования разумно пользоваться всеми природными богатствами, успешно решать исторически важную задачу — нейтрализовать вредные для природы и человека побочные явления хозяйственной деятельности»¹. В докладе В. А. Кириллина² на IV сессии Верховного Совета СССР приведены многочисленные примеры деятельности нашего социалистического государства, отвечающие требованиям ноогеники.

Таким образом, проблема взаимных отношений человека и природы поставлена в нашей стране как важнейшая общегосударственная задача. Есть все основания верить, что надвигающийся кризис в отношениях биосфера и человеческого общества будет разрешен в плане развития гармонического единства человека и природы.

¹ Постановление Верховного Совета СССР «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». — Известия, № 222 (17150) от 21 сентября 1972 г.

² В. А. Кириллин. О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов. — Известия, № 221 (17149) от 20 сентября 1972 г.

Мур и Шенон отметили связь задачи, рассмотренной Нейманом, с проблемой построения надежного кода для случаев, когда надежность передачи отдельного символа низка. Они показали, что при использовании других элементов схемы могут быть получены лучшие результаты и обеспечено то же повышение надежности при избыточности не в 60 000, а всего в 100 раз.

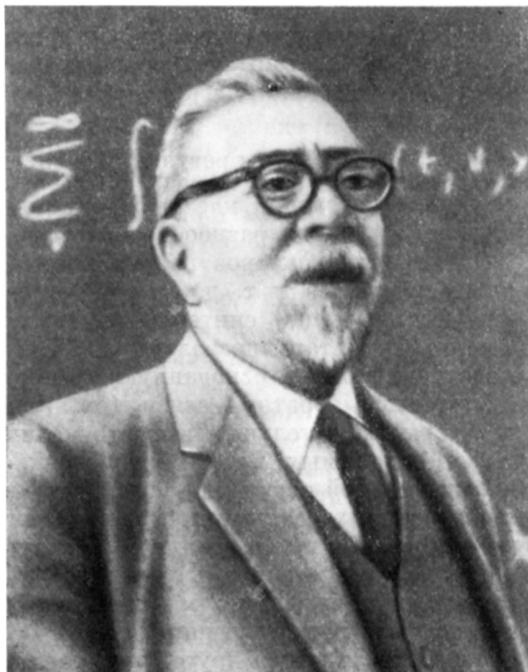
Одна из самых слабых сторон нервных сетей, подобных рассмотренным Мак-Каллоком и Питтсом,— их крайне низкая надежность: выход из строя всего одного нейрона может принципиально изменить характер работы всей сети. В 1958 г. Мак-Каллок предложил усложненную модель формального нейрона. В ней учтено, что порог нейрона может меняться во времени, принят закон суммации возбуждающих и тормозных входов, более близкий к реальному (возбуждение наступает, когда алгебраическая сумма входных сигналов превышает пороговое значение), а также учитывается существование пресинаптического торможения, т. е. используются входные волокна, которые могут блокировать прохождение сигнала по другим входам. С использованием этих элементов был рассмотрен ряд вопросов о конструировании сетей, устойчивых к шуму (У. Мак-Каллок, Дж. Коуэн, Л. Вербик и др., 1960). Была решена задача о синтезе сетей, работа которых не меняется, когда порог всех нейронов одновременно сдвигается на одну или несколько единиц (логически стабильные сети). Поясняя значение этой модели, Мак-Каллок отмечает, что дыхание не прекращается и при таких стадиях наркоза, когда пороги раздражения нейронов увеличиваются вдвое.

Далее были исследованы возможность и методы построения нейронных сетей, которые работают без ошибок при неодновременных и даже разнонаправленных сдвигах порогов образующих их элементов, а также при изменении веса синапсов, появлении новых связей между нейронами и при некоторой вероятности того, что нейрон не ответит на сверхпороговый сигнал или, напротив, самопроизвольно возбудится в отсутствие входного сигнала. При этом возникает задача построения сетей такого рода с использованием минимального числа нейронов и связей — задача во многих случаях еще далекая от решения.

Постановка проблемы надежности привела к новому подходу ко многим вопросам биологии. И. И. Шмальгаузен (1958—1963), например, рассмотрел под этим углом зрения полигены (повторение генов со сходным выражением), диплоидность и полиплоидность организмов и т. п. Им затронут также вопрос о циркуляции информации в процессе смены поколений и в эволюции. Работами Шмальгаузена была установлена связь дарвиновской теории эволюции с теорией информации.

Теория управления и биология

В конце XIX и начале XX в. в математике стала усиленно развиваться теория динамических систем, возникшая на основе теории дифференциальных уравнений. В технике этому соответствовала разработка теории автоматического управления (регулирования). Одним из фундаментальных положений этой теории явилось понятие «обратной связи» и формулирование принципа управления по отклонению фактического состояния управляемого объекта от заданного. Развитие теории информации и статистических методов исследования управляющих систем позволило Н. Винеру (1948) сформулировать ряд положений о единстве принципов управления в технических системах и живых организмах: было уста-



НОРБЕРТ ВИНЕР
(1895—1964)

новлено наличие и большое значение обратной связи и управления по рассогласованию в биологических системах, а также информационный характер процессов регулирования и управления в биологии.

Понятие обратной связи, впервые систематически использованное применительно к биологическим системам Винером, в качественной форме складывалось раньше. Его можно встретить в ряде биологических работ, посвященных изучению регуляторных процессов и механизмов [Н. А. Белов, 1911; сенсорная коррекция, Н. А. Бернштейн, 1934; обратная афферентация, П. К. Анохин, 1935 (Ленинская премия, 1972); «плюс-минус взаимодействие», М. М. Завадовский, 1941¹; и др.].

Широта и общность понятия обратной связи привели к проникновению в биологию методов анализа систем регулирования и способствовали бурному развитию биологических областей, в которых применимо моделирование. О степени проникновения идей управления в биологию можно судить по попыткам использовать понятие обратной связи и управления для формального описания понятия жизнь и живое (А. А. Ляпунов и С. Л. Соболев, Н. В. Тимофеев-Ресовский), показавшим, что любая живая система может рассматриваться как сложная иерархическая система управления, обеспечивающая сохранение и поддержание множества параметров, точно определяющих существование живого объекта и его целостность.

Подход к биологическим системам с позиций теории управления привел к появлению большой серии исследований по изучению частотных характеристик отдельных биологических регуляторных систем, по выявлению конкретных морфологических основ реализации обратных связей

¹ См.: А. А. Малиновский. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение.— Проблемы кибернетики, 1960, № 4.

и обеспечения надежности передачи информации, необходимой для управления, по изучению устойчивости, точности и помехозащищенности этих систем. Вот некоторые направления исследований, связанные с проблемой управления в биологических системах.

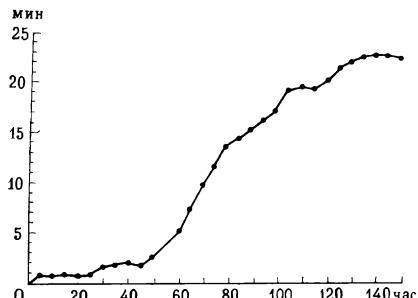
Процессы регуляции в клетке

Изучение поведения клеток в организме и в культуре ткани позволило обнаружить в них разнообразные регуляторные процессы, а также влияние внешних факторов на деление и движение клеток, синтез тех или иных продуктов и т. д. Наиболее детально изучен в настоящее время процесс регуляции синтеза ферментов в бактериальных клетках. Полученные результаты позволили Ф. Жакобу и Ж. Моно (1961) предложить модель регуляции, основанную на представлении о положительной и отрицательной обратной связи (см. главу 23). При появлении в клетке некоторых питательных веществ начинается энергичный синтез ферментов, необходимых для их обработки. Этот процесс идет по принципу положительной обратной связи. Напротив, при избытке конечных продуктов некоторых реакций происходит репрессия — подавление синтеза ферментов, необходимых для образования этих продуктов. Жакоб и Моно показали, что регуляция синтеза осуществляется особыми генами-операторами, вырабатывающими специфические белковые вещества, которые играют роль регулирующих сигналов. В ряде случаев показано, что этот процесс дублируется другой параллельной системой регуляции, которая связана не с полным блокированием синтеза ферментов, а с изменением их активности. При этом избыток конечного продукта снижает активность ферmenta, катализирующего первую реакцию в цепи биосинтеза данного продукта. Известны реакции, в которых, напротив, активность ферmenta повышается. Наличие двух независимых систем регуляции существенно повышает надежность работы всей системы. Таким образом, эта наиболее обоснованная схема регуляции синтеза ферментов аналогична техническим системам регуляции.

Моделирование самовоспроизведения

Один из важнейших биологических процессов, идущий самопроизвольно или индуцируемый внешними воздействиями, — процесс клеточного деления. При этом процессе идут многочисленные реакции синтеза, удвоения клеточных структур, совершаются механические перемещения, приводящие к обособлению дочерних клеток. Для описания этого процесса, являющегося одной из наиболее характерных особенностей живых систем, было предложено несколько математических моделей.

Дж. Нейман (1951) впервые изучил два варианта таких моделей. Первая модель была кинематической: она представляла собой автомат, состоящий из элементов, расположенных в пространстве, например, из датчика, который позволяет обнаруживать присутствие других деталей, соединительных частей для скрепления этих деталей и т. д.; при этом такой автомат реально не конструировался, а только рассматривался логически. Предполагалось, что он плавает в резервуаре, в котором находится неограниченный запас деталей (подобно тому, как клетка в культуре ткани окружена питательной средой). Нейман показал, что может быть создана машина с программой, которая будет собирать по-добные себе автоматы и копировать для них свою программу.



Кривая обучения коллектива автоматов (по Д. Мичи и Ф. Чемберсу, 1968)

По оси ординат — время до совершения ошибки, по оси абсцисс — время обучения системы

В последние десятилетия активно ведутся работы по исследованию эвристической деятельности, т. е. процесса поиска нового или принятия решения при неполноте информации о среде. Моделирование здесь используется прежде всего для воспроизведения функции мышления при решении отдельных классов интеллектуальных задач¹.

Дж. Лоулином (1962) была предпринята попытка создания обучающейся программы, моделирующей некоторые типологические особенности личности, в частности, эмоции (желания, страх и гнев), от которых зависит поведение (приближение к объекту, убегание, нападение). Кроме того, поведение модели зависит от прошлого опыта: в зависимости от ее поступков в той или иной ситуации она получает приятные, неприятные или безразличные ощущения. Варьируя систему обучения, экспериментатору удалось получить на одной и той же модели два различных вида поведения — пассивное (трусливое), когда модель старалась избегать нового «риска», и активное (агрессивное), при котором модель искала новые ситуации и не боялась риска. Были проведены эксперименты по переучиванию такой модели при переходе из дружественной среды во враждебную и наоборот².

Математические модели в генетике популяций и в теории эволюции

Эволюционный процесс можно рассматривать как процесс видового обучения или как процесс поиска оптимального состояния. При этом популяция выступает как регулируемая многопараметрическая система. Кроме того, эволюция может рассматриваться и как процесс группового поведения автоматов. С этой точки зрения, популяция — это совокупность «автоматов» (организмов), которые, взаимодействуя между собой и с внешней средой, решают свои собственные локальные задачи. Однако в результате такого взаимодействия система в целом решает некоторую интегральную задачу, например, приспособления вида к новой среде обитания. Ясно, что в данном случае речь идет о примере управления за счет локальных взаимодействий, так как у популяции нет централизованного управляющего механизма. Математическая теория эволюции развивалась независимо от теории управления на основе собственных задач и методов (дифференциальные уравнения, теория случайных процессов).

Математическое исследование генетики популяций является одним из важнейших направлений современной теоретической биологии. Основы математической теории генетики популяций были заложены работами

¹ См.: Сб. «Вычислительные машины и мышление». М., «Мир», 1967.

² См.: А. А. Братко. Моделирование психики. М., «Наука», 1969.

Г. Дженингса (1914—1917), С. Райта (1921—1932), Дж. Холдейна (1924—1932) и Р. Фишера (1928, 1930). Классическая работа в этой области принадлежит С. С. Четверикову (1926). В общей форме возникающая здесь задача может быть сформулирована так. Допустим, что данная популяция животных характеризуется определенным распределением генотипов и разной частотой встречаемости тех или иных признаков. Задан характер скрещивания в популяции и относительная жизнеспособность носителей этих признаков при тех или иных условиях. Требуется найти, как изменится в последующих поколениях распределение признаков при существовании популяции в данной (неизменной или меняющейся по определенному закону) среде. Простейший случай такой эволюционной задачи — вопрос о том, с какой скоростью будет происходить вытеснение некоторого исходного гена его аллелем, возникшим в результате мутации и имеющим селекционное преимущество. Основными факторами, влияющими на этот процесс, является частота мутации и эффективность отбора. Фишер и Райт выяснили также роль размеров популяции и ограничения скрещивания внутри нее. Райт, кроме того, изучал влияние миграций. Роли миграций в изменении генофонда популяций посвящена работа А. Н. Колмогорова, И. Г. Петровского и Н. С. Пискунова (1937). А. Н. Колмогоров (1935) установил также отклонение от формулы Харди-Вайнберга в условиях ограниченного скрещивания, показав, что существует оптимум частичной изоляции, при котором скорость отбора максимальна. Качественные соображения о существовании такого оптимума были развиты А. А. Малиновским (1934).

Можно привести числовой пример, иллюстрирующий роль размеров популяции в эволюции, выявленную на моделях такого типа. Фишер показал, что если частота возникновения мутации $1/1\ 000\ 000$, а ее селективное преимущество $1/100$, то такая мутация будет закреплена в популяции из $10\ 000\ 000$ особей уже через 25 поколений. В популяции же из $10\ 000$ особей для этого потребуется 25 000 поколений — срок, за время которого мутация может утратить свою адаптивную ценность.

Идеи Холдейна, Фишера и Райта за последние годы получили развитие в разнообразных направлениях. Так, в работах Н. В. Тимофеева-Ресовского и Ю. М. Свиражева (1966) установлены механизмы, ведущие к устойчивому существованию полиморфных популяций, а в работах О. С. Кулагиной и А. А. Ляпунова (1966) рассмотрены механизмы дивергенции форм в популяциях.

Разработка математических вопросов генетики популяций интенсивно ведется за рубежом. В ряде работ изучен процесс эволюции при разных вариантах скрещивания, с учетом взаимодействия генов между собой, возрастного и полового состава популяции и т. д. Новое интересное направление развивает в последнее время японский ученый М. Кимура. Он проводит аналогию между эволюцией популяции и движением некоторой динамической системы, а затем, используя эту аналогию, стремится найти для описания эволюции принцип, аналогичный принципу наименьшего действия аналитической механики¹.

¹ См.: В. А. Ратнер. Математические модели в популяционной генетике.— В сб. «Математические методы в биологии». М., ВИНИТИ, 1969.

ЛИТЕРАТУРА

К главе 1

- Барбаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н.** Териология. (Учебное пособие для ун-тов СССР). М., «Высшая школа», 1963.
- [Белар К.]. *Belar K. Der Formwechsel der Protistenkern. Eine vergleichend-morphologische Studie*. Jena, G. Fischer, 1926.
- [Беллерс А.] *Bellairs A. The life of reptiles*, v. I—II. N. Y., 1970.
- Бера Л. С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1—3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948—1949.
- [Берндт Р., Майзе В.] *Berndt R., Meise W. Naturgeschichte der Vögel*, Bd. I—III. Stuttgart, 1959—1966.
- [Брюс Ч. Т., Меландер А. Л., Карпентер Ф. М.] *Brues Ch. Th., Melander A. L., Carpenter F. M. Classification of insects*.—Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., 1954, 108.
- Быховский Б. Е.** Онтогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей.—Изв. АН СССР, серия биол., 1937, 4.
- Быховский Б. Е.** Моногенетические со-сальщики, их система и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- [Van Tienhoven A., Berger A. J.] *Van Tuene J., Berger A. J. Fundamentals of ornithology*. N. Y., Wiley, 1959.
- [Вебер Х.] *Weber H. Grundriss der Insektenkunde*. Jena, Fischer, 1974.
- [Винклер А.] *Winkler A. Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae*. Wien, 1924—1932.
- [Гойн К. Дж., Гойн О. Б.] *Goin C. J., Goin O. B. Introduction to herpetology*. San-Francisco — London, 1962.
- [Грелл К. Г.] *Grell K. G. Protozoology*. Berlin, Springer Verl., 1973.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А.** Млекопитающие фауны СССР, ч. 1—2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Данилевский А. С.** Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд-во ЛГУ, 1961.
- Дареевский И. С.** Герпетология.—В сб. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- [Дарлингтон П. Дж.] *Darlington P. J. Zoogeography: the geographical distribution of animals*. N. Y.—London, 1957.
- [Дарлингтон П. Дж.] *Darlington P. J. Drifting continents and Late Paleozoic geography*.—Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 1964, 52, N 4.
- [Деламар-Дебуттевиль К.] *Delamare-Deboutteville C. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*.—Actualités sci. et industr., 1960, N 1280.
- Дементьев Г. П.** Задачи экологической классификации птиц и понятие о жизненных формах.—В сб. «Проблемы орнитологии». Изд-во Львовск. ун-та, 1964.
- Дементьев Г. П.** Птицы нашей страны. Изд-во МГУ, 1962.
- [Догель В. А.] *Dogel V. A. Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen*.—Biol. Zbl., 1929, 49, N. 8.
- Догель В. А.** Общая протозоология. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Догель В. А.** Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Изд-во ЛГУ, 1964.
- Догель В. А., Полянский Ю. И., Стрелков А. А.** Советская протистология за двадцать лет (1917—1937).—Успехи соврем. биол., 1938, 8, вып. 1.
- Ефремов И. А.** Тафнномия и геологическая летопись.—Труды Палеонтол. ин-та, 1950, 24.
- [Зейтц А.] *Seitz A. Die Grossschmetterlinge der Erde. Systematische Beschreibung der bis jetzt bekannten Grossschmetterlinge der Erde*. Stuttgart, 1906—1917.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А., Карпевич А. Ф.** Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря.—Зоол. журн., 1945, 24, вып. 1.
- Зенкевич Л. А., Бобринский Н. А.** География животных. М., «Сов. наука», 1946.
- [Каль А.] *Kahl A. Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Tierwelt Deutschlands, Teile 18, 21, 25, 30 (1930—1939)*.
- [Камп Ч. Л.] *Camp Ch. L. Classification of the lizards*.—Bull. Amer. Museum Natur. History, 1923, 48.

- [Умбрейт В.] Umbreit W. W. *Advances in applied microbiology*. N. Y., 1960.
- [Фурман Ф.] Fuhrmann F. Die Geisseln von *Spirillum volutans*.—Zbl. Bakteriol., Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg., Abt. 2, 1910, 25, N 5-9.
- [Фитц-Жеме Ф.] Fitz-James Ph. C. Participation of the cytoplasmic membrane in the growth and spore formation of *Bacilli*.—J. Biophys. and Biochem. Cytol., 1960, 8.
- Фробишер М. Основы микробиологии. М., «Мир», 1965.
- [Хопвуд Дж., Сермонти Г.] Hopwood D. A., Sermoniti G. The genetics of *Streptomyces coelicolor*.—Adv. Genetics, 1962, 2.
- [Хочкисс Р.] Hotchkiss R. D. Etudes chimiques sur le facteur transformant du pneumococcus.—Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., 1948, 8.
- [Циндер Н.] Zinder N. Bacterial transduction.—J. Cell. and Compar. Physiol., 1955, suppl. 2, 45.
- Шапошников В. Н. Физиология обмена веществ микроорганизмов в связи с эволюцией функций. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- [Эфруssi-Тейлор Г.] Ephrussi-Taylor H. Current status of bacterial transformations.—Adv. virus Res., 1955, 3.
- Яковлев В. А., Левченко Л. А. О локализации дегидрогеназ, связанных с фиксацией азота у *Azotobacter vinelandii*.—Докл. АН СССР, 1964, 159.
- К главе 8**
- Алексин В. В. Что такое растительное сообщество, 2-е изд. М., 1928.
- [Альтман Ф., Диттер Д.] Altman Ph. L., Dittmer D. S. Environmental biology. Bethesda, 1966.
- [Андреварта Г.] Andrewartha H. G. Introduction to the study of animal populations. London, Methuen, 1961.
- [Балог Я.] Balogh J. Lebensgemeinschaften der Landtiere. 1958.
- [Бахметьев П. И.] Bachmetjew P. Experimentelle entomologische Studien vom physikalischen chemischen Standpunkt aus, Bd. 2. Einfluss der äußeren Faktoren auf Insekten. Leipzig, 1907.
- Бей-Биенко Г. Я. Принцип смены стаций и проблема начальной дивергенции видов.—Журн. общей биол., 1959, 20, вып. 5.
- Беклемишев В. Н. Классификации биоценологических (симфизиологических) связей.—Бюлл. МОИП (отд. биол.), 1951, 56, вып. 5.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., «Наука», 1970.
- [Боденгеймер Ф.] Bodenheimer F. S. Animal ecology to-day. Den Haag, Junk, 1958.
- [Боррадейл Л.] Borradaile L. A. The animal and its environment. London, 1923.
- [Браун-Бланке И.] Braun-Blanquet I. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin, 1928.
- [Брокман-Ерош Г., Рюбель Е.] Brockmann-Jerosch H., Rübel E. Pflanzengesellschaften der Erde. Bern — Berlin, 1930.
- Вавилов Н. И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина.—Сов. наука, 1940, № 2.
- Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых.—Зоол. журн., 1971, 50.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1960.
- [Вудвел Г.] Woodwell G. M. The ecological effects of radiation. London, 1963.
- Гаузе Г. Ф. Экспериментальное направление в изучении динамики популяций.—Зоол. журн., 1945, 24, вып. 4.
- Гербильский Н. Л. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований.—Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, № 2.
- [Гессе Р., Олли У., Шмидт К.] Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. R. Ecological animal geography. N. Y., 1937.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- [Даль Ф.] Dahl F. Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie, Bd. 2, Jena, 1921—1923.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд-во ЛГУ, 1961.
- [Джордан Д., Келлог В.] Jordan D. S., Kellogg V. L. Evolution and animal life. N. Y., 1915.
- [Добенмайр Р.] Daubenmire R. F. Plants and environment. A textbook of plants autecology. 2-d ed. N. Y.—London, 1959.
- Дювиль П., Танг М. Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера). М., «Прогресс», 1968.
- [Дю-Риц Г.] Du-Rietz G. E. Life-forms of terrestrial flowering plants.—Acta phytogeogr. Suecica, 1931, 3, N 1.
- Иогансен Б. Г. Основы экологии. Изд-во Томск. ун-та, 1959.
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основы процесса адаптации.—Журн. общей биол., 1946, 7, вып. 6.
- Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л., «Наука», 1969.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М., Медгиз, 1933.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. 2-е изд. Л.. Учпедгиз, 1945.

- Кириков С. В.** Промысловые животные, природная среда и человек. М., «Наука», 1966.
- [Кларк Г.] *Clarke G. L. Elements of ecology*. N. Y.—London, 1954.
- [Клоффер П.] *Klopfer P. H. Behavioral aspects of ecology*. Englewood Cliffs, 1962.
- Кожанчиков И. В.** О периодичности массовых размножений вредных насекомых.—Труды по защите растений, 1936, серия 1, вып. 19.
- [Кормонди Э.] *Kormondy E. J. Concepts of ecology*. N. Y., Prentice-Hall, 1969.
- [Кэнди Ч.] *Kendeigh Ch. S. Animal ecology*. Englewood Cliffs, 1964.
- [Льюис Т., Тейлор Л.] *Lewis T., Taylor L. R. Introduction to experimental ecology*. London—N. Y., 1967.
- Лэк Д.** Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957.
- Мончадский А. С.** Классификация факторов окружающей среды.—Зоол. журн., 1958, 37, вып. 5.
- [Найт К.] *Knight C. G. Basic concepts of ecology*. N. Y.—London, 1966.
- Насимович А. А.** Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Наумов Н. П.** Экология животных. 2-е изд. М., «Высшая школа», 1963.
- Никольский Г. В.** Экология рыб. М., «Высшая школа», 1963.
- Новиков Г. А.** Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. 2-е изд. М., «Сов. наука», 1953.
- [Одум Е.] *Odum E. P. Fundamentals of ecology*. Philadelphia—London, 1961.
- [Олли В., Эмерсон А., Парк О., Парк Т., Шмидт К.] *Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. R. Principles of animal ecology*. Philadelphia—London, 1949.
- Павловский Е. Н.** Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- [Пальмгрен П.] *Palmgren P. Zur Synthese der Pflanzen und Tierökologischer Untersuchungen*.—Acta zool. fennica, 1928, 6.
- Пачоский И. К.** Основы фитосоциологии. Харсон, 1921.
- Раменский Л. Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз, 1938.
- Северцов С. А.** Экология и дарвинизм.—Зоол. журн. 1937, 16, вып. 4.
- Северцов С. А.** Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- [Слободкин Л.] *Slobodkin L. B. Growth and regulation of animal populations*. N. Y.—London, 1964.
- Слоним А. Д.** Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Строганов Н. С.** Экологическая физиология рыб. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Сукачев В. Н.** Основные понятия лесной биогеоценологии.—В кн. «Основы лесной биогеоценологии». М., «Наука», 1964.
- [Тенсли А.] *Tensly A. G. Introduction to plant ecology. A guide for beginners in the study of plant communities*. London, 1946.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.** Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии.—Проблемы кибернетики, 1964, вып. 12.
- [Тишлер В.] *Tischler W. Synökologie der Landtiere*. Stuttgart, 1955.
- [Уивер Д. Е., Клементс Ф. Е.] *Weaver J. E., Clements F. E. Plant ecology*. N. Y.—London, 1938.
- Ушаков Б. П.** О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитоэкологии в разработке проблемы адаптации.—В сб. «Проблемы цитоэкологии животных». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Фридрикс К.** Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Л.—М., Сельхозгиз, 1932.
- [Чепмен Р.] *Chapman R. N. Animal ecology, with special reference to insects*. N. Y.—London, 1931.
- Шварц С. С.** Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса.—Труды Ин-та экологии животных и растений Уральск. филиала АН СССР, 1969, вып. 65.
- [Шелфорд В.] *Schelford V. E. Laboratory and field ecology*. Baltimore, 1930.
- Элтон Ч.** Экология нашествий животных и растений. М., ИЛ, 1960.
- Яхонтов В. В.** Экология насекомых. М., «Высшая школа», 1969.

К главе 9

- Амелинский И. Е.** Сравнительная характеристика микрофлоры Петровских озер в связи с их физико-химическим режимом.—Зоол. журн., 12, вып. 3, 1933.
- Богоров Б. Г.** Планктон Мирового океана. М., «Наука», 1974.
- Винберг Г. Г.** Гидробиология пресных вод.—В сб. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- [Воген Т.] *Vaughan T. W. International aspects of oceanography*. Washington, 1937.
- Водяницкий В. А.** О проблеме биологической продуктивности водоемов, в частности Черного моря.—Труды Севастопольской биол. станции, 8, 1964.
- [Гензен В.] *Hensen V. Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials in Pflanzen und Thieren*.—Fünfter Ber. Kommiss. Wiss.

- ранные труды. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- [Овертон Е.] Overton E. Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zellen, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für Physiologie.— Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich, 1899,
- [Палад Г.] Palade G. The fine structure of mitochondria.— Anat. Rec., 1952, 114. 44.
- Пешков М. А. Сравнительная цитология синезеленых водорослей, бактерий и актиномицетов. М., «Наука», 1966.
- Пирс Э. Гистохимия теоретическая и практическая. М., ИЛ, 1962.
- Райков И. Б. Кариология простейших. Л., «Наука», 1967.
- Румянцев А. В. Исследование строения протоплазмы. Rhizopoda.— Труды н.-и. ин-та зоологии МГУ, 1925, 1.
- Румянцев А. В. Культуры тканей вне организма и их значение в биологии. М., Госмединздат, 1932.
- [Суонн М.] Swann M. The control of cell division. A review. I. General mechanisms.— Cancer Res., 1957, 17.
- [Томас А.] Thomas A. Organ culture. N. Y.— London, 1970.
- Трошин А. С. Проблема клеточной проницаемости. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- [Хагебум Г., Шнейдер У., Палад Г.] Hageboom G., Schneider W., Palade G. Cytochemical study of mammalian tissues. I. Isolation of intact mitochondria from rat liver; some biochemical properties of mitochondria and submicroscopic particulate material.— J. Biol. Chem., 1948, 172.
- [Хагено Ф.] Hageno F. The ergastoplasm: its history, ultrastructure and biochemistry.— Internat. Rev. Cytol., 1958, 2.
- Хрушцов Г. К. О некоторых факторах, определяющих закономерности физиологической регенерации эпителия кишечника млекопитающих. Рефераты н.-и. работ за 1945 г. Отд. биол. наук АН СССР, 1947.
- Чахотин С. С. Изучение локализованных воздействий ультрафиолетовых лучей на живую клетку методом микроуклона.— Цитология, 1959, 1.
- [Чемберс Р., Чемберс Е.] Chambers R., Chambers E. Explorations into the nature of the living cell. Cambridge, 1961.
- Шабадаш А. Л. Гистохимия гликогена нормальной нервной системы. М., Медгиз, 1949.
- [Шёстрэнд Ф.] Sjostrand F. The ultrastructure of cells as revealed by electron microscopy.— Internat. Rev. Cytol., 1956, 5.
- ### К главе 11
- Бабский Е. Б., Парин В. В. Физиология, медицина и технический прогресс. М., «Наука», 1965.
- Волькенштейн М. В. Молекулы и жизнь. Введение в молекулярную биофизику. М., «Наука», 1965.
- Глей Э. Основные проблемы эндокринологии. М.—Л., Госиздат, 1930.
- Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., ИЛ, 1957.
- Джордж Ф. Мозг как вычислительная машина. М., ИЛ, 1963.
- Кату Б. Нерв, мышца и синапс. М., «Мир», 1968.
- Концепция информации и биологические системы. М., «Мир», 1966.
- Лёб Дж. Динамика живого вещества. Одесса, 1910.
- На путях к теоретической биологии. I. Пролегомены. Под ред. К. Уоддингтона. М., «Мир», 1970.
- Современные проблемы биофизики, т. I, II. М., ИЛ, 1961.
- Теория систем и биология. М., «Мир», 1971.
- Ходжкин А. Нервный импульс. М., «Мир», 1964.
- Черниговский В. Н. Интерорецепторы. М., «Медгиз», 1960.
- Экклс Дж. Физиология синапсов. М., «Мир», 1966.
- Экклс Дж. Тормозные пути центральной нервной системы. М., «Мир», 1971.
- Эшибу У. Р. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения. М., «Мир», 1964.
- ### К главе 12
- Аккерман Ю. Биофизика. М., «Мир», 1964.
- Аррениус С. Количественные законы биологической химии. М., 1925.
- Байер В. Биофизика. М., Госиздат, 1925.
- Биофизика. М., «Высшая школа», 1968.
- Гельброн Л. Динамика живой протоплазмы. М., ИЛ, 1957.
- Гельмгольц Г. Скорость распространения первого возбуждения. М., 1923.
- Гилл А. В. Эпизоды из области биофизики. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Ефимов В. В. Биофизика для врачей. М., «Медгиз», 1952.
- Коштоянц Х. С. Очерки по истории физиологии в России. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Лазарев П. П. Исследования по адаптации.— Соч., т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- Лазарев П. П. Ионная теория возбуждения живых тканей.— Соч. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- Лёб Дж. Динамика живого вещества. Одесса, 1910.
- Лёб Дж. Организм как целое с физико-химической точки зрения. М., 1926.
- Насонов Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

- Пасынский А. Г.* Биофизическая химия. М., «Высшая школа», 1963.
- Ребиндер П. Я., Ефимов В. В.* Поверхностная активность красок на границе водный раствор — модель поверхностного слоя протоплазмы.— Журн. эксперим. биол. и медицины, 1929, 11, № 31.
- Рубинштейн Д. Л.* Общая физиология. М., Медгиз, 1947.
- Свободорадикальные процессы в биологических системах. М., «Наука», 1966.
- Современные проблемы биофизики, т. 2. М., ИЛ, 1961.
- Тарусов Б. Н.* Основы биофизики и «биофизической химии». М., «Высшая школа», 1960.
- Тимирязев К. А.* Спектральный анализ хлорофилла.— Избранные сочинения, т. 2. М., Сельхозгиз, 1948.
- Тимирязев К. А.* Фотохимическое действие крайних лучей солнечного света.— Избранные сочинения, т. 2. М., Сельхозгиз, 1948.
- Чаговец В. Ю.* О применении теории Арренсиуса к электрофизиологии.— Журн. русск. физ.-хим. об.-ва, 1896, 28.
- Шредингер Э.* Что такое жизнь с точки зрения физики. М., ИЛ, 1947.
- К главе 13**
- [Бэтсон В.] *Bateson W.* Mendel's principles of heredity. Cambridge, 1909.
- [Вейсман А.] *Weismann A.* Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. 1892.
- [де Фриз Г.] *de Vries H.* Intracelluläre Pangenesis. Jena, 1889.
- [де Фриз Г.] *de Vries H.* Die Mutations-theorie. Leipzig, Bd. 1, 1901; Bd. 2, 1903.
- Карпеченко Г. С.* Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus L.*, *Brassica oleracea L.* — Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1927, 17.
- Левитский Г.* Материальные основы наследственности. Киев, 1924.
- Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами. М., «Наука», 1965.
- Морган Т.* Структурные основы наследственности. М., Госиздат, 1924.
- [Негели К.] *Nägeli K.* Mechanische-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München — Leipzig, 1884.
- [Ноден Ш.] *Naudin Ch.* Sur les plantes hybrides.— Rev. hort., 1861, Ser. 4, 10.
- [Стуртвант А.] *Sturtevant A.* The linear arrangement of six sexlinked factors in *Drosophila* as shown by their mode of association.— J. Exp. Zool., 1913, 14.
- [Стуртвант А.] *Sturtevant A.* Inherited linkage variation in the second chromosome.— Carnegie Inst. Publ., 1919, 278.
- [Страсбургер Э.] *Strasburger E.* Neue Untersuchungen über den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 1884.
- [Сэттон В.] *Sutton W.* The chromosome in heredity.— Biol. Bull. Marine Biol. Lab., 1902, 4.
- Филиппченко Ю. А.* Генетика М.— Л., Госиздат, 1929.
- [Харди Г.] *Hardy G.* Mendelian proportions in mixed populations.— Science, 1908, 28.
- Четвериков С. С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперим. биол., 1926, серия А, выш. 1.
- К главе 14**
- Белоусов Л. В.* Истоки, развитие и перспективы теории биологического поля.— В сб. «Физические и химические основы жизненных явлений». М., Издво АН СССР, 1963.
- [Бовери Т.] *Boveri Th.* Über Polarität von Oocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*.— Zool. Jahrb., Abt. Anat., 1901, N 14.
- [Вильсон Э.] *Wilson E. B.* Amphioxus and the mosaic theory of development.— J. Morphol., 1893, N 8.
- Воронцова М. А.* Процессы регуляции как основа индивидуального развития.— В сб. «Вопросы reparativen und физиологической регенерации». М., Медгиз, 1960.
- [Гексли Дж.] *Huxley J.* Problems of relative growth. N. Y., 1932.
- Гексли Дж., де Бер Г.* Основы экспериментальной эмбриологии. М.— Л., Биомедгиз, 1936.
- [Герличка А.] *Herlitzka A.* Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeric nell'uovo di tritoni. (*Triton oristatus*).— Arch. Entwicklungsmech., 1896, N 2.
- [Гис В.] *His W.* Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig, 1874.
- [Гольфратер И.] *Holtfreter I.* Organisationsstufen nach regionaler Kombination von Entomesoderm mit Ectoderm.— Biol. Zbl., 1933, N 53.
- Гуревич А. Г.* Теория биологического поля. М., «Сов. наука», 1944.
- [Дриш Г.] *Driesch H.* Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung.— Z. wiss. Zool., 1891, N 53.
- [Дриш Г.] *Driesch H.* Philosophie des Organischen. Leipzig, 1909.
- [Дриш Г., Морган Т.] *Driesch H., Morgan Th.* Zur Analyse der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies.— Arch. Entwicklungsmech., 1895, N 2.
- [Зойя Р.] *Zoja R.* Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse.— Arch. Entwicklungsmech., 1895, N 1; 1896, N 2.
- [Конклин Э.] *Conklin E.* Effect of cenni-

- венных растений и окружающая среда. М., ИЛ, 1949.
- Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937.
- Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. М., «Наука», 1964.
- Эгиз С. А. К вопросу о фотопериодизме у сои и кукурузы.—Зап. Ленинградск. сельхоз. ин-та, 1928, 5, вып. 2.
- [Юнгес Б.] Junges W. Zur Problematik des Zusammensanges zwischen Entwicklung der Pflanze und klimatischer Umwelt unter besonderer Berücksichtigung der Stadientheorie.—Sitzungsber Dtsch. Acad. Landwirtsch. Wiss., 1958, 7, Н. 16.
- ### К главе 17
- Амлинский И. Е. Некоторые проблемы становления многоклеточности. М., «Наука», 1967.
- Амлинский И. Е. Эволюционное учение.—В сб. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- Анфинсон К. Молекулярные основы эволюции. М., ИЛ, 1962.
- Берг Л. С. Номогенез. Птр., 1922.
- Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Парамонов А. А. Современные проблемы эволюционного учения. М.—Л., «Наука», 1967.
- Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. М., «Наука», 1971.
- [Вандел А.] Vandel A. Evolution et auto-regulation.—Année biol., 1962, 2, 4.
- [Вентребер П.] Ventreber P. Le Vivant, créateur de son évolution. Paris, 1962.
- [Гексли Дж.] Huxley J. Evolution, the modern synthesis. London, 1963.
- Гурфинкель Д. Моделирование экологических систем.—В сб. «Вычислительные устройства в биологии и медицине». М., «Наука», 1967.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., «Наука», 1969.
- Делаж И., Гольдсмит М. Теории эволюции. Птр., 1916.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., «Наука», 1966.
- Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе.—В сб. «Проблемы развития в природе и обществе». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Завадский К. М. Проблема прогресса живой природы.—Вопросы философии, 1967, № 9.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1968.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., «Наука», 1973.
- Завадский К. М., Ермоленко М. Т. К критике неономогенеза.—В сб. «Философские проблемы современной биологии». М.—Л., «Наука», 1966.
- Закономерности прогрессивной эволюции. Л., «Наука», 1972.
- Иогансен В. О наследовании в популяциях и чистых линиях. Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции. I.—Генетика, 1967, № 12.
- Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции. II.—Генетика, 1968, № 1.
- [Кено Л.] Cuénot L. La théorie de la pré-adaptation.—Scientia, 1916, 36.
- [Кено Л., Тетри А.] Cuénot L., Tétray A. L'évolution biologique. Les faits. Les incertitudes. Paris, 1951.
- Кроль Ю. Н. Моделирование частного принципа микрэволюционного процесса.—Биофизика, 1962, № 7.
- Кулагина О. С., Ляпунов А. А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса.—В сб. «Проблемы кибернетики», 1966, № 16.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., ИЛ, 1968.
- Механизмы биологической конкуренции. М., «Наука», 1964.
- Оленов Ю. М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Парамонов А. А. Курс дарвинизма. Изд-во МГУ, 1945.
- [Райт С.] Wright S. Evolution in Mendelian populations.—Genetics, 1931, 16.
- [Ренш Б.] Rensch B. Evolution above the species level. London, 1959.
- [Роза Д.] Rosa D. L'Ologenese. Paris, 1931.
- Северцов С. А. О конгруэнциях и понятии целостности вида.—В сб. «Проблемы экологии животных», т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- [Симпсон Г. Г.] Simpson G. G. The major features of evolution. N. Y., 1953.
- [Симпсон Г. Г.] Simpson G. G. The history of life.—In «The evolution of life». Chicago, 1960.
- [Стеббингс Л.] Stebbins L. G. Adaptive radiation and trends of Evolution in Higher Plants.—Evolutionary biology, 1967, 1.
- Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений.—Труды Петергофск. биол. ин-та, 1935, 15.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., «Наука», 1966.
- [Тейсье Ж.] Teisser G. Transformisme d'aujourd'hui.—Année biol., 1962, N 7—8.

- Тимофеев-Ресовский Н. В.** Микроэволюция.—Бот. журн., 1958, № 43.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.** К теории видов.—Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, № 44.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.** Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.
- Филиппенко Ю. А.** Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М., 1926.
- [**Фишер Р.] Fischer R.** The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- [**Форд Э.] Ford E. B.** Ecological genetics. L., 1964.
- Холден Дж. Б.** Факторы эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Цингер Н. В.** О подвидах большого погремка (*Alecturolophus major*). Вологда, 1928.
- Четвериков С. С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.—В кн. «Классики советской генетики». Л., 1928.
- Шварц С. С.** Эволюционная экология животных. Свердловск, «Наука», 1969.
- [**Шиндельвальф О.] Schindewolf O. H.** Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, 1950.
- Шмальгаузен И. И.** Факторы эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1946.
- Шмальгаузен И. И.** Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969.
- Шмидт Г. А.** Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М., «Наука», 1968.
- Genetics and Twentieth Century Darwinism.**—Gold Spring Harbor Sympos. on Quant. Biol. N. Y., 1959.
- Population Genetics: The nature and causes of genetics variability in populations.**—Gold Spring Harbor Sympos. on Quant. Biol. N. Y., 1955.
- К главе 18**
- [**Абель О.] Abel O.** Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, 1929.
- Берг Л. С.** Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Птр., 1922.
- Борисяк А. А.** Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Вернацкий В. И.** Биосфера.—Избранные сочинения, т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Габуния Л. К.** Палеонтология.—В кн. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- Габуния Л. К.** Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси, «Мецниреба», 1969.
- Геккер Р. Ф.** Задачи палеоэкологии в разработке проблемы эволюции органического мира.—Изв. АН СССР, серия биол., 1941, № 1.
- Глесснер М.** Древнейшие бесскелетные организмы.—Природа, 1963, № 11.
- Давиташвили Л. Ш.** История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Давиташвили Л. Ш.** Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Давиташвили Л. Ш.** Вопросы дарвинизма в палеонтологии.—В кн. «Основы палеонтологии. Общая часть». М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Давиташвили Л. Ш.** Теория полового отбора. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Давиташвили Л. Ш.** Причины вымирания организмов. М., «Наука», 1969.
- Депере Ш.** Превращения животного мира. Птр., 1921.
- Ежиков И. И.** «Протерогенез» Шиндельвальфа.—Успехи соврем. биол., 1940, 13, № 1.
- Ефремов И. А.** Тафономия и геологическая летопись.—Труды Палеонтолог. ин-та АН СССР, 1950, 24.
- Завадский К. М.** К пониманию прогресса в органической природе.—В сб. «Проблемы развития в природе и обществе». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Иванов А. Н.** Антидарвинизм и метафизика в немецкой палеонтологии.—Уч. зап. Ярославск. пед. ин-та, 1945, вып. 6.
- Иванов А. Н.** К вопросу о «пророческой фазе» в эволюции Kosmoceratidae.—Бюлл. МОИП, отдел геол., 1945, 20, вып. 1—2.
- Кешмен Д. А.** Фораминиферы. Л., Горно-геолнефтьиздат, 1933.
- Криштофович А. Н.** Палеоботаника. Изд. 4-е. Л., Гостоптехиздат, 1957.
- Материалы к библиографии ученых СССР.** Алексей Алексеевич Борисяк (1872—1944). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Организм и среда в геологическом прошлом.** М., «Наука», 1966.
- [**Осборн Г. Ф.] Osborn H. F.** The age of mammals in Europe, Asia and North America. N. Y., 1910.
- [**Осборн Г. Ф.] Osborn H. F.** The titanotheres of ancient Wyoming, Dacota and Nebraska. Washington, 1929.
- Основы палеонтологии.** Справочник для палеонтологов и геологов СССР. М., Госгеолтехиздат, 1958—1964.
- [**Пиветт Ж.] Piveteau J.** Traité de paléontologie. Paris, 1952.
- Руженцев В. Е.** Принципы систематики, система и филогенез палеозойских аммоноидей. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Симпсон Д. Г.** Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1948.
- Соболев Д. Н.** Начала исторической биогенетики. М., 1924.

- Степанов Д. Л.** Неотенические явления и их значение для эволюции.— Вестник Ленинградск. ун-та, серия геол. и геогр., 1957, № 18, вып. 3.
- Степанов Д. Л.** Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л., Гостоптехиздат, 1958.
- Сушкин П. П.** Обратим ли процесс эволюции. Новые идеи в биологии.— В сб. «Общие вопросы эволюции». Птр., «Образование», 1915.
- Тахтаджян А. Л.** Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., «Наука», 1964.
- Федотов Д. М.** Эволюция и филогенез беспозвоночных животных. М., «Наука», 1966.
- Шарден П. Т. де** Феномен человека. М., «Прогресс», 1965.
- Шевырев А. А.** Проблема древнейших организмов.— В сб. «Итоги науки. Стратиграфия и палеонтология», вып. 10, серия геол. М., 1967.
- Шиманский В. Н.** Проблемы и задачи палеонтологических исследований. Изд-во МГУ, 1956.
- [**Шиндевольф О. Г.**] *Schindewolf O. H. Grundfragen der Paläontologie.* Schtuttgарт, 1950.
- [**Шиндевольф О. Г.**] *Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten.* Mainz, 1961—1968.
- Шмальгаузен И. И.** Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен И. И.** Происхождение наземных позвоночных. М., «Наука», 1964.
- [**Ярвик Э.**] *Jarvik E. Théories de l'évolution des Vertébrés reconstruites à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs.* Paris, 1964.
- К главе 19**
- Амлинский И. Е.** Начальный этап развития метода гомологии и его роль в реформе сравнительной анатомии и систематики позвоночных животных.— В сб. «История биологических наук». М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Бляхер Л. Р.** Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Боголюбский С. Н.** Проблемы эволюционной морфологии домашних животных.— Изв. АН СССР, серия биол., 1936, № 2—3.
- Боголюбский С. Н.** Морфологические закономерности доместикационных изменений.— Изв. АН СССР, серия биол., 1959, № 4.
- [**Геккель Э.**] *Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen,* Bd. 1—2, 1866.
- Геккель Э.** Естественная история миротворения, ч. I—II. СПб., 1908—1909.
- [**Гексли Д.**] *Huxley J. S. Evolution. The modern synthesis.* N. Y.—London, 1942.
- [**Де Бер Г.**] *De Beer G. Embryos and ancestors.* 3-d ed. Oxford, 1958.
- Догель В. А.** Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных.
- Дорн А.** Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
- Ежиков И. И.** Соотношение онтогенеза и филогенеза.— Успехи соврем. биол., 1939, 11, вып. 2.
- Емельянов С. В.** Темп индивидуального развития животных и его роль в эволюции.— Зоол. журн., 1966, 45, вып. 3.
- Захваткин А. А.** Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., «Сов. Наука», 1949.
- Иванов А. В.** Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л., «Наука», 1968.
- Иванова-Казас О. М.** Вопросы эволюции эмбрионального развития перепончатокрылых (Нутраптера).— Труды Всес. энтомол. об-ва, 1954, № 44.
- Канаев И. И.** Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.—Л., «Наука», 1966.
- Крыжановский С. Г.** Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития (очерк теории исторического гетерогенеза).— В сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Лебедкин С. И.** Биогенетический закон и теория рекапитуляции.— За марксистско-ленинское естествознание, 1932, вып. 3—4.
- Ливанов Н. А.** Пути эволюции животного мира. М., «Сов. наука», 1955.
- Матвеев Б. С.** Русская школа морфологов и ее роль в развитии дарвинизма.— Уч. зап. МГУ, 1946, вып. 103.
- Матвеев Б. С.** Роль работ А. Н. Северцова в развитии эволюционной морфологии в СССР за последние 25 лет (1936—1961).— Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1963, вып. 38.
- Мирзоян Э. Н.** Сравнительная анатомия и эволюционная морфология животных.— В кн. «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967.
- Памяти академика А. Н. Северцова.** М.—Л., Изд-во АН СССР, т. 1, 1939, т. 2, 1941.
- [**Рассел Е.**] *Russell E. S. Form and function. A contribution to the history of animal morphology.* London, 1916.
- [**Ремане А.**] *Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.* Leipzig, 1952.
- К главе 20**
- Беклемишев В. Н.** Морфологическая проблема животных структур (к критике некоторых из основных понятий гисто-

логии).—Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. гос. ун-те, 1925, 3 (Приложение 1).

Бляхер Л. Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Браун А. А., Михайлов В. П. Теория тканевой эволюции А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина и вопрос об их творческом синтезе.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1958, 35, № 3.

Винников Я. А. Проблема эволюционной цито- и гистохимии.—Цитология, 1959, 1, № 2.

[Геккель Э.] *Haeckel E.* Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig, 1874.

Геккель Э. Теория гастреи, филогенетическая классификация животного царства и гомология зародышевых листков (1874).—В кн.: *Ф. Мюллер — Э. Геккель*. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

[Геккель Э.] *Haeckel E.* Ursprung und Entwicklung der tierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-theorie.—Jenaische Z. Naturwiss., 1884, 8.

Гербильский Н. Л. Анализ особенностей и взаимосвязи гистологических и анатомических структур в процессе эволюции вида и его значение для эволюционной гистологии.—Труды VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол. Киев, 8—14 июля 1958 г., т. 1—2. Харьков, 1961.

[Грей А.] *Gray A. A.* The basis of tissue evolution and pathogenesis. Glasgow, 1937.

Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.—Л., Медгиз, 1941.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. 1—2, (1945—1947). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Кнорре А. Г. Гистогенетические рекапитуляции.—Журн. общей биол., 1947, 8, вып. 3.

Кнорре А. Г., Михайлов В. П. Принцип меторизиса В. М. Шимкевича и его значение для гистологии.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1961, 40, № 1.

Михайлов В. П., Бирюков Д. А. Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития советской медицины. 2-е изд. Л., Медгиз, 1967.

Румянцев А. В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М., Изд-во АН СССР, 1958.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции (1925). 3-е изд. Изд-во МГУ, 1967.

Северцов А. Н. Морфологическая и гистологическая рекапитуляция (1935).—Собрание сочинений, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.

Хлопин Н. Г. Система и пути эволюции эпителиальных тканей.—Успехи соврем. биол., 1935, 4, вып. 1.

Хлопин Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М., Изд-во АН СССР, 1946.

Щелкунов С. И. Клеточная теория и учение о тканях. Л., Медгиз, 1958.

Щелкунов С. И. Некоторые вопросы эволюционной гистологии.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1961, 40, вып. 12. [Эбнер В.] *Ebner V.* Gewebeentwicklung und Phylogenie.—Anat. Anz., 1911, 38 (Erg. Heft.).

К главе 21

[Аббот Е.] *Abbot H.* Certain chemical constituents of plants considered in relation to their morphology and evolution.—Bot. Gaz., 1886, N 10.

[Аббот Е.] *Abbot H.* The chemical basis of plant forms.—J. Franklin Inst., 1887, 124.

Белозерский А. Н. Полинуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией ядерного аппарата растительной клетки.—Успехи соврем. биол., 1944, 18.

Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюции организмов.—Соц. реконструкция и наука, 1935, вып. 5.

Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

[Галлир Г.] *Hallier H.* Über die Anwendung der vergleichenden Phytochemie in der systematischen Botanik.—Compt. rend. XIme Congr. internat. Pharmacie, Teenu à Haye-Schöveningue 17 au 21 Septembre 1913, t. 2.

Годовский А. М. Очерки биохимических изменений организмов в ходе эволюции.—Журн. общей биол., 1948, 9, № 3.

Годовский А. М. Биохимия и дарвинизм.—Биохимия, 1960, 25, вып. 1.

Горизонты биохимии. М., «Мир», 1964.

Гулевич В. С. Значение и направление развития сравнительной биологической химии животных (1933).—Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Данилевский А. Я. Основное вещество протоплазмы и его видоизменение жизнью. СПб., 1894.

Иванов С. Л. Основной биохимический закон эволюции вещества в организмах.—Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1926, 16, вып. 3.

Иванов С. Л. Эволюция вещества в растительном мире.—Изв. АН СССР, 1926 (IV серия), № 5—6.

[Ингрэм В.] *Ingram V. M.* The hemoglobins in genetics and evolution.—N. Y.—London, 1963.

nie.—Mém. Soc. phys. et hist. natur. Genève, 1879, 26.

[Хагстрём Б., Рунстрём Т.] Hagström B., Runnström T. Refertilization of partially fertilized sea-urchin eggs.—Exper. Cell Res., 1959, 16.

[Харрис Х.] Harris H. Nucleus and cytoplasm. Oxford Univ. Press, 1968.

[Хесс О.] Hess O. Genetic control of differentiation in male germ line cells of Drosophila.—In «Morphological and Biochemical Aspects of Cytodifferentiation». Basel—N. Y., 1967.

К главе 27

Беклемищев В. Н. Об общих принципах организации жизни.—Бюлл. МОИП, 1964, 69 (2).

Бочаров В. Г. Биологическая трансформация и обмен энергии и вещества в океане.—Океанология, 1967, 7, вып. 5.

Вернадский В. И. Биосфера. Л., Научн. хим.-технич. изд-во, 1926.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., «Наука», 1965.

Вильямс В. Р. Почвоведение.—Собрание сочинений, т. 6. М., Сельхозгиз, 1949—1952.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1961.

Драчев С. М. Борьба с загрязнением рек, озер, водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1964.

Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М., «Прогресс», 1968.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.

Зенкевич Л. А. Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана.—Журн. общей биол., 1967, 28, № 5.

Камшилов М. М. Принципы организации живой природы.—Природа, 1969, № 2.

Камшилов М. М. Ноогенез.—Журн. общей биол., 1970, 31, № 1.

Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г. Новые данные о величине первичной продукции Мирового океана.—Докл. АН СССР, 1968, серия биол., 183, № 5.

Ковда В. А. Биосфера и человечество.—В сб. «Биосфера и ее ресурсы». М., «Наука», 1971.

Кожев М. М. Биология озера Байкал. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Куражковский Ю. Н. Очерки природопользования. М., «Мысль», 1969.

Лазарев Н. В. Введение в геогигиену. М.—Л., «Наука», 1966.

[Лотка А.] Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore, 1925.

Макфельян Э. Экология животных. М., «Мир», 1965.

Наумов Н. П. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных.—В сб. «Философские вопросы биологии». Изд-во МГУ, 1956.

[Нихольсон М.] Nicholson Max. The Environmental revolution. N. Y., 1970.

Ничипорович А. А. Фотосинтез.—Природа, 1967, № 6.

Одум Е. Экология. М., «Просвещение», 1968.

Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Природа и общество. М., «Наука», 1968.

Рабинович Е. Фотосинтез. М., ИЛ, 1951.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л., «Наука», 1965.

Руткевич М. Н., Шварц С. С. Философские проблемы управления биосферой.—Вопросы философии, 1971, № 10.

Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология.—Докл. АН СССР, 1945, 47, № 6.

Сукачев В. Н. Основные современные проблемы биоценологии.—Журн. общей биол., 1965, 26, № 3.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М., «Прогресс», 1965.

Шилин К. Й. «Экологическая революция» в современной западной науке.—Вопросы философии, 1972, № 11.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М., ИЛ, 1960.

К главе 28

[Армстронг Г.] Armstrong H. Principles and Practic of Medicine. Baltimore, 1952.

Барер А. С. Предел переносимости человека попаренчондействующих ускорений и физиологические реакции организма.—Проблемы космической биол., 1962, 2.

[Бондуран С., Кларк Н., Бланшар В., Миллер Х., Хессберг Р., Хиат Е.] Bondurant S., Clarke N. P., Blanchard W. G., Miller H., Hessberg R. R., Hiatt E. P. Human tolerance to some of the accelerations anticipated in space flight.—U. S. Armed Forces Med. J., 1958, 9, N 8.

[Бэрри Ч.] Berry Ch. A. Space medicine in perspective. A critical review of the manned space program.—JAMA, 1967, 201, N 21.

Васильев П. В., Котовская А. Р. Физиологические реакции человека при воздействии перегрузок во время космических полетов.—XVI Международный астронавт. конгр. М., «Наука», 1965.

Вернадский В. И. Биосфера. Л., Научное хим.-технич. изд-во, 1926.

Воскресенский А. Д. Развитие основных направлений космической биологии и

- медицины.— В кн. «Итоги науки. Физиология человека и животных». М., ВИНИТИ, 1964.

Газенко О. Г. Некоторые проблемы космической биологии.— Вестник АН СССР, 1962, № 1.

Газенко О. Г., Гюрджиан А. А. Физиологические эффекты гравитации.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 6. М., «Наука», 1967.

[Гауэр О., Зуйдема Г.] Gauer O. H., Zuidema G. D. Gravitational stress in aerospace medicine. London, 1961.

Генин А. М. Некоторые принципы формирования искусственной среды обитания в кабинах космических кораблей.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 3. М., «Наука», 1964.

[Генри Дж., Баллингер Е., Маер Р., Симонс Д.] Henry J. P., Ballinger E. R., Maher P. J., Simons D. G. Studies of the subgravity state during rocket flight.— J. Aviat. Med., 1952, 23, N 5.

[Гринфилд Д.] Greenfield D. M. Effect of acceleration on cats with and without water immersion.— J. Physiol., 1945, 104, N 1.

Гюрджиан А. А. Радиobiологические проблемы космических полетов.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 1. М., «Наука», 1962.

[Дирингсхофен Г.] Diringshofen H. Über die Wirkung von Beschleunigungen im Fluge auf den Menschen.— Z. Flugtechnik und Motorluftschiffahrt, 1933, N 21.

Имшенецкий А. А. Возможность существования и методы обнаружения жизни вне Земли.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 1. М., «Наука», 1962.

[Кларк Р., Гламанн Х., Бальк Б., Танг П., Фултон И., Грэйбиль А., Фогель И.] Klark R., Glamann H., Balke B., Tang P., Fulton I., Graybiel A., Vogel I. Basic research problems in space medicine.— Aerospace med., 1960, 31, N 7.

[Конесси Э.] Konecci E. B., Manned space flight safety. 18-th Internat. Astronaut. Congr. Belgrade, 1967, 4.

[Кэмпбелл П.] Campbell P. A. Medical aspects of ambient radiations of extraterrestrial space.— JAMA, 1960, 172, N 7.

[Ламберт Э., Вуд Э.] Lambert E. H., Wood E. H. Problem of blackout and unconsciousness in aviators.— Med. Clin. North Amer., 1946, 30.

Малкин В. Б. Проблемы биологии космического полета.— Природа, 1959, № 10.

[Маргария Р., Гелтиеротти Т., Спинелли Д.] Margaria R., Gualtierotti T., Spinelli D. Protection against acceleration forces in animal by immersion in water.— J. Aviat. Med., 1958, 29.

[Мэйо А.] Mayo A. M. Some survival aspects of space travel.— Electron. Industries, 1959, 18, N 2.

Ничипорович А. А. Создание обитаемой среды в будущих космических полетах человека.— В кн. «Космос», 1. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Парин В. В. Медико-биологические исследования в космосе.— Вестник АН СССР, 1966, № 4.

[Саган К.] Sagan C. Planetary environments and biology.— Astronaut. and Aeronaute, 1966, 4, N 7.

Сергеев А. А. Очерки по истории авиационной медицины. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Спасский В. А. Высотные скафандр и герметические кабины для стратосферной авиации.— Вестник воздушного флота, 1938, № 5.

[Стапп Дж.] Stapp J. P. Human tolerance to accelerations of space flight.— In «Physics and Medicine of the Atmosphere and Space». N. Y.— London, 1960.

Стрельцов В. В. Влияние высоты и ускорений на организм летчика. М.— Л., Военмориздат, 1945.

[Уэлч Б., Робертсон В.] Welch B. E., Robertson W. G. Spacecraft Atmosphere Selection. 17th Internat. Astronaut. Congr., 1967, 5.

[Хичкок Д., Лавлок Г.] Hitchcock D., Lovelock G. Life detection by atmospheric analysis.— Icarus, 1967, 7, N 12.

Циолковский Э. К. Собрание сочинений, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Шепелев Е. Я. Некоторые проблемы экологии человека в условиях замкнутых систем круговорота вещества.— В кн. «Проблемы космической биологии», т. 4. М., «Наука», 1965.

Шепли Х. Звезды и люди. М., ИЛ, 1962.

[Шеффер К.] Schaefer K. E. Selecting a space cabin atmosphere.— Astronautics, 1959, 4, N 2.

Шкловский И. С. Вселенная, жизнь, разум. Изд. 2-е. М., «Наука», 1965.

[Янг Р., Понамперума К.] Young R. S., Ponamperuma C. A biogenic synthesis on Mars.— Life Sci. and Space Res., 1965, 3.

- циональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Аткинсон Р., Баузэр Г., Кротерс Э.* Введение в математическую теорию обучения. М., «Мир», 1969.
- Аттли О. М.* Машины условной вероятности и условные рефлексы.— В сб. «Автоматы». М., ИЛ, 1956.
- Баузэр Э. С.* Теоретическая биология. М., 1935.
- Белусов Л. В.* Поля и клеточные взаимодействия в морфогенезе.— В сб. «Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте». М., «Наука», 1970.
- Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Электрическое поведение миокарда как системы и характеристики мембран клеток сердца.— В сб. «Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Бернштейн Н. А.* Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М., «Медицина», 1966.
- Бёрл Р.* Функциональная организация в случайных сетях.— В сб. «Принципы самоорганизации», М., «Мир», 1966.
- Биологические аспекты кибернетики. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Биологические часы. М., «Мир», 1964.
- Бонгард М. М.* Проблемы узнавания. М., «Наука», 1967.
- Братто А. А.* Моделирование психики. М., «Наука», 1969.
- Буш Р., Мостеллер Ф.* Стохастические модели обучаемости. М., Физматгиз, 1962.
- Винер Н.* Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М., «Советское радио», 1958.
- Винер Н., Розенблют А.* Проведение импульсов в сердечной мышце.— В сб. «Кибернетический сборник», № 3. М., ИЛ, 1961.
- Волькенштейн М. В.* Молекулы и жизнь. М., «Наука», 1965.
- Вольперт Л.* Проблема трехцветного флага — к вопросу о развитии и регуляции пространственной структуры.— В сб. «На пути к теоретической биологии», М., «Мир», 1970.
- Вычислительные машины и мышление. М., «Мир», 1967.
- Гаазе-Рапопорт М. Г.* Автоматы и живые организмы. М., Физматгиз, 1961.
- Гарфинкель Д.* Моделирование экологических систем.— В сб. «Вычислительные устройства в биологии и медицине». М., «Мир», 1967.
- Гельфанд И. М., Гурфинкель В. С., Коц Я. М., Цетлин М. Л., Шик М. Л.* О синхронизации двигательных единиц и связанных с нею модельных представлениях.— Биофизика, 1963, 8, вып. 4.
- Гельфанд И. М., Гурфинкель В. С., Цетлин М. Л., Шик М. Л.* Некоторые вопросы исследования движений. В сб. «Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Гельфанд И. М., Цетлин М. Л.* О континуальных моделях управляющих систем.— Докл. АН СССР, 1960, 131, № 6.
- Гельфанд И. М., Цетлин М. Л.* О математическом моделировании механизмов центральной нервной системы.— В сб. «Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем». М., «Наука», 1966.
- Грдина Я. И.* Заметки по динамике живых организмов. Екатеринослав, 1916.
- Гурвич А. Г.* Теория биологического поля. М., «Сов. наука», 1944.
- Колебательные процессы в биологических и химических системах.— Труды Всес. симпозиума. М., «Наука», 1967.
- Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С.* Исследование уравнений диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме.— Бюлл. МГУ, секция А, 1937, 1, вып. 6.
- Крушинский Л. В., Флэсс Д. А., Молодкина Л. Н., Очинская Е. И., Попова Н. П.* Экстраполяционный рефлекс и его роль в эволюции поведения животных.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Кулагина О. С., Ляпунов А. А.* К вопросу о моделировании эволюционного процесса.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Лазарев П. П.* Ионная теория возбуждения. М.— Пг., Госиздат, 1923.
- Ландауль Г. Д.* Математические модели центральной нервной системы.— В сб. «Математические проблемы в биологии». М., «Мир», 1966.
- Лебединский А. В., Франкфурт У. И., Франк А. М., Гельмгольц М.*, «Наука», 1966.
- Лешли К. С.* Мозг и интеллект. М.— Л., Соцэкгиз, 1933.
- Лоффрен Л.* Кинематические и клеточные модели самовосстановления.— В сб. «Проблемы бионики». М., «Мир», 1965.
- Ляпунов А. А.* Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов, вып. 10. М., Изд-во физ-мат. лит-ры, 1963.
- Ляпунов А. А.* О математическом подходе к изучению жизненных явлений.— В сб. «Математическое моделирование жизненных процессов». М., «Мысль», 1968.
- Ляпунов А. А.* О рассмотрении биологии с позиций изучения живой природы как большой системы.— В сб. «Проблемы методологии системного исследования». М., «Мысль», 1970.

- Мак-Каллок У. С., Питтс У.** Логическое исчисление идей, относящихся к нервной активности.— В сб. «Автоматы». М., ИЛ, 1956.
- Мак-Каллок У.** Нервные сети, устойчивые к шуму.— В сб. «Концепция информации и биологические системы». М., «Мир», 1966.
- Малиновский А. А.** Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 4. М., «Наука», 1960.
- Мичи Д., Чемберс Р.** «Ящики» как модель формирования пространственной структуры.— В сб. «На пути к теоретической биологии». М., «Мир», 1970.
- Моран П.** Статистические процессы эволюционной теории. М., «Наука», 1973.
- Моу Г. К.** Моделирование фибрillationи предсердия на вычислительной машине.— В сб. «Вычислительные устройства в биологии и медицине». М., «Мир», 1967.
- Мур Э. Ф.** Математика в биологических исследованиях.— В сб. «Математика в современном мире». М., «Мир», 1967.
- Мюллер П., Мартин Т., Пугцрат Ф.** Общие принципы операций в нейронных сетях и их приложение к распознаванию акустических образов.— В сб. «Проблемы бионики». М., «Мир», 1965.
- Нейман Дж.** Вероятностная логика и синтез надежных организмов из ненадежных компонент.— В сб. «Автоматы». М., ИЛ, 1956.
- Нейман Дж.** Теория самовоспроизводящихся автоматов. М., «Мир», 1971.
- Парди А.** Биохимия для математиков — бесплодная пустыня или целина? — В сб. «Математические проблемы в биологии». М., «Мир», 1966.
- Позин Н. В.** Моделирование нейронных структур. М., «Наука», 1970.
- Полетаев И. А.** О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Принципы самоорганизации.** М., «Мир», 1966.
- Процессы регулирования в биологии.** М. ИЛ, 1960.
- Ратнер В. А.** Математические модели в популяционной генетике: частотные детерминированные модели.— В сб. «Математические методы в биологии. Итоги науки». М., ВИНИТИ, 1969.
- Рейхард В.** Обработка сенсорной информации нервной системой.— В сб. «Теоретическая и математическая биология». М., «Мир», 1968.
- Розенблattt Ф.** Принципы нейродинамики. Перцептроны и теория механизмов мозга. М., «Мир», 1965.
- Свирижев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В.** О равновесии генотипов в модельных популяциях *Drosophila melanogaster*.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16. М., «Наука», 1966.
- Смит Дж.** Математические идеи в биологии. М., «Мир», 1970.
- Теоретическая и математическая биология.** М., «Мир», 1968.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирижев Ю. М.** Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L.— В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 10. М., «Наука», 1966.
- Том Р.** Динамическая теория морфогенеза.— В сб. «На пути к теоретической биологии». М., «Мир», 1970.
- Фомин С. В.** Математика в биологии. М., «Знание», 1969.
- Ходжкин А.** Нервный импульс. М., «Мир», 1965.
- Холдейн Дж. Б.** Факторы эволюции. М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Цетлин М. Л.** Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М., «Наука», 1969.
- Четвериков С. С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперим. биол., серия А, 1926, 2, вып. 1.
- Шеннон К.** Работы по теории информации и кибернетике. М., ИЛ, 1963.
- Шмальгаузен И. И.** Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968.
- Шредингер Э.** Что такое жизнь с точки зрения физики? М., ИЛ, 1947.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Аббот Е. (Abbot H.) 425
 Абелль О. (Abel O.) 204, 387, 388, 391, 411
 Абрамсон Х. (Abramson H.) 293
 Агаевердиев А. М. 171
 Агард К. (Agardh C. A.) 54
 Агатов П. А. 451
 Агол В. (Agol W.) 312, 457
 Адамс Ч. (Adams Ch. C.) 202
 Адлер С. (Adler S.) 456
 Айви А. (Yvey A.) 100
 Айзакс А. (Isaacs A.) 521
 Акабори Ш. (Akabori S.) 4
 Аксельрод Дж. (Axelrod J.) 279
 Аксенова О. Ф. 149
 Александер С. (Alexander S.) 367
 Александров В. Г. 56
 Александров В. Я. 151, 258, 260, 268
 Александров И. В. 574
 Александров Н. 465
 Александрова В. Д. 229
 Алексеев А. М. 141, 147
 Алессандрини А. (Allessandrini A.) 195
 Алехин В. В. 224, 228
 Алимова Г. К. 334
 Алиханян С. И. 199, 200, 370
 Аллард Г. А. (Allard H. A.) 354, 356
 Аллен Дж. (Allen J.) 73
 Аллен Ф. (Allen F.) 47, 459
 Алловей Дж. (Alloway J.) 196
 Алмквист Е. (Almquist E.) 179
 Алов И. А. 266, 269
 Алпатов В. В. 208, 598
 Альберт I, князь Монакский (Albert 1-er) 232
 Альм Г. (Alm G.) 241
 Альтенбургер Е. (Altenburger E.) 288
 Альтман Р. (Altman Rh.) 250, 289
 Амалицкий В. П. 397
 Амберже Л. (Emberger L.) 55, 65
 Амзель Г. (Amsel G.) 37
 Амлинский И. Е. 241
 Анаксагор 560
 Андерер Ф. (Anderer F.) 466
 Андерсон Б. (Andersson B.) 273
 Андерсон Т. (Anderson T.) 506
 Андерсон Э. (Anderson E.) 68, 75, 377
 Андреварта Г. (Andrewartha H. G.) 211
 Андреев Л. А. 93
 Андрусов Н. И. 231
 Анохин П. К. 19, 87, 90, 106, 107, 282, 595
 Апри В. (Henri V.) 160
 Ансель П. (Ancel P.) 529
 Антониади Е. (Antoniadi E.) 576
 Антонов А. С. 455
 Антуан Р. (Antoine R.) 499
 Анучин Д. Н. 543
 Аинфисен К. (Anfinsen C.) 431, 465, 466
 Аполлонов А. П. 571
 Аптер М. (Apter M. J.) 592
 Апштейн С. (Apstein S.) 234
 Арбер А. (Arber A.) 60, 61
 Арбер В. (Arber W.) 198, 456
 Арбер Э. Н. (Arber E. A. H.) 53, 61
 Арбид М. (Arbib M. A.) 591
 Арденн М. (Ardenne M.) 518
 Аристовский Т. В. 177
 Аристотель 295
 Армстронг Э. (Armstrong E.) 160, 571
 Арнон Д. (Arnon D. J.) 129, 130, 142, 171
 Аррениус С. (Arrhenius S. A.) 97, 135, 290, 261, 437, 577
 Аршавский И. А. 386
 Аршавский Ю. И. 584
 Асратян Э. А. 88
 Астауров Б. Л. 19, 22, 309, 531
 Астбери У. (Astbury W. T.) 450, 454, 456
 Атабеков И. Г. 452
 Аттертон Дж. (Atherton J.) 498
 Аткинсон Р. (Atkinson R. C.) 595
 Аттли А. М. (Uttley A. M.) 594
 Ауэрбах Ш. (Auerbach Ch.) 307, 374, 495
 Афанасьева Н. Г. 343
 Бабкин Б. П. 100
 Бабский Е. Б. 94
 Бабухин А. И. 418
 Бавендамм В. (Bavendamm W.) 184
 Баглай Е. Б. 7
 Баев А. А. 460
 Базилевич Н. И. 227, 547, 548
 Байер А. (Baeyer A.) 264
 Байль О. (Bail O.) 504, 505
 Балинский Б. И. 331
 Балог Я. (Balogh J.) 213
 Балтимор Д. (Baltimore D.) 452, 482
 Бальбиано Л. (Balbiani L.) 465
 Банг О. (Bang O.) 520
 Бантинг Ф. (Banting F.) 103
 Баранов П. А. 340, 349
 Барбашов Н. П. 576
 Барбер Г. С. (Barber H.) 5, 26
 Барбер М. (Barber M.) 253
 Бари А. де (Bary A. de) 69, 351
 Баркрофт Дж. (Barcroft J.) 99, 100, 426
 Барнетт Л. (Barnett L.) 480, 489, 511
 Барон Л. (Baron L.) 197
 Бартон К. (Burton K.) 458

- Суханов В. Б. 218
 Сухов К. С. 502
 Сушкин П. П. 44
 Суэж Р. (Souege R.) 338, 339, 349
 Схоутен С. (Shouten S.) 253
 Сцилард Л. (Scilard L.) 190, 464
 Сполози Д. (Szollosi D. G.) 527
 Сырьщиков Д. П. 75
 Сэбин А. (Sabin A.) 521
 Сэмнер Ф. (Sumner F. B.) 367, 376
 Сэттон В. (Sutton W.) 303
- Тавара С. (Tawara S.) 98
 Тавровский В. А. 24
 Тайлер А. (Tyler A.) 524
 Такамина И. (Tacamina I.) 102
 Такахashi И. (Takahashi I.) 457, 466
 Такоб (Takob) 463
 Такхольм Г. (Takhholm G.) 374
 Талиев В. И. 363
 Талмадж М. (Talmadge M.) 196
 Тамашьян С. Г. 59
 Тамия Х. (Tamija H.) 573
 Тамм И. (Tamm I.) 457
 Тамман Г. (Tamman G.) 159, 160
 Танака М. (Tanaka M.) 348
 Танг М. (Tanghe M.) 213, 214
 Таппель А. (Tappel A.) 470
 Тарусов Б. Н. 468—471
 Тарханов И. Р. 106
 Тасаки И. (Tasaki J.) 277
 Таусон В. О. 183
 Тахтаджян А. Л. 54, 56, 65, 66, 69, 383,
 397, 408
- Творус Е. К. 146, 147
 Тейлор Дж. (Teylor J.) 348, 481
 Тейлор К. (Taylor K.) 514
 Тейс Р. В. 129
 Тейсен Г. (Tijsen H.) 48, 69
 Тейсье Ж. (Teissier G.) 379
 Тейар де Шардэн П. (Teihard de Chardin P.) 16, 402, 543, 557
 Тейтум Э. (Tatum E. L.) 194, 195, 198,
 474, 479, 508
- Темброк Д. (Tembrok G.) 119
 Темин Г. (Temin H.) 452, 482, 521
 Тенар Л. Ж. (Thénard L. J.) 154
 Тенсли А. (Tansley A. G.) 52, 54, 211,
 213, 225, 549
- Теобальд Ф. (Theobald F. V.) 31
 Теорелл Г. (Theorell H.) 171
 Теофраст-Феофраст 351
 Теплов В. П. 205
 Теппер Е. З. 177
 Теренака М. (Terenaka M.) 502
 Теренин А. Н. 129, 472
 Терентьев А. Н. 444
 Терентьев П. В. 41, 42
 Терехин Э. С. 334
 Тер-Минасян М. Е. 24
 Таен Аң Чем, Тсан Аң Хем (Ts'en An Chem) 497
- Тидеман Г. (Tiedemann H.) 538
 Тизелиус А. (Tiselius A.) 171, 449
 Тил Дж. (Teal J. M.) 247
- Тимаков В. Д. 179
 Тимирязев К. А. 152, 272, 273, 287, 312,
 324, 351, 365, 368, 430, 439, 551
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 211, 288, 307,
 310, 342, 379, 416, 585, 597, 311, 589
 Тинберген Н. (Tinbergen N.) 44, 109, 111,
 112, 118, 119
 Тиндалл Дж. (Tyndall J.) 439
 Тиенеман А. (Thienemann A.) 238—240,
 242
- Тиноко Л. (Tinoco L.) 457
 Тиняков Г. Г. 313
 Тисье А. (Tissier A.) 461
 Тихов Г. А. 576
 Тихоненко Т. И. 457
 Тишлер В. (Tischler W.) 212, 213
 Тодд А. (Todd A.) 453
 Тойвонен С. (Toivonen Sulo) 331, 332
 Токин Б. П. 145, 332, 333
 Толлинг Д. (Talling D.) 243
 Толмач Л. (Tolmach L.) 196
 Толмачев А. И. 77
 Толмачев И. М. 353
 Том Р. (Thom R.) 591
 Том Ч. (Tom Ch.) 69
 Тома А. (Thomas A.) 251
 Тома М. (Thomas D. M.) 187
 Томас Г. (Thomas H.) 100
 Томизава Д. (Tomizawa J.-I.) 495
 Томпсон А. У. (Thompson A. W.) 591
 Томпсон С. В. (Thompson C. W.) 231
 Томпсон Ф. (Thompson F.) 159
 Томпсон Х. К. (Thompson H. C.) 353
 Томсон В. (Thomson W.) 389
 Топачевский А. В. 59
 Торп У. (Thorpe W. H.) 115, 117
 Тоуэр У. (Tower W. L.) 366
 Транковский Д. А. 336
 Траншель В. Г. 51, 70
 Траскиатти Д. (Traskiatti D.) 465
 Трауб П. (Traub P.) 20, 462
 Траубе Ж. (Traube J.) 292
 Траубе М. (Traube M.) 155
 Траут Р. (Traut R.) 462
 Тринчер К. С. 141
 Тролль В. (Troll W.) 60
 Трошин А. С. 136, 260
 Трулевич Н. В. 227
 Трут Л. Н. 115, 122
 Тсо П. (Тс'о П. О.) (Ts'o P. O.) 142, 491
 Тудей Дж. (Thoday J. M.) 372, 378, 383
 Туева О. Ф. 136
 Туманов И. И. 146, 149, 150
 Тунберг Т. (Thunberg T.) 128, 166
 Туорт Ф. (Twort F.) 502, 503, 522
 Турессон Г. (Turesson G. W.) 224, 376,
 379
- Турилл У. (Turrill W.) 376
 Туркин Н. В. 203, 215
 Тьюринг А. (Turing A. M.) 591
 Тюре Г. (Thuret G. A.) 351
- Уайт Г. (White H.) 456
 Уайт М. (White M.) 379
 Уайт Ф. (White Ph.) 138

- Цвет М. С. 126, 127, 171
 Цедруп Л. (Cedrup L.) 345
 Цееб Я. Я. 240
 Цейтлин М. (Zeitlin M.) 497
 Ценковский Л. С. 232
 Ценктельер М. (Zenkteler M.) 347
 Цетлин М. Л. 584, 592, 595
 Циглер Г. (Ziegler H.) 319
 Цименис К. К. 495
 Циммер Р. (Zimmer R.) 288, 307
 Циммерман В. (Zimmermann W.) 53—
 55, 66
 Цингер Ник. Bac. 368
 Цингер Нат. Bac. 336, 342, 345, 346
 Циндер Н. (Zinder N.) 197, 508, 509, 511
 Циолковский К. Э. 560—564
 Циттель К. (Zittel K.) 390
 Цыбульский Н. О. 566
- Чаговец В. Ю. 97, 289
 Чайлахян М. Х. 352, 356, 357, 361
 Чанг М. (Chang M.) 471
 Чанс Б. (Chance B.) 172
 Чапек Ф. (Capek F.) 425
 Чаргрофф Э. (Chargaff E.) 429, 454, 455
 Чахотин С. С. 253
 Чебоксаров М. Н. 103
 Чеботарь А. А. 341
 Чейз С. (Chase S.) 349, 507, 522
 Чейн Э. (Chain E.) 170, 187
 Чемберлен Э. (Chamberlain E.) 349
 Чемберс Р. (Chambers R.) 253, 256, 592,
 596
 Ченцов Ю. С. 464
 Чепман Б. (Chapman B.) 73
 Чепмен Р. (Chapman R.) 209, 245
 Чепман Ф. (Chapman F.) 44, 201
 Чермак К. (Tschermak K. von) 301, 303
 Черниговский В. Н. 80, 93, 282
 Чернов С. А. 42
 Чернояров М. В. 338
 Черняков И. Н. 571
 Чесноков В. А. 573
 Чеснола А. (Cesnola A. P.) 368, 369
 Честер К. (Chester K. S.) 30, 63
 Четвериков А. Г. 146
 Четвериков С. С. 17, 114, 310, 311, 346,
 373, 379, 597
 Чистяков И. Д. 298
 Читти Д. (Chitty D.) 211
 Чиука М. (Ciucă M.) 197, 504
 Чок Л. (Chalk L.) 13, 56
 Чопра Р. (Chopra R.) 339
 Чэпевилл Ф. (Chapeville F.) 485
- Шаал Э. (Schaal E.) 465
 Шабадаш А. Л. 262
 Шабарова З. А. 461
 Шабри Л. (Chabry L.) 319
 Шаде Г. (Schade H.) 292
 Шадефо М. (Chadefaud M.) 38, 65
 Шаллер Д. (Schaller J. B.) 118
 Шанже Ж. (Changeux J.) 464
 Шант Г. (Schantz H.) 146
 Шапвиль Ф. (Schapville F.) 459
- Шапиро Н. И. 312, 380
 Шапошников В. Н. 183, 184, 190
 Шардар Р. (Chardard R.) 340
 Шаудин Ф. (Schaudinn F.) 28, 181
 Шафер Б. (Szafer B.) 76, 77
 Шаффнер Дж. (Schaffner J.) 28, 63
 Шахман Г. (Schachman H.) 185
 Шахов А. А. 147
 Шахт Г. (Schacht H.) 351
 Шацкий Е. А. 425
 Шваневич Б. Н. 33, 37
 Шванн Т. (Schwann Th.) 154
-
- Шварц С. С. 218, 220, 377, 557
 Швейковский И. (Svejkovsky J.) 76
 Швенднер С. (Schwendener S.) 12, 56
 Швердтфегер Ф. (Schwerdtfeger F.) 211
 Швигк Х. (Schwiegk H.) 98
 Шеврель М. (Chevreul M. E.) 154
 Шевырев И. Я. 134, 203
 Шелфорд В. (Shelford V. E.) 202, 204,
 211
 Шемин Д. (Shemin D.) 127
 Шемякин М. М. 469
 Шенбайн Х. Ф. (Schonbein Ch. F.) 155
 Шеннион А. П. 228, 230
 Шенонн К. (Shannon C.) 584, 587, 588
 Шепард Р. (Scheppard R.) 497
 Шеперклус В. (Schäperclaus W.) 245
 Шеппард Ф. (Scheppard Ph.) 378, 379, 381
 Шепелев Е. Я. 573
 Шепли Х. (Shaply H.) 575
 Шерман Ф. (Shermann F.) 255
 Шеррингтон Ч. (Scherrington Ch.) 80,
 83, 85—87, 105
 Шёстранд Ф. (Sjostrand F. S.) 256, 273
 Шестаков С. В. 495
 Шефер А. (Scheffer A.) 439, 551
 Шеффер В. (Schaeffer W.) 190
 Шибальский В. (Szybalski W.) 458, 475,
 514
 Шилов И. А. 208, 209
 Шильдкraut К. (Schildkraut K.) 457
 Шимкевич В. М. 367
 Шимпер А. (Schimper A. F. W.) 74, 146,
 221
 Шиндевольф О. (Schindewolf O.) 385, 395,
 396, 401, 402, 407
 Шиндлер Д. (Schindler D.) 246
 Шир К. (Shear C. L.) 49, 69
 Шислер Л. (Schisler L.) 499
 Шифрин Д. М. 381
 Шифф А. (Schiff A.) 266
 Шифф Г. (Schiff G.) 465
 Шишкин Б. К. 47, 69
 Шишкин М. А. 398
 Шкловский И. С. 575
 Шлегель Д. (Schlegel D.) 501
 Шлезингер Д. (Schlesinger D.) 451
 Шлезингер М. (Schlesinger M.) 504, 506
 Шлейден М. (Schleiden M.) 54, 351
 Шлейхер М. (Schleicher M.) 298
 Шлипер К. (Schlieper K.) 248
 Шмальгаузен И. И. 18, 24, 41, 45, 114,
 116, 325, 363, 371, 372, 379, 381, 383,
 384, 392, 397, 402, 406, 413—417,
 588

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ (В. И. Назаров)	5
ВВЕДЕНИЕ (В. И. Назаров)	9
ЧАСТЬ ПЕРВАЯ	
ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕНДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ, РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ	
Глава 1. ЗООЛОГИЯ (Б. Е. Быховский)	24
Систематика, зоогеография, история фаун (25); Протистология (28) Паразитология (30); Малакология (34); Карцинология (35); Энтомология (36); Открытие и исследование погонофор (38); Ихтиология (39); Герпетология (40); Орнитология (42); Териология (45); Палеозоология (48); Охрана и преобразование фауны (49).	
Глава 2. БОТАНИКА (Б. А. Старостин)	52
Развитие органографии и теории цветка (52); Теломная теория (53); Успехи анатомии растений (56); Морфологические исследования (57); Системы цветковых растений (61); Теория вида у высших растений (66); Системы низших растений (69); География растений (74).	
Глава 3. ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА (Е. Б. Бабский)	78
Основные направления и тенденции развития (78); Борьба материализма и идеализма в физиологии (80); Физиология высшей нервной деятельности (83); Учение о координации функций центральной нервной системы (85); Рефлекторная регуляция положения тела (88); Локализация функций в коре больших полушарий (88); Электроэнцефалография (89); Функции промежуточного мозга и ретикулярной формации (90); Физиология органов чувств (91); Физиология вегетативной нервной системы (93); Учение о медиаторах (94); Физиология нервов и мышц (95); Физиология кровообращения (98); Физиология дыхания (99); Физиология питания и пищеварения (100); Физиология выделения (101); Эндокринология (102); Физиология человека (104); Сравнительная и эволюционная физиология (105) — Н. А. Григорян.	
Глава 4. ЭТОЛОГИЯ (Л. В. Крушинский)	109
Основополагающие труды (109); Излучение врожденных форм поведения (110); Изучение инстинктов как систематических признаков (111); Исследование механизмов инстинктивных реакций (111); Соотношение врожденных и приобретенных компонентов поведения (113); Этология и эволюционная теория (118); Изучение структуры сообществ (119); Практическое значение этологии (121).	
Глава 5. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ (П. А. Генкель, Е. М. Сенченкова)	123
Сравнительная и эволюционная фитофизиология (125); Изучение фотосинтеза и хлорофилла (126); Кинетика и химизм фотосинтеза (128); Управление фотосинтезом (130); Природа дыхания (131); Минеральное питание (133); Поступление веществ в растение (134); Передвижение веществ и их обмен (137); Водный режим (138); Физиология субклеточных структур (141); Рост и ростовые процессы (143); Устойчивость растений к неблагоприятным условиям (146); Экологическая физиология растений (151).	

Г л а в а 6. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ (С. С. Кривобокова, А. Н. Шамин)

Применение органического анализа для изучения химических процессов в организме (153); Первые исследования окислительных процессов (154); Создание теорий химического строения жиров, углеводов и белков (156); Пептидная теория строения белка (158); Первые успехи в изучении природы биокатализитических реакций. Открытие специфичности действия ферментов (159); Разработка биохимических основ учения о питании. Открытие витаминов (161); Выделение и изучение основных биокатализитических систем (162); Успехи в изучении коферментов. Доказательство химической общности коферментов и витаминов (163); Решение проблемы аэробного дыхания. Открытие цикла трикарбоновых кислот (165); Создание представлений о системе биохимических обменных процессов (168); Изучение биологически активных соединений — ферментов и антибиотиков. Создание новых методов (170); Биоэнергетика (171) — В. П. Скулачев.

Г л а в а 7. ОБЩАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ (В. Н. Гутина)

Особенности микробиологии в XX веке (175); Выявление экологического разнообразия мира микробов (176); Развитие принципов систематики микробов (177); Морфология и цитология микроорганизмов (179); Физиология и биохимия микроорганизмов (181); Изучение фотосинтезирующих бактерий (184); Изучение азотфикссирующих бактерий (185); Современный этап в развитии микробиологии (186); Практическое использование биосинтетической и трансформирующей деятельности микробов (186); Проблема управляемого культивирования (190); Основные этапы развития генетики микроорганизмов (191); Генетика бактерий (194); Изучение трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии (196).

Г л а в а 8. ЭКОЛОГИЯ И БИОЦЕНОЛОГИЯ

Экология животных (Г. А. Новиков)

201

201

Состояние экологии животных в начале XX века (201); Развитие экологии животных в 20—40-х годах (204); Экология животных в начале второй половины XX века (205); Развитие экспериментальной экологии (208); Изучение популяций животных (209); Биоценология (211); Изучение динамики численности животных (214); Акклиматизация животных (217); Возникновение экологической паразитологии (218); Экологическая морфология (218); Радиоэкология (219); Эволюционная экология (219); Некоторые перспективы экологии животных (220).

Экология растений (А. Г. Воронов)

221

Развитие экологии растений в начале XX века (221); Учение о жизненных формах растений (223); Становление фитоценологии (224); Фитоценология в СССР (228).

Г л а в а 9. ГИДРОБИОЛОГИЯ (Г. Г. Винберг)

231

Начальный период становления гидробиологии моря (231); Исследования планктона (234); Гидробиология пресных вод (235); Продукционно-биологические исследования (241); Значение гидробиологии для охраны чистоты вод (245); Проблемы современной гидробиологии (247).

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

ИЗУЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕНДЕЯТЕЛЬНОСТИ КЛЕТКИ И ТКАНЕЙ, НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

Г л а в а 10. ЦИТОЛОГИЯ (С. Я. Залкинд)

249

Новые методы и средства исследования (250); Физико-химическое изучение клетки (256); Изучение проницаемости (259); Ультраструктура клетки (261); Химическая цитология (261); Энергетика клетки (263); Проблема клеточного деления (264); Цитология наследственности (266); Новейшие направления в цитологии (268); Особенности современной цитологии (269); Некоторые перспективы развития цитологии (270).

655

Г л а в а 11. ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ [Е. Б. Бабский]	272
Техническое перевооружение физиологии (272); Исследования функционирования клетки. Мембранные теории (273). Исследование проведения нервных импульсов (277); Изучение двигательных функций (277); Изучение возбуждения и торможения (279); Физиология памяти (280); Физиология и кибернетика (281).	
Г л а в а 12. БИОФИЗИКА (Б. Н. Тарусов)	285
Два истока биофизики (285); Биофизические исследования в физике (287); Биофизические исследования в биологии (289); Разработка коллоидной теории и кинетики протоплазматических процессов (289); Работы Ж. Лёба (291); Развитие физико-химических исследований в медицине (292); Энергетическое направление (293); Биофизика в СССР (294).	
Г л а в а 13. ГЕНЕТИКА. ЗАРОЖДЕНИЕ ХРОМОСОМНОЙ ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ (В. Н. Сойфер)	295
Опыты по гибридизации растений. Накопление сведений о наследуемых признаках (295); Умозрительные гипотезы о природе наследственности (297); Открытие Г. Менделя законов наследования (299); Развитие биометрических методов изучения наследственности (301); Цитологические основы генетики (302); Обоснование хромосомной теории наследственности (303); Проблема внутрихромосомной локализации генов (305); Искусственное получение мутаций (307); Классификация мутаций (308); Искусственное получение полиплоидов (308); Изучение генетических основ эволюции (309); Проблема дробимости гена (311).	
Г л а в а 14. АНАЛИТИЧЕСКАЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ (Л. Я. Бляхер)	314
«Органообразующие участки зародыша» (314); Каузально-аналитический метод (316); «Детерминирующие» и «индифферентные» факторы развития (317); Мозаичная теория развития (318); «Мозаичные» и «регуляционные» яйца (319); Механистическая и виталистическая концепции эмбрионального развития (321); Маркировка раннего зародыша (322); Теория поля (323); Элементарные модулы формообразования. Дифференцирующие деления (324); Анализ явлений роста (325); Методы экспериментальной эмбриологии (326); Детерминация. Открытие первичного организатора (327); Морфогенез отдельных органов (329); Индуцирующие вещества (331); Формообразовательный аппарат (332); Регуляционная теория индукции (332).	
Г л а в а 15. ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ (В. А. Поддубная-Арнольди)	334
Строение пыльников и семяпочек (334); Микро- и макроспорогенезы (335); Цитомиксис. Цитоплазматическая мужская стерильность (335); Мужской гаметофит (336); Женский гаметофит (337); Опыление и оплодотворение (337); Зародыш и эндосперм (338); Апомиксис (340); Партенокарпия и полизиэмбриония (340); Электронно-микроскопические исследования (340); Многообразие цитоэмбриологических признаков (342); Применение эксперимента в цитоэмбриологии. Изучение цветения, опыления и плодоношения (344); Физиология эмбриональных процессов (345); Применение искусственной питательной среды (346); Искусственное получение апомиктов (348); Обзоры по цитоэмбриологии (349).	
Г л а в а 16. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ (В. В. Скрипчинский)	351
Исследования Г. Клебса (351); Изучение роли внешних факторов (353); Фотопериодизм (354); Гормональная теория (356); Теория циклического развития (357); Морфогенез (358); Ритмы и корреляции в процессах развития (359).	

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

Г л а в а 17. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ (К. М. Завадский)	362
Значение менделизма для теории эволюции (363); Коллизия между менделизмом и дарвинизмом (364); Генетический антидарвинизм (365); Механоламаркизм (366); Другие формы антидарвинизма (367); Дарвинисты в период кризиса (368); Исследования естественного отбора (368); Изучение мутационной изменчивости и дарвинизм (373); Математические методы в эволюционной теории (375); Проблема вида (375); А. Н. Северцов о направлениях эволюции (378); В. И. Вернадский об эволюции на уровне биосфера (378); Современный синтез знаний о причинах эволюции на основе дарвинизма (379); Столетний юбилей дарвинизма (382); Разработка проблем макроэволюции (383); Нерешенные вопросы (384); Современный антидарвинизм (385)	
Г л а в а 18. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПАЛЕОНОЛОГИЯ (А. Н. Иванов)	387
Идеалистические концепции эволюции (387); Определение возраста Земли (389); Успехи в изучении палеонтологической летописи (390); Новые методы стратиграфии (391); Новые находки — вклад в филогению (392); Отсутствие переходных форм и сальтационные теории эволюции (393); Соотношение филогенеза и онтогенеза в свете палеонтологических данных (396); Значение неотении (397); Проблема полифетического происхождения таксонов (398); Изучение докембрийских организмов (399); Взаимодействие истории Земли и жизни (399); Изучение прогрессивной эволюции (402).	
Г л а в а 19. ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ (Э. Н. Мирвоян)	404
Некоторые направления теоретико-морфологических исследований в XX веке (404); Возникновение эволюционной морфологии животных (406); Теория филэмбриогенеза (407); Эволюция онтогенеза (408); Главные направления эволюционного процесса (409); Типы филогенетического преобразования органов (411); Учение о редукции органов (413); Проблема корреляций (414); Синтез эволюционной морфологии, экологии, генетики и экспериментальной эмбриологии (414).	
Г л а в а 20. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГИСТОЛОГИЯ (Э. Н. Мирвоян)	418
Теория параллелизма гистологических структур (418); Теория дивергентной эволюции тканей (420); Теория филэмбриогенеза в гистологии (421); Проблема меторизиса и гетерохронии. Реактивность и пластичность тканей в онто- и филогенезе (423).	
Г л а в а 21. ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ (Э. Н. Мирвоян)	425
Истоки эволюционной биохимии (425); Эволюционная биохимия в 20—40-х годах XX века (426); Эволюционная биохимия в 50—60-х годах XX века (428); Методы эволюционной биохимии (433).	
Г л а в а 22. ПРОБЛЕМА ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ (Г. А. Деборин)	437
Первые гипотезы (437); Значение книги А. И. Опарина (1924) (438); Первичное образование на Земле простейших органических веществ (438); Восстановительный характер первичной земной атмосферы (440); Абиогенный синтез важнейших органических соединений (441); Возникновение предбиологических систем (443); Эволюция предбиологических систем (444); Коагерватные капли как модель предбиологической системы (445); Микросфера С. Фокса (448).	

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ
НОВЕЙШИЕ НАПРАВЛЕНИЯ
БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Г л а в а 23. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ (Б. Ф. Ванюшин)	449
Установление генетической роли нуклеиновых кислот (451); Открытие нуклеиновых кислот и изучение их свойств (452); Биосинтез белка (459); Транспортные РНК и синтез гена (460); Микросомы, рибосомы, трансляция (461); Регуляция активности генов и белков (463); Структура и функции белков (465); Нерешенные проблемы (467); Современное состояние биофизики (468) — Б. Н. Тарусов; Молекулярная биофизика (468) — Б. Н. Тарусов; Клеточная биофизика (469) — Б. Н. Тарусов.	
Г л а в а 24. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА (Б. Н. Сойфер)	474
Тонкая структура гена (474); Функциональная структура генов (478); Генетический код (479); Репликация ДНК (481); Генетический контроль синтеза белков (482); Точное строение кодонов (484); Молекулярные механизмы рекомбинации (486); Мутации и генетический код (487); Регуляция генной активности (491); Репарация генетических повреждений (494).	
Г л а в а 25. ВИРУСОЛОГИЯ	496
Зарождение вирусологии [М. И. Гольдин]	496
Принципы организации вирусов (496); Развитие фитовирусологии (497).	
Возникновение и развитие учения о вирусах бактерий (Я. А. Парнес)	502
Развитие представлений о лизогении (504); Расшифровка природы лизогении (507).	
Изучение вирусов животных и человека (Э. Р. Пилле)	516
Г л а в а 26. ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ (Л. Я. Бляхер, А. А. Нейфах)	524
Активация яйца (524); Цитологическое изучение оплодотворения (527); Оплодотворение и организация яйца (528); Значение кариограмм (530); Развитие как реализация наследственной информации (531); Тотипотентность ядер и их дифференцировка (534); Факторы дифференцировки (536); Механизмы дифференциальной активности генов (539); Последующие этапы реализации наследственной информации (540).	
Г л а в а 27. ИЗУЧЕНИЕ БИОСФЕРЫ И ВОПРОСЫ ВОСПРОИЗВОДСТВА И ОХРАНЫ ЖИВОТНОГО И РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА (М. М. Камшилов)	543
Изучение структуры и функций биосфера (543); Биотический круговорот (547); Организация биосфера (549); Происхождение биосфера (551); Нарушение биотического равновесия под влиянием деятельности человека (552); Воспроизводство и охрана животного и растительного мира (553); Ноогенез и ноогенетика (556).	
Г л а в а 28. КОСМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ (О. Г. Гавенко, В. Б. Малкин)	560
Возникновение космической биологии (560); Труды К. Э. Циолковского (561); Проблемы современной биоастронавтики (564); Экофизиология (565); Экофизиологические исследования на животных (565); Влияние ускорений (566); Влияние невесомости (568); Влияние гиподинамики (569); Влияние высотных факторов и принципы формирования искусственной газовой среды в кабине (570); Влияние ионизирующего излучения (571); Экология замкнутых систем (572); Экзобиология (575).	

Г л а в а 29. ПРИМЕНЕНИЕ МАТЕМАТИКИ И КИБЕРНЕТИКИ В БИОЛОГИИ (М. Б. Беркинблит, М. Г. Гаазе-Рапопорт)

579

Некоторые закономерности проникновения математических методов и идей в биологию (580); Математические модели, основанные на использовании представлений физики и химии (581); Использование в биологии теории информации (584); Теория управления и биология (588); Процессы регуляции в клетке (590); Моделирование самовоспроизведения (590); Модели межклеточного взаимодействия и формообразования (591); Регуляция функциональных процессов в организме (592); Моделирование взаимоотношений организма со средой. Математическая психология (593); Математические модели в генетике популяций и в теории эволюции (598); Математические модели в экологии. Модели биогеоценозов (598).

Л И Т Е Р А Т У Р А

600

И М Е Н Н О Й У К А З А Т Е Л Ь

631