

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПРОБЛЕМЫ  
РАЗВИТИЯ  
МОРФОЛОГИИ  
ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ  
ЖИВОТНЫХ им. А. П. СЕВЕРЦОВА

# ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1982

**Проблемы развития морфологии животных.** М.: Наука, 1982.

Представлены доклады Всесоюзного совещания «Состояние и перспективы развития морфологии животных» (Москва, январь 1980 г.). Рассматриваются задачи, стоящие перед эволюционной морфологией беспозвоночных и позвоночных животных, а также вопрос о необходимости создания общей теории морфологии. Освещаются проблемы функциональной и экологической морфологии.

Предназначен для зоологов, физиологов, палеонтологов, интересующихся вопросами эволюционной морфологии.

Ответственный редактор  
доктор биологических наук  
Э. И. ВОРОБЬЕВА

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Тематический сборник «Проблемы развития морфологии животных» состоит из 16 статей. Статьи представляют собой тексты докладов, сделанных на Всесоюзном совещании «Состояние и перспективы развития морфологии» (Москва, 1980).

В ряде статей сборника подчеркивается необходимость исследования на современном уровне актуальных проблем, стоящих перед эволюционной морфологией, и, в связи с этим, необходимость объединения усилий отечественных морфологов, работающих как в области эволюционной морфологии животных, так и анатомии человека (В. Е. Соколов, Э. И. Воробьева, В. В. Куприянов, К. Л. Паавер). Ряд авторов выдвигают на первый план значение исследования на основе системно-структурного подхода в работах эволюционных морфологов (В. В. Куприянов, К. Л. Паавер).

Подчеркивается важность исследования механизмов морфогенезов для понимания эволюционных преобразований структур (Д. С. Миничев). Указывается на важность применения проморфологического метода в изучении филогенеза животных (К. В. Беклемишев). Рассматриваются проблемы экологической морфологии — на основании исследования проблемы жизненных циклов водных беспозвоночных организмов (В. А. Свешников), а также вопросы рекапитуляции адаптивных особенностей предков у потомковых форм, живущих в измененных условиях (Т. С. Расс).

Показана необходимость разработки теории признака и ее роль в проблематике популяционной морфологии (А. В. Яблоков). Большое место в сборнике занимают работы, посвященные проблемам функциональной морфологии. Рассматривается вопрос методологии морфофункционального анализа (Н. Н. Иорданский), введения в морфологию понятия «морфологическая модель» (О. М. Бочарова-Месснер), значения морфобиологического метода в изучении филогенетики (Ф. Я. Держинский). Отражены проблемы эволюционной нейрологии (А. И. Карамян, Ю. Б. Мантейфель) и эволюционной гистологии (А. А. Заварзин, А. Н. Студитский).

## **ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ И ЕЕ ЗАДАЧИ**

В. Е. СОКОЛОВ, Э. И. ВОРОБЬЕВА

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР

В определении статуса морфологии животных, ее объема, связей с другими зоологическими дисциплинами, актуальности направлений и перспектив их развития в настоящее время существуют различные представления. Общепризнанными можно считать, пожалуй, положения о том, что морфология имеет дело с формой и строением организмов, что она относится к числу наиболее древних и фундаментальных разделов биологии, что на морфологических данных базируются многие разделы зоологии и они широко используются в прикладных областях науки, что эволюционная морфология в своем становлении тесно связана с филогенетикой и изучением морфологических закономерностей развития, представляя здесь значительный вклад в теорию эволюции.

На современном уровне зоологии, когда первоочередными становятся вопросы рационального использования, охраны и воспроизводства животного мира и связанная с ними разработка теории управляемой эволюции, перед морфологией животных встает ряд задач первостепенной важности. Необходимыми предпосылками к их осуществлению должны служить координация морфологических исследований в стране и постановка общей перспективной программы работ в области морфологии животных, в которой предусматривается: 1) совершенствование морфологических исследований на основе развития классических, традиционных и новых разделов морфологии и ее направлений; 2) выделение кардинальных морфологических проблем с акцентом на их теоретическую и практическую значимость; 3) дальнейшее развитие методологии и теории эволюционной морфологии; 4) разработка научно-организационных мероприятий и путей по улучшению качества морфологических исследований и публикаций.

Одной из наиболее актуальных задач, стоящих перед морфологией животных и, в особенности позвоночных, является всемерное приближение ее к пущам и запросам зоологии и соответственно общая экологизация морфологических исследований. Это

вызывает необходимость пересмотра некоторых устоявшихся традиций и представлений, что, прежде всего, связано с определением понятия эволюционной морфологии, содержание которой в ходе истории зоологии претерпело некоторые изменения.

В своем становлении, как известно, морфология животных прошла через ряд знаменательных периодов, издавна представляя арену наиболее ожесточенной борьбы между материалистическими, идеалистическими, метафизическими и эволюционными воззрениями. В результате этой борьбы складывались и менялись методология морфологических исследований, их цель и соответственно проблематика и подход к проблемам. Развитие эволюционной идеи в морфологии также имеет свою эволюцию и здесь можно выделить ряд наиболее ярких этапов: додарвиновское время и труды натурфилософов XVIII в. (Бюффон, Кювье, Сент-Илер, Гете, Оуэн, Бэр и др.), дарвиновский период (Геккель), отечественная эволюционная морфология времен А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена, их учеников и последователей и современный этап.

Первый этап (натурфилософов) сводился к сравнительному анализу строения частей и органов животных и характеризовался распространением представлений о «лестнице живых существ», расположенных по линии усложнения; о «единстве плана» в основе строения типов животных; о параллелизме между эмбриональным развитием особи и восходящим рядом взрослых организмов; о повторении частей внутри организма.

Второй этап сложился в дарвиновский период с утверждения идей дарвинизма в сравнительной анатомии, которая приобрела в это время общую филогенетическую направленность. Ч. Дарвин писал, что морфология, занимаясь общностью строения у членов одного и того же класса «...представляет один из самых интересных отделов естественной истории и, можно почти сказать, составляет ее подлинную душу» [1939, с. 623].

Открытие биогенетического закона Мюллером — Геккелем привело к признанию метода тройного параллелизма (сравнительная анатомия, эмбриология и палеонтология) как основы филогенетики и, вместе с тем, выдвинуло филогенетические построения на первый план в эволюционно-морфологических исследованиях. Филогенетическое направление морфологии геккелевского периода сыграло несомненно положительную роль в развитии эволюционной теории и филогенетики, но обнаружило ряд недостатков, наиболее существенными из которых следует признать потерю принципа функционального объяснения строения животных, выделенного еще Кювье и отражавшего связь организма и среды. Этот принцип сохранился, однако, в работах ряда наших отечественных ученых конца XIX в. (Мензбир, Сушкин, Кольцов) и служил основой поиска новых подходов к изучению развития животного мира. Кризис филогенетики в конце XIX в. привел к общему упадку морфофилогенетических исследований на Западе [Бляхер, 1976].

Новый этап развития филогенетики и эволюционной морфологии ознаменовали в нашей стране труды акад. А. Н. Северцова, его учеников и последователей. Впервые в этих исследованиях филогенез перестает быть самоцелью и становится путем к раскрытию общих морфологических закономерностей эволюционного процесса. Вырабатывается качественно новая методология морфологических исследований — исторический подход к оценке формы и строения организмов в их индивидуальном и историческом развитии. Результатом такого подхода явились созданные А. Н. Северцовым стройная теория филэмбриогенезов, с переоценкой геккелевских представлений о соотношении онто- и филогенеза (и возрождением в ряде случаев идей Мюллера) и теория морфобиологической эволюции, отразившая основные направления, этапность и закономерности исторических изменений в строении организмов.

Прогрессивной тенденцией, которая нашла дальнейшее развитие в ряде работ отечественных морфологов (особенно у Васнецова, Крыжановского, Дислера, Юдина), была идея об адаптивности и этапности онтогенеза в историческом становлении формы и функции на примере конкретных групп позвоночных. При этом функция рассматривалась с позиций биологической роли различных структур в индивидуальном и историческом развитии организмов.

Теоретическое наследие А. Н. Северцова, работы его школы и других отечественных эволюционистов-морфологов (Воскобойников, Машковцев, Домбровский, Васнецов, Боголюбский, Матвеев, Касьяненко, Обручев, Никольский, Шмидт и др.) составили целую эпоху в отечественной эволюционной морфологии позвоночных и заложили фундамент для ее дальнейшего развития [Воробьева, Лебедкина, 1979]. Особенно больших успехов эволюционная морфология достигла в работах акад. И. И. Шмальгаузена, который, будучи одним из учеников А. Н. Северцова, в дальнейшем пошел собственным путем, включив в объект морфологических исследований, помимо формы и структуры, изучение механизмов формообразовательных процессов. Методическое соединение сравнительной анатомии и эмбриологии, экспериментальной эмбриологии, палеонтологии и генетики позволило И. И. Шмальгаузену выявить и проанализировать причинные взаимозависимости (корреляции) в процессах морфогенеза и показать, что они являются внутренними факторами развития организма и ответственны за его гармоничное целостное строение и функционирование на всем протяжении онтогенеза. Вместе с тем было наглядно продемонстрировано с материалистических позиций важнейшее положение эволюционной морфологии о том, что целостность организма не ограничивается его индивидуальным развитием и выступает в онтогенезе, с одной стороны, как результат предшествовавшего длительного исторического развития, контролируемого естественным отбором (интегрирующим фактором эволюции), а с другой, — как основа последующего

филогенеза. Теория целостности развития, выдвинув на первый план процессы интеграции внутренних связей организма и их соотношения с процессами дифференциации, обусловленными разделением функций и связывающими организм как относительное целое с различными сторонами внешней среды [Шмальгаузен, 1938], явилась синтезом идей геккелевского и северцовского периодов, подняв эволюционную морфологию на качественно более высокий теоретический уровень. С появлением кибернетики идея целостности разрабатывалась Шмальгаузеном с позиций теории информации и в последних его работах была изложена точным языком математических терминов. Однако эта идея, к сожалению, не была воспринята с должным вниманием биологами. И только в настоящее время в связи с общим прогрессом биологии и ее экологизацией интерес к этой проблеме (как и к трудам Шмальгаузена) явно усиливается у нас в стране и за рубежом.

Вместе с тем большие успехи, достигнутые А. Н. Северцовым в области теории морфологии фактически на небольшом числе видов позвоночных, способствовали тому, что последующее поколение исследователей продолжало работать, в основном руководствуясь установленными принципами и категориями, перенося их на другие группы. При таком достаточно схематичном подходе к онто- и филогенезу использовались далеко не полностью возможности эволюционной морфологии в выяснении путей и закономерностей эволюции, а излишняя увлеченность классификацией понятий отвлекала внимание от главного — выяснения причинности и механизмов самих явлений. Кроме того, в морфологии позвоночных прослеживается постепенный отрыв теоретических основ от фактического материала, который во многих случаях представлен разрозненными описаниями отдельных структурных особенностей органов или систем органов при отсутствии необходимых сравнительно-эволюционных обобщений и глубоких теоретических интерпретаций. И хотя морфология, казалось бы, продолжает занимать далеко не последнее место по общему объему фактических сведений, характер этих сведений, как правило, не удовлетворяет зоологов. Морфологи во многих случаях оказываются не в состоянии ответить на конкретные вопросы и запросы других зоологических дисциплин. В частности, остаются по-прежнему малочисленными, нередко поверхностными и мало пригодными для использования в зоологии и практике народного хозяйства столь необходимые экологии, анатомии, физиологии, фаунистике и систематике сравнительно-анатомические и сравнительно-эмбриологические данные по позвоночным с эволюционнонаправленным и экологически осмысленным подбором и анализом объектов. В результате складывается неверное представление об отсутствии особой значимости морфологии и ее теории для развития большинства зоологических дисциплин. Вместе с тем создается нежелательная тенденция сведения эволюционной морфологии к чисто теоретической и абстрактной науке, противопос-

тавляемой экологической, функциональной и описательной (типологической) морфологии.

Изначальное, исторически сложившееся объединение в попытке эволюционной морфологии сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии привело также к распространению в корне ошибочного мнения, что эти дисциплины во многих отношениях изжили себя теоретически и мало что могут дать практически, сосредоточившись преимущественно на анализе принципов филогенезов и классификации закономерностей морфологической эволюции либо представляя чисто описательные констатации структурных особенностей онтогенеза. Дальнейшая история способствовала внутреннему дроблению сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии на разделы в зависимости от изучения ими тех или иных сторон и особенностей индивидуального развития, что усиливалось существованием разных взглядов на задачи эволюционной морфологии и противопоставлением экспериментальной и сравнительной эмбриологии. Увлеченность микроструктурами также подчас приводила к нежелательному пренебрежению сравнительно-анатомическим и эмбриологическим исследованиям макроструктур. В целом, в морфологии позвоночных отмечается общее снижение методологического уровня исследований, распространенная фрагментарность и несопоставимость получаемых данных, недостаточность глубины и обобщений сведений по целому ряду систем органов и эмбриогенезу многих таксонов. Недостатком морфологических исследований является также тот факт, что изучение структур пошло преимущественно по пути выяснения особенностей дифференциации и специализации систем и органов у отдельных видов и пород животных, тогда как интегрирующая сторона формообразовательных процессов стала в основном уделом физиологии, механики развития и генетики, которые в своих исследованиях недостаточно соблюдали исторический принцип оценки явлений [Шмальгаузен, 1938].

Одновременно снижался методологический уровень исследований и теоретической интерпретации результатов в прикладной части морфологических дисциплин, в том числе среди большого отряда морфологов, работающих на периферии, а также в медицинских и животноводческих ВУЗах страны. Этому немало способствовала утрата влияния морфологов институтов АН СССР на эти кадры, а также сокращение курсов классической морфологии, в том числе сравнительной анатомии, на кафедрах ВУЗов, что привело к общему прогрессирующему снижению квалификации морфологов. Показательно, что учебник «Сравнительной анатомии позвоночных», написанный И. И. Шмальгаузенем в 1923 г., до сих пор остается единственным в СССР, а его последнее расширенное и переработанное издание 1947 г. стало библиографической редкостью. Показателен также тот факт, что Всесоюзное общество анатомов, гистологов и эмбриологов, постепенно утратив некогда прочные связи с зоологами, стало почти исключительно медицинской организацией.

Интерес к морфологическим исследованиям в нашей стране особенно снизился за последние 20 лет, что наглядно проявляется в отношении морфологии позвоночных животных. Свидетельством этому служит резкое уменьшение числа фундаментальных публикаций, в том числе посвященных общим вопросам морфологии позвоночных и ее теории.

Анализ работ по разделу морфологии РЖ зоологии позвоночных за 10 лет (1968—1978) выявил определенные негативные тенденции в развитии морфологии позвоночных. Число работ сократилось примерно на  $\frac{1}{3}$  (вместо 300 около 200). Особенно это видно на примере млекопитающих, где число работ уменьшилось втрое. В то же время млекопитающие и рыбы продолжают оставаться наиболее изученными объектами, общее число работ здесь составляет около 80%. Остальные 20% распределяются поровну между герпетологическими и орнитологическими исследованиями, в результате на два класса — амфибий и рептилий, приходится всего 10%, что ведет к упадку герпетологии в целом. Больше всего исследований посвящено репродуктивной системе и раннему эмбриогенезу (около  $\frac{1}{5}$  общего числа исследований), которые особенно интенсивно ведутся на рыбах. Среди сравнительно-анатомических работ по системам органов на первом месте стоят нервная и скелетно-мышечная системы, затем органы чувств. На видовом и внутривидовом уровнях  $\frac{2}{3}$  морфологических описаний посвящено также рыбам, около  $\frac{1}{3}$  млекопитающим и едипичные работы по другим классам. Очень мало (около 20 за 10 лет) обобщающих работ, в том числе связанных с проблемами эволюционной морфологии.

В настоящее время особенно остро встает вопрос о перспективах развития отечественной морфологии в области зоологии с целью обеспечения ее необходимым багажом знаний структурных особенностей животных организмов, соответствующих современному уровню и целям развития науки. В конечном итоге эта перспектива должна быть тесно увязана с решением общей задачи укрепления биологии на ее пути служения человечеству, охраны природных ресурсов, разработки теоретических основ природопользования, будь то зоология, звероводство, животноводство, рыбоводство, медицина и другие области науки и практики народного хозяйства, так или иначе неразрывно связанные с фундаментальным изучением строения животных организмов.

В связи с определением значимости морфологии в общем ряду биологических дисциплин весьма уместно привести слова известного датского физика Нильса Бора [1961], который в своих лекциях о специфике законов физики и биологии выделил в качестве главной задачи биологических исследований — постепенное разгадывание строения и связанных с ним возможностей живых организмов. Постепенное разгадывание строения по сути и есть главный предмет морфологии в широком ее понимании, который никогда не может исчезнуть из науки или потерять свою актуальность, поскольку невозможно представить настоящее знание

экологии и этологии животных без знания специфики строения, причин и условий формирования и развития структур, выполняющих соответствующие функции. Изучение жизни животного в природе, его экологических и этологических связей, физиологии размножения, пищевых, хемокоммуникативных и других сигнальных систем требует знания структурных и структурно-функциональных особенностей и их взаимозависимостей в индивидуальном и историческом развитии, обеспечивающих те или иные моменты жизнедеятельности, знание морфобиологической специфичности таксонов и ее преобразования в филогенезе.

Одна из причин недооценки роли и недопонимания задач морфологии проистекает из-за отсутствия достаточно четкого восприятия дуализма морфологических исследований. Этот дуализм состоит в том, что существует морфология как наука, характеризующаяся своим предметом, методами и задачами, и существуют морфологические методы исследования животных, используемые другими научными дисциплинами и практикой. Недоучет этого обстоятельства нередко приводит к неверному толкованию объема морфологии, к расплывчатости круга ее задач, к принижению ее значимости как самостоятельной системы знаний, к подмене науки ее методами и к превратным представлениям, что любое исследование, имеющее отношение к структуре, в том числе стоящее на стыке нескольких наук, должно имеваться морфологией.

Морфологические методы, составляя основное содержание классических морфологических дисциплин (анатомия, сравнительная анатомия, эмбриология, гистология, эволюционная палеонтология), широко используются многими другими разделами биологии и прикладными науками, выступая в качестве индикаторных методов (иммунология, физиология) и составляя фактическую и методологическую основу проводимых исследований (для большинства зоологических дисциплин). Это значит, что отнюдь не все, связанные с изучением структуры, методы следует считать морфологией. Например, морфометрия обычно выступает как метод систематики или популяционной морфологии. Последняя занимает особое положение в системе морфологических знаний, поскольку здесь морфологические факты теряют самостоятельное значение. Они фигурируют наравне с прочими популяционными отличиями (экологическими, физиологическими, генетическими) и не дают целостную картину строения организма, а превращаются в мозаику меняющихся признаков. Цель популяционной морфологии — выявление и характеристика популяционной структуры (в том числе анатомическими методами), а не изучение строения. На популяционном уровне исследователи записываются по сути морфологической изменчивостью, организацией популяций и движения признаков. По стоящим задачам популяционная морфология выступает, скорее, как часть учения о виде, как часть учения о микроэволюционных процессах и как часть систематики.

Иногда возникает также тенденция сведения морфологии к статусу систематики. Хотя это практически и осуществляется в отношении отдельных групп организмов, в особенности в отношении примитивных групп беспозвоночных (в частности, гелиминтов), однако для большинства областей зоологии эта тенденция воспринимается как явное сужение задач целой науки до объема отдельных ее методов. В таксономии, даже если она основывается исключительно на морфологии, нередко пренебрегают внутренним строением организмов, используя преимущественно внешние признаки. В то же время систематика, руководствуясь принципом упорядочения представлений о многообразии форм и связей организмов, фиксирует их в статике, тогда как морфология имеет дело одновременно и со статикой, и с динамикой формы и структуры организмов, и с морфогенетическими процессами.

Иногда пытаются трактовать суть морфологии исключительно как поиск гомологий [Суханов, Гамборян, 1979]. Однако гомологии — это скорее ключ на пути решения большинства морфологических и в особенности морфофилогенетических задач. Вместе с тем, разграничение филогенетической преемственности структур от параллелизмов и изучение структурных особенностей адапциогенезов являются на сегодня не менее важными задачами эволюционной морфологии. Кроме того, установление гомологии — в основном прерогатива филогенетики и источник ее построений, поскольку по гомологиям мы судим о филогении, а о филогении по гомологиям. Сведение эволюционной морфологии исключительно к филогенетике, как это было в геккелевские времена (когда морфология преимущественно обслуживала ее), означало бы не только сужение круга ее задач, но и ограничение перспектив дальнейшего развития.

Применение морфологических методов в других науках также не делает их морфологией, поскольку эти науки имеют свои собственные цели и задачи, определяющие их специфику. В данном случае речь может идти исключительно о контактах, стыковке смежных наук, использовании морфологических данных, в результате которых может происходить не только взаимное обогащение областей знания, но и рождение новых дисциплин. Так, с развитием морфологии связаны многие разделы учения об эволюции. Благодаря распространению морфологических методов на молекулярный уровень и соединению их с методами генетики возникла цитология. На стыке морфологии и генетики создана феногенетика. Путем комплексации морфологических, физиологических, экологических, генетических методов в изучении популяции появилась популяционная морфология. Дискуссия, которая возникла в последние годы о статусе популяционной морфологии, не имеет столь большого значения, которое ей нередко придают, тем более, что в самом трактовании популяционной морфологии нет единства, и существуют разные точки зрения на ее предмет и задачи. Несомненно, что эта область исследования находится

все еще в стадии формирования. С позиций интересов морфологии здесь более важен, однако, факт, что морфологические методы вышли в данном случае за рамки изучения организма и его структур, поднявшись на качественно новую ступень анализа морфологической изменчивости на уровне популяции — элементарной единицы биогеоценоза. Развитие популяционной морфологии животных, т. е. изучение морфологической изменчивости признаков на популяционном уровне, изучение внутривидовой нормы реакции представляет несомненный интерес для зоологии в целом, особенно в плане развития экологических исследований. Будет ли решена затянувшаяся дискуссия о коренных различиях закономерностей макро- и микроэволюционных процессов положительно либо отрицательно, популяционная морфология должна здесь сыграть, несомненно, ведущую роль, а полученные результаты будут использованы в дальнейшем и эволюционной морфологией.

Необходимо также учитывать ту неразрывную прямую взаимосвязь, которая существует между развитием науки и ее методов. Это означает, что общее состояние морфологии, в конце концов, неизбежно скажется на значимости ее методов для биологии и других областей науки и практики. В то же время успешное внедрение морфологических методов в неморфологические области, их комплексация с методами других наук (например, физиологией, экологией, генетикой, биохимией, медициной, физикой, математикой и т. д.), совершенствование в плане использования достижений научно-технического прогресса, несомненно, будут способствовать обогащению морфологии опытом и знаниями, влиять на дальнейший ход ее развития, приводить к дифференциации ее направлений, к созданию новых синтетических дисциплин и проблем в биологии.

Если морфологию представить в виде дерева, то морфологические методы, по-видимому, можно сравнить с отдельными ее ветвями, которые питают это дерево и одновременно не могут полноценно существовать без него. Последнее особенно важно помнить, поскольку в биологии имели место попытки подмены науки ее методами. В частности, палеонтологию, благодаря положительной значимости ее методов для биостратиграфии, неоднократно пытались использовать, по образному замечанию акад. А. А. Борисяка, «как служанку геологии», против чего активно выступал сам А. А. Борисяк и академики Ю. А. Орлов, В. В. Мазнер, М. С. Гиляров, Л. П. Татаринов.

В этой связи, естественно, невозможно не обращать внимания на общее состояние морфологии и ее несоответствие с общим уровнем развития биологии. Морфологические исследования в целом и их методы, безусловно, нуждаются в постоянном совершенствовании и развитии и сближении теории с практикой. Прогресс морфологии достигается, прежде всего, правильным методологическим обоснованием и постановкой проблематики исследований в сочетании с внедрением в них новой техники и

оборудования и разработки новых методик морфологических исследований, а также комплексацией морфологических методов с методами других (особенно новейших) областей знания. При этом в равной мере важным являются как изучение макроструктур, связанных обычно с классической морфологией, так и микроструктур, исследование которых уходит корнями в цитологию, биохимию и молекулярную биологию.

В отношении морфологии как любой самостоятельной области знания вопрос состоит не только в том, насколько современно существующее состояние этой области знания, но и каковы ее задачи в настоящее время и перспективы развития в будущем, поскольку именно задачи и соответствующие им проблемы определяют главное содержание науки на каждом конкретном этапе ее развития.

Современную морфологию в целом, в связи с наиболее важной и общей задачей, которая стоит перед нею — изучение морфологических особенностей и морфологических закономерностей эволюционного процесса, можно с полным правом назвать эволюционной [Воробьева, 1979; Соколов, Воробьева, 1979]. Эволюционная теория пронизывает современную морфологию и в значительной мере объединяет различные направления ее развития в единой цели познания и управления морфологическими закономерностями эволюции.

Определение «эволюционная» прежде всего означает, что в основе методологии морфологических исследований должны находиться эволюционные принципы построения и способы познания, которые распространяются на объект, методы, задачи, проблемы и последовательность путей подхода к ним. Главными моментами являются эволюционная постановка проблем и соответствующих им выбор предмета исследований, построение эволюционной теории и проверка истинности полученных результатов.

Конкретное направление эволюционно-морфологических исследований определяется разрабатываемыми проблемами и конкретно поставленными задачами, причем зависит от того, с каких сторон анализируется преимущественно органическая форма (структура и форма). Если в основном под углом зрения выяснения адаптивной значимости строения можно говорить об экологическом направлении эволюционной морфологии. Если под углом зрения выяснения гомологий и родства — филогенетическом. Если под углом зрения функциональной значимости структур и их биологической роли — функциональном. Описательная морфология в плане разработки эволюционной проблематики должна рассматриваться как необходимая ступень накопления фактических данных. Эволюционная направленность описаний будет определяться исключительно правильностью выбора сравниваемых животных и их структур, отражающих эволюционные тенденции становления и развития таксонов.

Четкие границы между отдельными направлениями эволюционной морфологии при общей постановке эволюционной про-

блематики в значительной мере условны, перекрываются между собой и все больше стираются по мере развития науки. Например, выяснение адаптивной сущности структуры в процессе эволюции невозможно без расшифровки ее функциональной значимости, т. е. без морфофункционального анализа. Вместе с тем соотношения формы, функции и адаптивности структуры меняются на протяжении эволюции группы. Широкое распространение явлений параллелизмов, конвергенций, преадаптаций и фетализации — наглядные тому доказательства. Отсюда необходимость привлечения данных о филогенезе и исторических преобразованиях органической формы (т. е. данных по индивидуальным и историческим морфогенезам), что тесным образом переплетается, с одной стороны, с изучением процессов дифференциации и интеграции структур и функций в развитии организмов, а с другой — с изучением процессов адаптиогенезов, т. е. результатов взаимодействия организмов с окружающей их средой.

В связи с общей задачей экологизации зоологии и явной нехваткой здесь морфологических данных особенно актуальным становится разработка экологического направления эволюционной морфологии. Такое направление с позиций эволюционного подхода акцентирует внимание на изучении эколого-морфологических закономерностей эволюционного процесса, включая как онто-, так и филогенетические преобразования в связи с функционированием структур в определенных условиях обитания. Эти преобразования анализируются через призму целостности организма, без принятого вычленения структур из системы организм — среда. Подобный подход означает отказ от представлений, что эволюция идет путем суммирования изменений в отдельных признаках, поскольку «эволюируют не отдельные признаки, а целые организмы» [Шмальгаузен, 1938, с. 3]. В этой связи уместно также напомнить, что «любая морфологическая проблема имеет и свою физиологическую сторону» (с. 4), отражающую в эколого-эволюционном аспекте изменение функциональных связей организма со средой. Отсюда необходимость тесных контактов эколого-морфологических, морфофункциональных и эколого-физиологических исследований в разработке эволюционной проблематики в целом.

В свете решений актуальных задач, поставленных нашей партией и правительством в отношении рационального использования, воспроизводства и охраны животного мира в условиях хозяйственной деятельности человека, особое значение приобретают исследования адаптивных возможностей структур позвоночных. В этой связи актуально широкое привлечение морфофункционального и эколого-морфологического анализа филогенетически очерченных групп животных, с учетом комплексации данных морфологии, экологии, физиологии и эволюционной палеонтологии. Функция должна оцениваться как с точки зрения ее биологической роли (преимущественно работы экологов, палеонтологов и морфологов), так и с точки зрения непосредственного анализа функционирования структур (область работ экологов-

физиологов, экологов и экспериментальных эмбриологов). Перспективна разработка таких вопросов, как структурные и связанные с ними функциональные преобразования от исходных к продвинутым формам в близких и далеких филетических линиях; возникновение морфологических приспособлений в связи с переходом позвоночных к новой среде и условиям обитания (выход на сушу, полет, изменение климатических условий); исследование изменений морфофункциональных параметров организмов под воздействием антропогенных факторов.

При этом интерпретация филогенеза как адаптивного процесса требует всестороннего знания морфобиологической специфики таксонов, т. е. знания всего комплекса жизненно важных морфофункциональных и эколого-морфологических особенностей, приобретенных организмами в процессе эволюции. Выявление морфобиологической специфичности таксонов и этапности ее формирования в эволюции требует интенсификации функционального и экспериментального методов морфологических исследований и усиления сравнительно-обобщающего подхода в описательных работах, которые должны все больше приобретать экологическую направленность. Методологически в основе таких исследований должен лежать исторический подход к структурам и их функциям, и принцип детерминизма, который выдвигает на первый план вопросы каузальности формообразовательных процессов и вскрытие действия их механизмов. Историчность подхода к структурам предполагает, в частности, более широкое включение в морфологические исследования современных животных данных об их ископаемых предках, т. е. соединение неонтологических и палеонтологических сведений. С позиции эволюционной морфологии последнее важно не столько для уточнения филогенетических связей тех или иных групп, сколько для оценки масштаба структурных преобразований, их этапности, направлений, выделения ведущих моментов структурной перестройки и выяснения тем самым общих морфологических закономерностей эволюционного процесса.

В целом экологическое направление эволюционной морфологии с включением сюда сравнительно-анатомических, сравнительно-эмбриологических, палеонтологических и экспериментальных исследований, должно отражать как адаптивность филогенеза животных, так и приспособительный характер онтогенеза. Такое направление, помимо задачи общего подъема зоологии и экологии и выходов в практику, создает новую теоретическую основу для изучения эволюционно-морфологических закономерностей. Следует заметить, что будущая перспектива комплексации морфологии с экологией, генетикой, механикой развития и другими биологическими науками в разработке эволюционной теории рассматривалась А. Н. Северцовым как качественно новый этап развития эволюционной теории.

Развитие эволюционно-экологических исследований в морфологии предполагает тщательный выбор объектов исследования с

учетом различных тенденций преобразования структур в разных таксонах и охватом определенного временного диапазона таких преобразований. В частности, переход ископаемых видов к рецентным, от примитивных видов к продвинутым, от типичных к узкоспециализированным к необычным для данного таксона условиям среды, от видов, живущих в нормальных условиях, к видам, подвергающимся воздействию оптимальных и экстремальных факторов, в том числе антропогенных. Для этой цели необходимо расширение в определенной последовательности круга исследуемых представителей отдельных систематических групп, включая в него примитивные, «типичные» и специализированные формы, что позволит правильнее оценить адаптивную и эволюционную направленность структурных изменений. С позиций эволюционной морфологии выбор объектов (и структур) перспективен только с проекцией на филогению (например, при исследовании разных морфологических типов питания рептилий сопоставление филетически близких и далеких форм, имеющих разные механизмы переработки пищи в ротовой полости и соответственно разную специализацию зубной системы).

В соответствии с практическими задачами охраны и реконструкции животного мира внимание должно, в первую очередь, обращаться на изучение важных в промысловом и хозяйственном отношении видов, редких видов, а также форм, представляющих особый интерес для решения вопросов эволюционной теории. При этом акцент должен делаться на результативность исследований в плане их использования в теории и практике.

Обобщение результатов эколого-морфологических исследований позвоночных животных по разным системам органов, помимо создания качественно нового уровня развития эволюционной теории, обеспечит возможность широкого использования морфологических данных в экологии, систематике, филогенетике, фаунистике, в практике народного хозяйства. В частности, комплексные исследования структур железисто-волосяного покрова у млекопитающих, проводимые под руководством акад. В. Е. Соколова, служат основой для выводов об особенностях хемокоммуникаций разных групп диких и домашних животных и могут использоваться в практике животноводства и звероводства.

В перспективе разработки экологического направления эволюционной морфологии стоит общая цель раскрытия адаптивной сущности филогенезов и выявления закономерностей исторического становления целостной органической формы в процессе выработки различных приспособлений к условиям внешней среды. Помимо эволюционного аспекта такой подход должен удовлетворять экологов и зоологов-систематиков, выявляя морфобиологическую специфичность групп внутри таксонов (например, в семействах млекопитающих). При этом надо иметь в виду, что, поскольку морфология в классическом понимании имеет дело с отрядами и классами, а экология — с популяциями и видами, то экологизация морфологии в эволюционном аспекте не только

ванием различных сторон взаимозависимостей частей организма, обеспечивающих различные проявления его жизнедеятельности, реакций и поведения. Методологически в авангарде, однако, должна выступать эволюционная морфология, которая ставит своей главной целью выяснение становления и преобразования формы и структуры и коррелятивных связей в процессе онтогенеза и исторического развития и изучение формообразовательных процессов. Учитывая необходимость разностороннего подхода к строению (в качестве одного из условий изучения целостного организма), эволюционная морфология методологически должна, таким образом, восприниматься как объединение всех эволюционных разделов морфологических дисциплин и направлений исследований. Цель такого широкого подхода — отражение с разных сторон процесса формообразования на всех последовательных уровнях и стадиях развития организмов (в ходе онто- и филогенеза и на разных ступенях структурной организации и ее связи со средой), выяснение закономерностей, причин, условий и механизмов этого процесса. Такой комплексный подход к статике и динамике формы и строения животных организмов открывают новые перспективы для эволюционной морфологии как синтетической науки [Воробьева, 1979; Соколов, Воробьева, 1979].

Проблема целостности как кардинальная проблема эволюционной морфологии вполне соответствует задаче общей экологизации зоологии. При этом особый акцент делается на изучении становления и прогрессивной перестройки системы корреляций в индивидуальном и историческом развитии организмов в соответствии с требованиями окружающей их среды обитания через посредство действия естественного отбора.

Таким образом, объединение морфологических направлений — филогенетического, экологического, функционального, описательного в разработке общей программы эволюционно-морфологического плана и одновременно тесная связь эволюционной морфологии в этом широком ее понимании с другими биологическими дисциплинами, такими как палеонтология, физиология, фенотипика, экология, эмбриология (включая механику развития) и другими, вызваны первостепенной необходимостью усиления общей эволюционной направленности морфологических исследований с соответствующим усилением в них исторического, функционального, экологического подходов, без которых становится невозможным дальнейшая разработка кардинальных морфологических проблем, удовлетворяющая современным задачам и уровню развития биологии, в том числе созданию теории управляемой эволюции.

Для осуществления намеченной широкой программы эволюционно-морфологических исследований необходимо налаживание контактов между морфологами страны как в центре, так и на периферии, а также укрепление международных связей морфологов.

Требуется обратить внимание на рост и подготовку высококвалифицированных кадров морфологов, овладевающих смежными областями знания, издание руководств, учебников, учебных пособий, публикацию новых обобщающих монографий, трудов по методологии и теории эволюционной морфологии, переиздание работ классиков этой теории, популяризацию морфологических исследований. К числу фундаментальных морфологических работ, в том числе комплексирующих с другими разделами зоологии, относятся конкретно планируемые на ближайшие годы издания «Основы зоологии», «Виды фауны СССР», «Позвоночные животные МНР», переиздание трудов акад. И. И. Шмальгаузена.

Особое внимание требуется обратить также на дальнейшее развитие теории эволюционной морфологии, т. е. на теоретические разделы морфологии, укрепление ее методологии и совершенствование общего понятийного аппарата, которые должны базироваться на осмысливании конкретных фактических материалов, установлении морфологических закономерностей эволюции, оценки и выяснении их причинности. В этой связи перспективна разработка основ системного подхода в эволюционно-морфологической проблематике.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бляхер Л. Я.* Проблемы морфологии животных. М.: Наука, 1976. 358 с.
- Бор Н.* Атомная физика и человеческое познание. М.: Изд-во Ипостр. лит., 1961. 149 с.
- Воробьева Э. И.* Состояние и перспективы морфологии позвоночных.— В материалах пленума научного Совета по проблеме биол. основы освоения, реконструкции и охраны животного мира. Тбилиси: Мецпиреба, 1979, с. 77—89.
- Воробьева Э. И., Лебедкина Н. С.* К развитию морфологии позвоночных в СССР.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 11—26.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 826 с.
- Соколов В. Е., Воробьева Э. И.* Задачи эволюционной морфологии позвоночных.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 6—11.
- Суданов В. Б., Гамборян П. П.* Состояние и задачи морфологии позвоночных и роль эволюционного, экологического и функционального подходов в их решении.— Там же, 1979, с. 27—33.
- Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938.

## МОРФОЛОГИЯ, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНЕТИКА

Л. П. ТАТАРИНОВ

Палеонтологический институт АН СССР, Москва

По определению Э. Геккеля [Haeckel, 1866] филогенетикой следует называть науку о путях, закономерностях и причинах исторического развития организмов. Это определение принимается и современными исследователями [Парамонов, 1967]. Нетрудно видеть, что при таком определении филогенетика составляет основное содержание эволюционной биологии, совпадая, по существу, с эволюционным учением. На практике, однако, филогенетика занимается лишь восстановлением родственных связей между организмами и построением родословных деревьев. Работа филогенетика носит эмпирический характер, основываясь на анализе признаков сходства и различия между сопоставляемыми организмами [Татаринов, 1976]. Принципы филогенетики представляют собой обобщения, облегчающие оценку этих сходств и различий в терминах родственных связей [Zimmermann, 1967; von Jong, 1980]. Только при таком ограничении содержания можно говорить о самостоятельности филогенетики, как особой биологической дисциплины.

Филогенетические исследования получили исключительно широкий размах в первые же десятилетия после выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина. Исторически они были подготовлены успехами систематической зоологии и ботаники, построившими «естественную» систему организмов, в которой иерархия таксонов сочетается с известной взаимосвязанностью или даже взаимопереходимостью их. Торжество эволюционной идеи лишь раскрыло перспективу восстановления родственных связей между таксонами уже существующей системы организмов. Совершенно исключительное место в филогенетических исследованиях этого периода заняли труды Э. Геккеля, поставившего задачу раскрытия филогенетической истории всего органического мира. Уже в «Общей морфологии» он представил родословные деревья всех трех принимавшихся им царств природы — протистов, растений и животных [Haeckel, 1866].

При всем совершенстве построенных Э. Геккелем родословных деревьев их значение трудно переоценить. Это было, пожалуй, первое в истории науки родословное древо органического мира, в котором четко проводились три принципа — монофилии, дивергенции и прогрессирующего приспособления. Эти три принципа обычно берутся за основу при построении родословных деревьев и в наше время. До Геккеля, вместо филогенетических схем, широким распространением пользовалась идея «лестницы существ» Ш. Бонна и др., и только у Ж. Ламарка на его генеалогических схемах идея градации сочеталась с еще очень несовершенными

представлениями о дивергентном развитии. Предшественницей родословного древа Геккеля была схема дивергентной эволюции, приведенная в «Происхождении видов», но у Ч. Дарвина эта схема имела подчеркнуто абстрактный характер, и ни одна конкретная группа организмов, как известно, в нее не была помещена.

В своих построениях Э. Геккель пользовался преимущественно данными морфологии (особенно, сравнительной анатомии и эмбриологии), однако стремление раскрыть приспособительное значение основных этапов филогенеза позволяет считать его одним из создателей морфобиологической или морфоэкологической филогенетики в том смысле, какой придавался этим терминам К. А. Юдиным [1970, 1974]. Особенно отчетливо это проявляется в «Систематической филогении» [Haeckel, 1894—1896], такие концепции Геккеля, как теория гастреи и теория происхождения целомат, с полным правом могут называться морфобиологическими: Отметим здесь, что выделяемые К. А. Юдиным уровни развития филогенетической систематики (и филогенетики) — диагностический, морфологический и морфобиологический (морфоэкологический) — не сменяли друг друга во времени, а развивались по сути дела параллельно. Сейчас мы переживаем период расцвета не только морфобиологической, но и диагностической филогенетики (последняя связана с широким распространением идей фенетической таксономии).

В меньшей мере можно считать Э. Геккеля новатором за его последовательный монофилизм. Надо сказать, что существование естественной системы с ее иерархией таксонов само по себе предрасполагало к принятию монофилетических концепций, и в этом отношении Геккель отнюдь не был оригинальным. Однако Геккель связал представления о монофилии таксонов со своей монистической философией, стремящейся во всем видеть проявление одних и тех же универсальных законов развития. Тем не менее, будучи весьма строгим монофилетиком на практике, в теории Э. Геккель допускал возможность полифилетического происхождения таксонов, а также их развития двумя или несколькими параллельными ветвями от генетически единого предкового таксона. Геккель указывал даже, что происхождение группы путем параллелизма заполняет весь спектр переходов между строгой монофилией и полифилией [Haeckel, 1916].

Филогенетика использует при своих построениях данные всех разделов биологии, но морфология, как неонтологическая, так и палеонтологическая, занимает среди них совершенно особое место. В зоологии практически все обобщения, касающиеся родственных связей между типами и главными классами животных, основаны на данных морфологии — сравнительной анатомии и в отношении типов эмбриологии. Данные из области биохимии, физиологии, экологии и т. д. привлекаются чаще лишь для подтверждения морфологических обобщений или же для аргументации выбора одной из нескольких предлагаемых морфологами альтернативных гипотез; так, распределение фосфокреатина и фосфоар-

гиния используется для подтверждения гипотезы о происхождении полухордовых от иглокожих. В тех случаях, когда биохимические данные не согласуются с морфологическими, предпочтение обычно отдается последним: так, у оболочников, в отличие от остальных хордовых, кишечнодышащих и иглокожих, отсутствует креатинантифосфат, однако это не используется в качестве аргумента в пользу их особого филогенетического положения [см. Флоркен, 1947].

Такой примат морфологии обязан, как нам кажется, двум основным обстоятельствам. Во-первых, морфологическими признаками, по крайней мере, в настоящее время удается дать наиболее полную характеристику всех организмов, стоящих в системе выше прокариот, особенно в тех случаях, когда речь идет о характеристике таксонов высокого ранга. Во-вторых, комплексы морфологических признаков не только высоко специфичны, но и практически необратимы, тогда как биохимические признаки — весьма сходные или даже идентичные метаболиты (ферменты, пигменты, гемоглобины) возникают подчас в весьма различных группах животных [Alston, Turner, 1963]. У оболочников, например, как и у растений, возникает целлюлозная оболочка, покрывающая, однако, не отдельные клетки, а все тело [Флоркен, 1947]. Витамины  $A_1$  и  $A_2$  неоднократно возникали в эволюции как беспозвоночных, так и позвоночных Уолд, 1962. Исследователи уже давно пришли к выводу о глубоком биохимическом единстве многих фундаментальных жизненных процессов, и общность биохимической программы развития, основанной на молекулах ДНК и РНК, является здесь лишь наиболее ярким примером.

Иногда полагают, что особое значение морфологии для филогенетики связано с большей зрелостью этой науки по сравнению с физиологией и биохимией. Соответственно, морфология должна использовать более совершенную методологию при филогенетических исследованиях. Морфология действительно обладает весьма разработанным понятийным аппаратом, однако я не думаю, чтобы это существенно способствовало успехам филогенетической морфологии. Методология филогенетической морфологии очень проста. В основе филогенетического анализа лежит, по сути дела, единственный принцип дивергентного развития [Татаринов, 1976б]. В соответствии с этим принципом принимается идея неповторимости признаков, разделяемых на примитивные и прогрессивные (продвинутые). При этом предполагается, что все примитивные признаки унаследованы от более или менее отдаленного общего предка, общие прогрессивные (синапоморфные) — унаследованы от ближайшего общего предка, различия же в выражении признаков объясняются дивергентным развитием. Не только конвергенциям, но и параллелизмам придается, как правило, лишь второстепенное значение. Глубина морфологической методологии проявляется, скорее, при установлении гомологий, чем при филогенетических обобщениях. В общем и целом, методология филогенетической морфологии не отличается от методологии филоге-

петической физиологии, биохимии и др. наук, бóльшая зрелость морфологии сказывается, однако, в том, что морфологи избегают односторонней переоценки значения отдельных признаков в большей мере, чем это делают, например, биохимики или физиологи. В силу большего опыта, морфологи достаточно гибко относятся к охарактеризованным выше принципам филогенетики, отказываясь от них в тех случаях, когда достигнутые выводы вступают в противоречие с общей совокупностью фактов.

В двух областях филогенетики морфология, однако, определено отступает на задний план. Мы имеем в виду, во-первых, исследования, направленные на выявление родственных связей между таксонами низшего ранга — подвидами и, отчасти, видами, а во-вторых — филогенетические исследования по вирусам, бактериям и, до известной степени, по некоторым другим группам наиболее просто устроенных организмов из числа прокариот, грибов и низших грибов. Во всех этих случаях морфологический анализ затруднен относительно слабой выраженностью морфологических отличий.

В исследованиях по таксонам низшего ранга на первый план выходят генотипические (особенно, устанавливаемые при электрофоретическом исследовании изоферментов), кариотипические, а отчасти также этологические и другие признаки. У вирусов и бактерий адаптация идет чаще всего на основе биохимических признаков, во многих случаях имеющих прямую генотипическую основу. Естественно, что при выявлении родственных связей биохимические и генотипические признаки имеют для этих организмов большее значение, чем морфологические. Известные исключения составляют здесь формы со специализированной морфологией, такие, как железобактерии, например.

В палеонтологической филогенетике морфология занимает еще большее место, чем в неонтологической, так как неморфологические данные (минеральный состав скелета, следы жизнедеятельности и др.) используются палеонтологами для филогенетических построений лишь в редких случаях. Своеобразие палеонтологическому вкладу в филогенетику придает использование разновременного материала, происходящего из разных геологических эпох.

Относительно значения палеонтологии для филогенетики мнения исследователей резко расходятся. Геккель, исходящий из принципиальной равноценности для филогенетики сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии, подчеркивал все же, что только палеонтология дает прямые свидетельства относительно хода филогенеза. В зарубежной литературе, особенно в английской и американской, часто можно встретить утверждения, по которым вообще все филогенетические обобщения, не основанные на палеонтологическом материале, спекулятивны и недостаточно достоверны [например, Gregory, 1951]. В то же время А. Н. Северцов [1939, с. 104] относился к возможностям палеонтологии с большим скепсисом и утверждал, что в палеонтологии «мы имеем дело не с непосредственным наблюдением эволюционного про-

цесса, а лишь с теоретическими и гипотетическими выводами», основанными на исследовании очень неполного и только скелетного материала. С еще большим скепсисом с ним солидаризуются и некоторые современные зоологи, даже работающие на палеонтологическом материале [Hecht, Edwards, 1977]. С еще большим скепсисом к палеонтологической (и, по-видимому, вообще, к морфологической) филогенетике относятся такие специалисты по молекулярной биологии, как Сарич [1977], заявивший, что «пока вся картина (филогенеза человека) опиралась лишь на изучение окаменелостей, ее можно было оспаривать, просто по-ипшму истолковывая анатомические данные,— и такие споры продолжают уже почти столетие... Биохимик знает, что у его молекул были предки, тогда как палеонтолог может только надеяться, что у его окаменелостей имелись потомки». Число подобных и противоречащих друг другу высказываний без труда можно увеличить их простым сопоставлением, очевидно, ни к каким выводам прийти невозможно. Однако исследовательская практика показывает, что круг вопросов филогенетики, решаемых на палеонтологическом материале, непрерывно расширяется. Легче всего это можно проиллюстрировать на материале позвоночных. Так, все современные представления о происхождении и ранней эволюции человека основываются в значительной степени на палеонтологических данных [Бунак, 1980]. Без находок австралопитеков и древних людей филогенетическая проблематика здесь сосредоточивалась, вероятно, на вопросе о том, какая из человекообразных обезьян — шимпанзе, горилла или орангутанг — стоит ближе к человеку. Вся картина филогенеза млекопитающих теперь вообще строится на палеонтологическом материале, особенно тогда, когда речь идет о соотношениях между главными группами млекопитающих и историческом развитии их отрядов.

Останьслось, наконец, на коррективах, которые палеонтология внесла в представления о филогенезе пизших позвоночных. Напомню, что наиболее разработанную «неонтологическую» схему эволюции рыб и круглоротых, основывающуюся на многолетних исследованиях анатомии и эмбриологии этих животных, дал, по-видимому, А. Н. Северцов [1939]. Им обосновано резкое разделение позвоночных на два основных ствола — эктобранхиат и энтобранхиат (круглоротых). Акуловых рыб А. Н. Северцов считал относительно мало измененными потомками ранних эктобранхиат, а в осетровых видел промежуточную группу между акуловыми и настоящими костными рыбами. Многопера А. Н. Северцов относил к кистеперым, ближайшими родичами которых он считал и двоякодышащих рыб. Наконец, предков наземных позвоночных А. Н. Северцов видел не в кистеперых, а в гипотетических общих предках кистеперых и двоякодышащих. Исключая дискуссионного вопроса о соотношении энтобранхиат (бесчелюстных) и эктобранхиат, все эти положения были отвергнуты палеонтологией. Все эти достижения палеонтологии весьма впечатляющи, и мы можем с полным основанием присоединиться к высказыванию

И. И. Шмальгаузена [1937, с. 52], указавшего, что «...после опубликования в середине 20-х годов замечательных исследований Стеньше к палеонтологии сразу перешла руководящая роль в филогенетических исследованиях над низшими позвоночными, как это уже раньше произошло в области филогении высших позвоночных». Ведущее место заняла палеонтология и в исследованиях по филогении ряда типов беспозвоночных, обладающих скелетом, в частности моллюсков, брахиопод и иглокожих. Вместе с тем существуют вопросы, в разрешение которых вклад палеонтологии весьма несуществен. Прежде всего, это относится к проблеме родственных связей между основными типами беспозвоночных — эта проблема решается главным образом на эмбриологическом материале. Мало что дала палеонтология и в отношении филогении прокариот, исключая разве что данные о времени появления их главных групп. Наконец, естественно, что вопросы филогении групп, слабо или совсем не представленных в геологической летописи, решаются на неоптологическом материале.

То обстоятельство, что палеонтологини удается подчас вносить весьма существенные коррективы в филогенетические обобщения, полученные при изучении современных организмов, имеет свои причины. Филогенетику, исследующему современные организмы, приходится иметь дело с трудной и до конца не разрешимой задачей — восстановления хода всего эволюционного процесса по его конечным стадиям. Успехов в этом направлении удается добиваться благодаря явлению зародышевого сходства, рекапитуляциям и, особенно, потому, что, различные ныне существующие таксоны по многим существенным чертам своей организации как бы застыли на последовательных этапах филогенеза, давая тем самым известное представление о его ходе. Причины этого явления недостаточно ясны, но если бы все организмы менялись в ходе эволюции с одинаковой скоростью и в одинаковом масштабе, то восстанавливать бы родственные связи между ныне существующими организмами без учета палеонтологического материала было бы намного труднее. В таком случае, например, современные рептилии, птицы и млекопитающие отличались бы от первичных наземных позвоночных почти в одинаковой степени и ничего определенного о родстве этих групп друг с другом сказать было бы нельзя.

Ход филогенеза восстанавливается косвенными методами. При этом, заключения о степени родства делаются, как правило, на основании степени фенотипического сходства между организмами [Hennig, 1966] или на основе предположений о последовательности ответвления исследуемых таксонов от сопоставляемых. В своих обобщениях филогенетика исходит из предположения об уникальности, неповторимости и необратимости эволюционных приобретений. В первом приближении все это верно, но широкое распространение параллелизмов, раскрываемое палеонтологией, значительно понижает эффективность применения этих предположений при восстановлении хода филогенеза отдельных таксо-

нов. Особенно возрастают эти трудности при обсуждении путей перехода от одного таксона к другому [Татаринов, 1972, 1976а].

Представленность в палеонтологическом материале остатков организмов различного геологического возраста открывает совершенно новые перспективы в филогенетических исследованиях. Первые годы после выхода в свет «Происхождение видов» внимательнее палеонтологов концентрировалось на задачах частной филогенетики — были описаны многочисленные ряды форм из последовательных горизонтов для различных групп организмов (аммониты, брюхоногие и др.). Эти ряды продемонстрировали постепенность эволюционных преобразований, а во многих случаях также их отчетливую связь с изменениями физико-географических условий. Уже тогда было обнаружено широкое распространение параллелизмов в таких рядах форм. Подобные ряды форм получили в последующем наименование «конкретные филогенезы», в отличие от филогенезов, восстанавливаемых по неонтологическим данным, реконструкция которых носит в известной мере гипотетический характер [Борисяк, 1947].

Успехи этих исследований создали впечатление, что главная заслуга филогенетической палеонтологии заключается в построении конкретных филогенезов. Поэтому критики филогенетических достижений палеонтологии часто подчеркивают трудную доказуемость (или невозможность доказательства) полного соответствия палеонтологических рядов форм генетическим и утверждают, что палеонтологические «конкретные филогенезы» гипотетичны в той же мере, как филогенезы, реконструированные на основе изучения рецентных организмов [Северцов, 1939; Necht, Edwards, 1977]. Однако даже прерывистый ряд форм, близкий, но не идентичный генетическому, позволяет определить последовательность формирования новых признаков в филогенезе группы. Палеонтологический материал позволяет намного точнее, чем неонтологический, определить уровни, с которых началась дивергентная эволюция предковых групп. Особенно плодотворным исследование палеонтологического материала бывает в тех случаях, когда отдельные этапы эволюции той или иной группы представлены большим числом форм, дающих возможность проследить ход филогенеза в боковых ответвлениях таксона и сопоставить его с ходом филогенеза в главной ветви. При этом удается выявить действительное распространение параллелизмов, крайне затрудняющих установление родственных связей на рецентном материале.

Основные достижения палеонтологии в области филогенетики связаны именно с охарактеризованными возможностями, а не с изучением «конкретных филогенезов». Вклад палеонтологии в филогенетику непрерывно возрастает, и к середине XX в. к палеонтологии перешла ведущая роль в филогенетических исследованиях не только по позвоночным, но и по большинству других групп скелетных организмов. Мне не хотелось бы быть понятым так, будто я склонен отрицать научную ценность или достоверность филогенетических исследований на рецентном материале.

Но необходимо подчеркнуть, что неонтологические исследования дают, хотя и верную в основных чертах, но весьма обобщенную и недостаточно конкретизированную картину филогенеза, из которой трудно извлечь достаточно точные указания на строение предковых организмов. Так, и без палеонтологического материала мы пришли бы к верному выводу о происхождении наземных позвоночных от рыб, но видели предков амфибий, скорее всего, в двоякодышащих рыбах, не подозревая, например, о том, что у ближайших предков тетрапод эндокраний был разделен на два блока. В качестве наиболее архаичных амфибий, близких к общим предкам наземных позвоночных, мы, по-видимому, рассматривали бы современных хвостатых, являющихся в действительности весьма обособленной боковой ветвью амфибий. Вряд ли возможно на неонтологическом материале прийти к заключению о массовом окостенении эндокrania у примитивных амфибий. Неонтологи пришли к правильному выводу о происхождении птиц и млекопитающих от рептилий, хотя в отношении млекопитающих на основании сравнительно-анатомических данных многими исследователями допускалась возможность их прямого происхождения от амфибий [Huxley, 1871], однако прообраз наиболее архаичных рептилий они видели в современной гаттерии. Методы реконструкции гипотетического предка, которыми пользуются неонтологи, очень несовершенны и в существенном заключаются в вынесении за скобку признаков специализации и суммировании примитивных признаков, которыми и наделяется гипотетический предок. Филогенез в неонтологических реконструкциях обычно представляется процессом гармоничного преобразования типа. Явления мозаичной эволюции неонтологами обычно недооцениваются, хотя почти подсознательно принятие этого принципа выражается в широко распространенном убеждении о необходимости использовать для филогенетических реконструкций данные по различным системам органов, при этом признается, что разные системы органов могут дать совершенно несходные результаты. Неонтологи склонны сильно завышать уровень, с которого начинается дивергентная эволюция предкового таксона, поскольку имп обычно недооценивается возможность параллельного приобретения ряда признаков, диагностичных для исследуемого таксона, и различная древность черт организации реконструированного гипотетического предка [Татаринов, 1970, 19766]. Естественно, поэтому, что во всех случаях, когда это возможно, мы должны корректировать филогенетические обобщения неонтологов палеонтологическим материалом. Необходимость этого в полной мере понимал И. И. Шмальгаузен [1964, с. 3], специально оговоривший в предисловии к книге «Происхождение наземных позвоночных», что он не стал включать в нее «...все те вопросы, которые не могут быть разрешены путем сопоставления с ископаемым материалом».

Своему растущему значению для филогенетики палеонтология обязана не совершенству методов исследования материала

(в этом отношении она заметно отстает от неонтологии), и не тщательности работ, а лишь материалу — возможности изучения древних организмов, наиболее важных для решения вопросов филогенетики. Под призмой палеонтологического анализа филогенетические связи, представлявшиеся простыми и линейными, подчас превращаются в пучок слабо дивергирующих ветвей, уходящих глубоко в пределы предкового таксона.

Вместе с тем в интерпретации морфологического значения ископаемых остатков палеонтология во все большей степени зависит от глубины знаний по современным организмам, если же ископаемые организмы не имеют аналогий среди современных, то интерпретация их строения остается во многом гипотетичной. Достаточно привести здесь в качестве примера архецнат и некоторых сближаемых с ними форм (афросальпингоиды и др.), в отношении которых высказываются иногда мнения об их водорослевой природе. Работу палеонтолога сильно затрудняет также неполнота остатков и то обстоятельство, что древние организмы, даже относящиеся к различным, но близким, филогенетическим ветвям, иной раз оказываются очень схожими друг с другом (так обстоит дело, например, с различными группами рептилеморфных амфибий и с котилозаврами). В результате внимание исследователей сосредоточивается на явлениях ранней специализации предковых форм, причем параллелизм в этих явлениях подчас придает преувеличенное филогенетическое значение. Понимание биологического смысла эволюционных преобразований также зависит от накопления знаний по современным организмам. И в решении конкретных филогенетических вопросов на передний план могут выходить неонтологические исследования — даже по группам, хорошо представленным в палеонтологической летописи. Именно совместная работа палеонтологов и неонтологов является наиболее перспективным путем в филогенетических исследованиях.

Широко распространенное убеждение, по которому основные проблемы филогении позвоночных к настоящему времени решены в общих чертах (или могут быть решены лишь при использовании новых методов исследования, заимствованных из молекулярной биологии), справедливо лишь отчасти. Постоянно накапливающийся палеонтологический материал выдвигает все новые проблемы. Так, становится все более очевидным, что современные круглоротые и хрящевые рыбы произошли от предков, обладавших костной тканью, по крайней мере, в экзоскелете, и что эти позвоночные, таким образом, вторично утратили кость [Jarvik, 1960; Воробьева, 1975]. Только в самое последнее время и неонтологами получены данные, намекающие на возможность вторичной утраты перихондральной костной ткани акуловыми рыбами [Kemp, Westrin, 1979], ранее же все предположения об этом основывались на палеонтологическом материале. Все больше накапливается данных, свидетельствующих о прямом родстве акул с панцирными стегоселяхиями, однако вопрос о

происхождении челюстноротых по-прежнему далек от разрешения, хотя и появились указания на возможность их связи с примитивными бесчелюстными типа телодонтов или гетерострак [Новицкая, 1979]. Неясным остается вопрос о родстве с остальными группами рыб химер и дипной; последние оказываются весьма резко обособленными от кистеперых рыб, но зато обладают некоторыми чертами сходства с химерами [Jarvik, 1964]. Неожиданно выяснилось, что акантодии, в которых многие видели предков костных рыб, морфологически очень близки к эласмобранхиям [Jarvik, 1977]. Неясно происхождение лучеперых и кистеперых, а также степень родства обеих этих групп костных рыб. Нерешенными остаются вопросы ранней дивергентной эволюции амфибий [Panchen, 1977] и, особенно, рептилий. Корни рептилий, как выяснилось, уходят в глубокую древность, из среднего карбона теперь уже известны не только котилозавры, но и примитивные зверообразные пресмыкающиеся [Carroll, 1969]. В то же время все более сложной оказывается картина взаимоотношений различных стволов котилозавров и сеймуриаморфов, развивавшихся во многом параллельно [Ивахненко, 1978]. Становится все более вероятным наличие тесного родства между «длиннорукими» хищными динозаврами и птицами [Ostrom, 1976], хотя в деталях в этом вопросе остается много неясного и, во всяком случае, отдельные характерные для птиц признаки обнаруживаются у представителей весьма разных ветвей хищных динозавров. Несколько яснее стала за последние десятилетия проблема происхождения млекопитающих, хотя соотношения различных их мезозойских групп друг с другом во многом остаются невыясненными [Lillegraven et al., 1979]. Размеры вклада, вносимого в филогенетику палеонтологией, ярко можно продемонстрировать на примере происхождения человека, которое теперь просто невозможно обсуждать, не базируясь на палеонтологическом материале. Вместе с тем вырисовывающаяся картина эволюции человека становится все более сложной, буквально, с каждой новой палеоантропологической находкой. Ход эволюции человека осложнялся дальними миграциями, возможной гибридизацией при вторичном контакте уже обособившихся форм и т. д. В филогенетике мы вообще еще не вышли из стадии исследований, на которой новые открытия ставят больше вопросов, чем дают ответов.

Филогенетические исследования, безусловно, интересные сами по себе и с необходимостью учитываемые при совершенствовании системы организмов, имеют непосредственное значение для эволюционной теории. Хотя основные факторы эволюции мы можем изучать почти исключительно лишь на рецентном материале, допускающем и экспериментальную проверку наблюдений, тем не менее, результат действия этих факторов на протяжении многих миллионов лет в чем-то оказывается неожиданным и непредсказуемым. Мы с трудом понимаем такие обычные закономерности филогенеза, как резко различные темпы преобразования строения

в разных группах организмов, исключительно широкое распространение филогенетических параллелизмов, поразительный консерватизм большинства морфологических типов, различный темп эволюции видов, входящих в одни и те же экосистемы. Закономерности филогенеза (макроэволюции) основываются на микроэволюционных, но не сводятся к ним.

Морфология, как неонтологическая, так и палеонтологическая, занимает первостепенное место в исследованиях не только по филогенезу отдельных групп организмов, но и при анализе общих закономерностей и филогенеза (макроэволюции). Морфологические данные лежат в основе классификации животных и растений, прогресс в ряде областей экологии также зависит от углубления морфологических знаний. В наше время наблюдается закономерное уменьшение удельного веса морфологии в цикле биологических дисциплин, однако эта наука по-прежнему остается наиболее фундаментальной основой культуры зоологических и ботанических знаний. Поэтому тревогу вызывает наметившаяся тенденция к абсолютному сокращению числа морфологов и понижению уровня и объема преподавания морфологии, в особенности сравнительной анатомии, в университетах страны. Сохранение этой тенденции может привести к тому, что морфология станет «узким местом» в развитии зоологии и ботаники, подобно тому как лет 40 назад таким узким местом становилась систематика. Нейрофизиолог У. Уолкер [1966] недавно сравнил головной мозг человека с «черным ящиком», подчеркнув, что мы еще очень мало знаем о том, как перерабатывается поступающая информация в головном мозгу. Мне кажется, что при современной несколько односторонней экологизации зоологии дальнейшее отставание развития морфологии может привести к тому, что «черным ящиком» для исследователя станет и сам организм животного.

## ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А.* Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947.
- Бунак В. В.* Род Ното, его возникновение и последующая эволюция. М.: Наука, 1980.
- Воробьева Э. А.* К вопросу о соотношении хряща и кости в филогенезе древнейших низших позвоночных.— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 3, с. 361—370.
- Ивахненко М. Ф.* Пермские и триасовые проколофоны Русской платформы.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1978, т. 164.
- Новицкая Л. И.* Морфология гетеростраков и проблема связей бесчелюстных и челюстноротых позвоночных. Автореф. докт. дис. М.: Палеонтол. ин-т АН СССР, 1979.
- Парамонов А. А.* Пути и закономерности эволюционного процесса (Основные принципы филогенетики).— В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. М.; Л.: Наука, 1967.
- Сарич В.* В кн.: Недостигающее звено. М.: Мир, 1977.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Татаринов Л. П.* Некоторые проблемы филогенетических исследований по

- низшим тетраподам.— В кн.: Материалы по эволюции позвоночных. М.: Наука, 1970.
- Татаринов Л. П.* Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных.— Палеонтол. журн., 1972, № 3, с. 121—134.
- Татаринов Л. П.* Переходные между классами позвоночных группы и закономерности их эволюции.— Журн. общ. биол., 1976а, т. 37, № 1, с. 30—40.
- Татаринов Л. П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976б.
- Уолд Дж.* Филогения и онтогенеза на молекулярном уровне.— В кн.: Эволюционная биохимия (Труды V Междунар. биохим. конгр.). Москва, 10—16 авг., 1961. Симп. VII. М.: Наука, 1962.
- Уолкер У.* Живой мозг. М.: Мир, 1972.
- Флокен М.* Биохимическая эволюция. М.: ИЛ, 1947.
- Шмальгаузен И. И.* Антон Дорн и его роль в развитии эволюционной морфологии.— Предисловие к кн.: *Дорн А.* «Принцип смены функций». М.: Биомедгиз, 1937.
- Шмальгаузен И. И.* Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964.
- Юдин К. А.* О принципах и уровнях систематики животных.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 9, с. 735—749.
- Юдин К. А.* О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 53, с. 5—29.
- Alston R. E., Turner B. L.* Biochemical systematics. New Jersey, 1963.
- Carroll R. L.* Problems of the origin of reptiles.— Biol. Revs., 1969, v. 44, p. 393—432.
- Gregory W. K.* Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man, vol. 1—2. N. Y., 1951.
- Haeckel E.* Systematische Phylogenie, Bd. 1—2. Berlin, 1894—1896.
- Haeckel E.* Fünfzig Jahre Stammgeschichte. Historischkritische Studien über die Resultaten der Phylogenie.— Jenaische Z. Naturwiss., 1916, Bd. 54, S. 1—68.
- Hecht M. K., Edwards J. L.* The methodology of phylogenetic inference.— In: *Hecht M. K., Joody P. C., Hecht B. M.* (Eds.) «Major patterns in vertebrate evolution», N. 9. London, 1977.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana, Univ. Illinois Press, 1966.
- Huxley T. H.* A manual of the anatomy of vertebrated animals. London, 1871.
- Jarvik E.* Théories de l'évolution des vertèbres reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertèbres inférieurs. Paris, Mason et Cei, 1960.
- Jarvik E.* Specializations in early vertebrates.— Ann. Soc. roy. zool. Belgique (1963—1964), 1964, t. 94, p. 11—95.
- Jarvik E.* The systematic position of acanthodian fishes.— In: Problems in vertebrate evolution.— Linnean Soc. Symp. Ser., 1977, No 4, London, p. 199—206.
- De Jong R.* Some tools for evolutionary and phylogenetic studies.— Z. zool. Syst und Evolutionsforsch., 1980, Bd. 18, N 1, S. 1—23.
- Kemp N. E., Westrin S. K.* Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks.— J. Morphol., 1979, v. 160, No 1, p. 75—101.
- Lillegraven J. A., Kielan-Jaworowska Z., Clemens W. A.* Mesozoic mammals. The first two-thirds of mammalian history. Berkeley: Univ. California, Press, 1979.
- Ostrom J.* Archaeopteryx and the origin of birds.— Biol. J. Linnean Soc. London, 1976, v. 8, No 2, p. 91—182.
- Panchen A. L.* The origin and early evolution of tetrapod vertebrae.— In: Problems in vertebrate evolution. Linnean Soc. Symp. Ser., 1977, No 4, London, p. 289—318.
- Zimmermann W.* Methoden der Evolutionswissenschaft (Phylogenetic).— In: *Heberer G.* Die Evolution der Organismen. Bd. I. Stuttgart, 1967, S. 542—611.

## ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ

К. Л. ПААВЕР

Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, Тарту

Первичным фактором, определяющим современное состояние морфологии, являются конкретные исследования на морфологическом материале и обобщение их результатов. Это, однако, не означает, что вопросы о сущности данной науки, ее месте в системе биологических наук, а также ее теоретических и методологических основах и перспективах их развития в будущем можно считать лишь второстепенными. От решения этих вопросов зависят направление и действенность усилий морфологов во всех областях их деятельности. Вряд ли можно оспаривать правильность часто высказываемого тезиса, согласно которому самопознание науки весьма актуально для ускорения ее развития [Ойзерман, 1972; Мересте, Райтвйёр, 1978; и др.].

Морфологией получено громадное число фактических данных и сделаны многочисленныe фундаментальные обобщения. Ее материалы, методы и выводы имеют важнейшее значение для решения разнообразных проблем в различных областях современной биологии и медицины (в эволюционной теории, систематике, филогенетике, экологии, палеонтологии, биологии развития, бионике и др.). С другой стороны, в последние десятилетия наблюдается ослабление интереса к морфологическим исследованиям, прежде всего описательной и сравнительной направленности, не имеющих прямого прикладного значения и непосредственно не связанных с физико-химической биологией и близкими к ней дисциплинами. Наблюдается замедление темпа развития этих направлений биологической морфологии и притока в них идей широкого общеприкладного значения. Это создает для сравнительной морфологии в целом репутацию не только как старой, но и устаревшей дисциплины, которая по мере развития биологии теряет самостоятельное значение [см., например, Weber, 1955].

Для объективного суждения о положении, возможностях и перспективах развития морфологии необходимо ориентироваться в познавательной ситуации, сложившейся в ней в целом. Важно, в частности, иметь достаточно конкретное представление о том, что такое морфология, в чем состоит ее фундаментальность, чем она должна заниматься, что войдет в нее и что нет, какова ее внутренняя структура и взаимоотношения с другими науками, чем характеризуется ее методология на современном этапе развития, каковы ее основные закономерности и теоретические концепции, что их объединяет и каким категориально-терминологическим аппаратом они могут быть выражены. Согласно нашему мнению, ответ на эти и другие общие вопросы, касающиеся тео-

ретических и методологических основ морфологической науки, должен дать ее общий теоретический раздел. Вопрос о теоретической морфологии — это в значительной степени вопрос о единстве, о целостности и самостоятельности морфологии как фундаментальной науки.

Перед морфологией стоит задача объединения различных представлений о колоссальном разнообразии структурных проявлений жизни и установления закономерностей их статик и динамики. В то же время современная морфология внутренне весьма дифференцирована, представляет собой широкий комплекс дисциплин, направлений и подходов. Возникает важнейший вопрос о соотношении этих направлений, а вместе с тем и о внутренней структуре морфологии.

В морфологической литературе довольно часты попытки определения сущности морфологии, установления ее задач и соотношения различных ее направлений. Эти, высказанные в общем стихийно, без глубокого анализа, мнения не всегда объективно отражают положение в морфологии и тенденции ее современного развития. Вопрос о целостности морфологической науки нельзя решать введением отдельных редакционных поправок в традиционные определения и имеющиеся формулировки ее задач. Единство и целостность морфологии, очевидно, могут быть достигнуты, прежде всего, путем интеграции ее составных наук через единые теоретические концепции. Ни один специальный раздел морфологии, изучающий конкретные структуры того или иного уровня, не может охватить общих закономерностей статик и динамики органической формы. Проблемы, которые они решают, и сформулированные в их рамках теоретические обобщения при всей их первостепенности, взятые в отдельности, не создают еще общей теории морфологии как системной науки. Ни функциональная, ни экологическая морфология, ни какое-либо другое направление в отдельности не может выполнять в этом смысле роль теоретической морфологии как общего раздела морфологического исследования.

К постановке вопроса о теоретической морфологии приводит таким образом сама объективная логика развития морфологической науки. Сегодня, в век быстро усиливающейся теоретизации естествознания, вряд ли можно отрицать правомерность такого подхода. Дискутировать следует о другом — о задачах, месте и значении теоретической морфологии, а также о путях и мерах ее создания. Ниже несколько подробнее остановимся на характеристике теоретической морфологии с изложением ее задач. Попробуем также проанализировать пути ее формирования и соотношения с некоторыми направлениями морфологических исследований.

Выражение «теоретическая морфология» уже давно бытует в специальной литературе, однако содержание его не зафиксировано и трактуется весьма различно. Так, например, Ремане [Remane, 1952] относит к нему проблему установления гомологий,

разработки естественной системы и родословного дерева таксонов. По Раупу и Стэнли [1974], теоретическая морфология занимается определением спектра возможных форм организмов, в том числе нереализовавшихся в эволюции. Согласно нашим представлениям, в задачи теоретической морфологии входит, прежде всего, разработка общей теории объективного предмета морфологии. В качестве последнего следует рассматривать органическую (морфологическую) форму, которую в тех или иных ее аспектах изучают все морфологические дисциплины. Теоретическая морфология, согласно этому взгляду, отражает в своих концепциях наиболее общие и инвариантные свойства органической формы (ее организованность, историчность, единство структуры и функции и другие аспекты). В область ее компетенции входят также методология познания закономерностей строения организмов и, очевидно, метатеория морфологии (метаморфология как совокупность знаний о теории морфологии и ее взаимоотношении с другими науками).

Поскольку теоретический уровень любой науки теснейшим образом связан с разработанностью ее понятийного и категориального аппарата, то существенной задачей рассматриваемого направления можно считать также усовершенствование понятийно-терминологических средств морфологии. Оно, следовательно, необходимо не только для обеспечения логической непротиворечивости терминологии, хотя и это, несомненно, важно, если учитывать неунифицированное и даже противоречивое применение таких терминов, как «морфологическая структура», «морфотип», «форма» и др.

Развитие теоретической морфологии могло бы, безусловно, также содействовать преодолению рядоположности различных концепций в области морфологических исследований. В современной морфологии встречаются, как известно, разные, являющиеся в той или иной степени альтернативными подходы. В качестве таковых, наряду с основными, общеизвестными эволюционными подходами можно отметить, например, номотетическую [Мейер, 1974; и др.] и динамическую в смысле Бергаланфи [Bertalanffy, 1948; и др.] морфологию [см. также Канаев, 1966; Паавер, 1977]. В качестве особого подхода, пока еще недостаточно согласованного не только с эволюционной морфологией, но и с синтетической теорией эволюции, можно рассматривать также взгляды, развиваемые школой К. Х. Уоддингтона [1970], постулирующие креоличность и телеономичность онтогенетического формообразования. Без сознательной разработки общих теоретических проблем морфологии трудно добиться дальнейшей интеграции классической эволюционной морфологии (в понимании А. Н. Северцова) с синтетической теорией эволюции.

Создание общей интегрирующей теории морфологии, естественно, невозможно на формальнологической основе, в виде искусственных теоретических построений. Единственный путь к этому — отражение в теоретических концепциях объективно суще-

ствующей связи между явлениями. Поскольку такая теория должна отразить эмпирическое содержание морфологического знания, она может быть создана лишь самими морфологами. Философы-методологи и науковеды могут оказать им при этом ценную помощь, однако сами не могут сформулировать ее основных концепций и разработать необходимых для этого понятий.

Понятно, что теоретическая морфология в таком понимании должна быть достаточно абстрактной. Элементы теории — понятия, законы, принципы — являются абстракциями. Ввиду этого нет оснований упрекать морфологию в абстрактности, пока она сохраняет связь с конкретным морфологическим материалом и опирается на обобщение результатов их разработки. Абстрактность, необходимую для создания теоретической морфологии, нельзя отождествлять с формализмом, который действительно представляет собой большое зло при развитии любой теории.

Для решения задач, стоящих перед теоретической морфологией, в частности для характеристики сущности морфологии, выяснения, чем должна заниматься эта наука, необходимо определение ее предмета. Хотя в вопросе об объекте и предмете наук и их взаимосвязи еще нет единой точки зрения, совершенно ясно, что определение предмета для любой теоретически развитой науки имеет большое значение. Об этом говорит опыт разработки этого вопроса во многих естественных науках, например геологии, географии, медицине и др.

Как известно, объектами, изучаемыми биологическими науками, в том числе и морфологией, являются биологические системы, из которых центральным по сложности и целостности можно считать живой организм. Каждая конкретная биологическая наука изучает определенную сторону, свойство или уровень этих объектов, что и составляет ее объективный предмет.

Предметом морфологии, как отмечалось выше, мы считаем морфологическую (органическую) форму. Характеризуя предлагаемый нами подход к ней следует, прежде всего, отметить, что термин «форма», как и многие другие термины, например «структура» и «система», применяется в науке и философии в самом различном значении. Смещение частнонаучных и философских понятий ведет к путанице. Поэтому необходимо особо подчеркнуть, что форма в данной трактовке является не философским, а чисто морфологическим понятием.

Органическую форму мы понимаем широко, как совокупность (включая внешнюю конфигурацию и внутреннее строение) всех видимых структурных особенностей организма и его подсистем. Речь идет о внутреннем и внешнем строении всех элементов организма на всех уровнях его биологической организации, рассмотренной в онтогенетической и эволюционной динамике и с учетом адаптивного значения, а также в неразрывной связи с его функциями. В методологии морфологического исследования большое значение имеют, соответственно, два основных принципа — принцип историчности и принцип системной организован-

ности формы, требующие рассмотрения организма в пространственно-временной целостности и в качестве результата приспособительной эволюции [Паавер, 1977, 1980].

Целостная и одновременно динамическая трактовка морфологической формы означает, что она может быть рассмотрена как морфопроецесс с определенной онтогенетической траекторией формирования. Наша концепция об органической форме как адаптивном морфопроецессе развивает точку зрения В. Н. Беклемишева [1964], согласно которой морфопроецесс — это совокупность всех стадий развития формы особей. Адаптированность формы следует понимать широко, имея в виду такой путь эволюционно обусловленного развития морфологического фенотипа, который обеспечивает приспособленность организма к среде на всех этапах его существования.

Хорошо известным примером динамического подхода в морфологии является аллометрический анализ. Одна из возможностей применения состоит также в изучении морфологических проявлений такого составного процесса онтогенеза, как физиологическая регенерация. Нами с этой позиции был проведен детальный анализ динамики признаков остеонной кости млекопитающих [Паавер, 1973]. Примененный подход можно считать одним из возможных путей перехода от изучения формы как состояния к ее динамическому анализу путем «перевода» характеристики одномоментных пространственно-структурных картин в показатели морфопроецесса.

Одним из вопросов, также относящихся к компетенции теоретической морфологии, но пока еще крайне слабо изученных, является вопрос об элементарном объекте морфологического исследования, критериях его определения и «нижней» границе области компетенции морфологии. Некоторые современные авторы, указывая на результаты изучения ультраструктуры клетки, свидетельствующие о невозможности резкого отграничения химии и морфологии, считают морфологической дисциплиной также и структурную химию, изучающую структуру и форму макромолекул. Согласно нашим представлениям, зона компетенции биоморфологии начинается, по-видимому, все же не с молекулярного, а с субклеточного уровня, т. е. с элементарных структур, способных еще к сохранению структурно-функциональной самостоятельности в процессе непрерывного самообновления [Саркисов, 1977].

Характеризуемый здесь системно-эволюционный подход мог бы послужить перспективной основой для дальнейшей разработки концепций теоретической морфологии. Вне системного «видения» организма, в котором воедино связаны его различные статические и динамические аспекты, уровни и качества, разработка теоретических основ современной морфологии не эффективна. Морфология по своей внутренней природе (по сути своего предмета и методологии его изучения) является, следовательно, не только статикой формы (тектологией и проморфологией как

«органической стереометрией»), но также и динамической наукой. Следует подчеркнуть, что односторонние апалитические и статические тенденции в понимании формы еще не полностью преодолены и на сегодняшний день, хотя И. И. Шмальгаузен и другими классиками была убедительно доказана необходимость целостного понимания организма.

Нет сомнения, что общая теория морфологии должна учитывать результаты, полученные как описательной, так и сравнительной и экспериментальной морфологией. Важнейший аспект синтеза различных направлений морфологического исследования — это объединение каузального и сравнительно-исторического подходов путем разработки соответствующих принципов, понятий и концепций. В дальнейшем на повестку дня встает логическое упорядочение всей системы морфологических теорий, причем на основе теории органической формы все морфологическое знание может рассматриваться с определенной, единой точки зрения.

Основополагающее значение для познания многообразия форм живых существ имеет эволюционный подход. Теоретическая морфология призвана содействовать расширению и углублению эволюционной концепции в морфологии с учетом всех уровней биологической организации.

В последние десятилетия обнаружилось определенные проблемы в эволюционно-морфологических теориях, в частности недоработанность ряда входящих в них концепций, например модусов эволюционного изменения онтогенеза, значения гетерохронии [Gould, 1977] и др. Изменилось толкование некоторых применяемых в них основных терминов (ароморфоз, онтогенез, прогресс и др.). Общепринятой трактовки эволюционной морфологии в настоящее время нет, что сильно затрудняет установление ее соотношения с другими направлениями морфологии, уточнения роли теоретической морфологии в ее развитии. Мы вполне согласны с широкой трактовкой эволюционной морфологии как комплекса дисциплин, изучающих закономерности исторического развития органической формы и разрабатывающих на основе преимущественно исторического подхода общую картину морфологической эволюции [Соколов, Воробьева, 1979]. Понятно, что общая теория морфологии может быть только эволюционной. Но эволюционную морфологию в целом при ее наиболее широкой трактовке трудно отождествлять с общим теоретическим разделом морфологии. Она является для этого слишком дифференцированной и широкой, так как уже сама образует значительную часть всей морфологии.

Эволюционно-морфологические обобщения критикуются иногда за их частный, эмпирический, недетерминистичный и односторонне морфологический характер. Ограниченность чисто морфологического понимания закономерностей эволюции давно понята. Решение вопроса здесь заключается не в замене морфологических закономерностей эволюции другими, например, фи-

биологическими или молекулярными, а в использовании морфологических данных, как во многих случаях наиболее доступных и информативных, в синтетическом и логически более строгом подходе к эволюционным проблемам. Теория предмета морфологии содействует, по нашему мнению, решению этой задачи, в частности, путем четкой постановки таких требующих целостного подхода проблем, как, например, взаимосвязь эволюционного изменения структурных признаков на разных уровнях биологической организации.

Эволюционная морфология может выполнять постулированную еще А. Н. Северцовым роль при познании исторического развития организмов только в том случае, если будет ликвидирован разрыв в морфологическом изучении эволюционных событий различного масштаба и познаны морфологические закономерности эволюции на всех ее уровнях, во всех ее формах и проявлениях. Как известно, классические эволюционно-морфологические теории по характеру были макроэволюционными. Популяционный подход в их рамках был развит слабо. В современной морфологии наблюдается тенденция проникновения на популяционный уровень и становление нового направления — «популяционной морфологии» [Яблоков, 1966; Паавер, 1977]. Вокруг статуса этого направления ведутся дискуссии, морфология ли это вообще или лишь применение морфологического метода для познания популяций и внутривидовой эволюции.

Применение методов дашного научного направления нельзя отождествлять с изучением его предмета [Паавер, 1976; Суханов, Гамбарян, 1979]. Решающим при установлении принадлежности к морфологии того или иного научного направления или конкретного научного труда должен быть его вклад в изучение органической формы, т. е. в познание объективного предмета этой науки. Ни одна наука, кроме морфологии, не изучает органическую форму в целях познания имманентных ей закономерностей. Все другие интересуются ею как средством решения каких-либо собственных задач. Если, например, физиолог анализирует строение животных, то он делает это для лучшего понимания жизнедеятельности организма, эколог изучает его с целью раскрытия адаптивных связей биосистем со средой и т. д. Следует отметить, что такое «прикладное» применение методов и результатов одной науки другими характерно не только для морфологии; аналогичное положение наблюдается, как известно, также и в других областях знания. Чем лучше известны собственно морфологические закономерности формы, тем шире и надежнее могут быть использованы морфологические методы в целях решения задач и других наук. Так, например, установление эволюционной морфологией путей и способов развития органической формы создает надежную основу для глубокого познания в синтезе с данными других наук общих закономерностей эволюционного процесса.

В задачи морфологии входит, как подчеркивалось выше, по-

знание закономерностей статики и динамики формы на всех ее уровнях. Популяционная морфология, рассматривая эту динамику на внутривидовом уровне, вносит свой вклад в изучение предмета морфологии. Тем самым ее можно трактовать в качестве раздела эволюционной морфологии, что, конечно, не исключает «прикладного» применения ее методов и результатов в решении различных задач других популяционно-биологических дисциплин, например экологии или генетики. При этом следует учитывать, что резкое разделение отдельных дисциплин друг от друга часто невозможно, а абсолютизация их границ не обоснованна.

Морфологи оценивают роль теоретического исследования весьма различно. При сильной дифференцированности этой науки в ней встречаются обширные эмпирические области, в которых можно успешно работать, не интересуясь особенно положением в общей теории. Нередки также сомнения в перспективности развития теоретической морфологии, ее интегрирующем значении в системе направлений морфологического исследования и пр. Зачастую подобные мнения высказываются без конкретного учета возникших в морфологии трудностей и опыта, приобретенного при решении подобных проблем в других естественных науках.

Основное в нашем подходе к теоретической морфологии — это постановка вопроса о необходимости формирования общей теории морфологической науки, а также рассмотрение ее возможного содержания, основ и путей становления. Проблема теоретической морфологии как особого раздела морфологической науки имеет при этом подчиненное значение. Для ускорения развития морфологии в реализации ее потенциального вклада в современную биологию, наряду с развитием ее методических средств и проведением организационных мер, необходимы более целеустремленные усилия по обновлению ее теоретических основ и постановке новых фундаментальных проблем. Оживление творческой обстановки в морфологии, образно выражаясь — увеличение «турбулентности» ее познавательной ситуации, может, очевидно, существенно содействовать решению стоящих перед данной наукой задач.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. И.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964.
- Канаев И. И.* Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.: Наука, 1966.
- Мейен С. В.* О соотношении омогенетического и тихогенетического аспектов эволюции. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 3, с. 353—364.
- Мересте У., Райтвийр Т.* Проблема формирования внутренней структуры географии на фоне общей интеграции наук. — В кн.: Теоретическая и математическая география. Таллин: Валгус, 1978.
- Ойзерман Т. И.* Философия, наука, идеология. — В кн.: Философия в современном мире. М.: Наука, 1972.
- Паавер К. Л.* Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин: Валгус, 1973.

- Паавер К. Л.* Вопросы синтетического подхода к биоморфологии. Таллин: Валгус, 1977.
- Паавер К. Л.* Некоторые проблемы современной эволюционной морфологии.— Вестн. АН СССР, 1980, № 2, с. 53—59.
- Саркисов Д. С.* Очерки по структурным основам гомеостаза. М.: Медицина, 1977.
- Соколов В. Е., Воробьева Э. П.* Задачи эволюционной морфологии позвоночных.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979.
- Стенли Д., Раун С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974.
- Суханов В. Б., Гамбарян П. П.* Состояние и задачи морфологии позвоночных и роль эволюционного, экологического и функционального подходов в их решении.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979.
- Уоддингтон К. Х.* Основные биологические концепции.— В кн.: На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир, 1970.
- Яблоков А. В.* Популяционная морфология животных.— Зоол. журн., 1966, т. 47, вып. 12, с. 1749—1765.
- Bertalanffy L. V.* Das organische Wachstum und seine Gesetzmäßigkeiten.— *Experientia*, 1948, Bd. 4, H. 7, S. 255—269.
- Gould S. J.* *Ontogeny and Phylogeny*. London: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1977.
- Retzner A.* Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Acad. Verl. Ges., 1952.
- Weber H.* Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart.— *Zool. Anz.*, 18 Suppl., 1955, S. 137—159.

УДК 611.018—03.001.8

## К ПОИСКУ НОВЫХ ТЕОРИЙ В МОРФОЛОГИИ

В. В. КУПРИЯНОВ

2-й Моск. мединститут им. Н. И. Пирогова

История морфологии, равным образом история биологии в целом, включает как периоды засилья метафизики так и периоды торжества диалектики. И в прошлом, и в настоящем времени борьба мнений, столкновение различных мнений и научных течений в морфологии составляли и составляют неперемное условие развития науки. В одних случаях эта борьба выражала антагонистические противоречия в научной идеологии, в других — содержанием дискуссии был поиск истины, поиск новых путей, более совершенных, более прогрессивных теорий, способных повести вперед мысль исследователя, помочь овладению законами строения, развития, движения и бытия материи во всех ее видах.

Вся история морфологии в нашей стране проникнута духом борьбы за внедрение в нее философии диалектического материализма, за ленинские принципы партийности в науке, направляющие идеологическую борьбу на осуществление программы коммунистического преобразования общества. В ходе истории предлагались различные теории, рождались оригинальные идеи. Одни из них, являвшиеся результатом глубокого проникновения

в сущность жизни, овладевали массами исследователей, продвигали вперед науку, другие уводили ее в сторону. Поколения советских морфологов отвергали чуждые духу истинного ученого ложные концепции, демагогические декларации. Как сознательные сторонники учения Дарвина, как последовательные материалисты-диалектики они активно развивали идеи эволюционной морфологии. Все попытки антиисторического, метафизического, автогенетического понимания проблем морфологии, истолкования новых, ранее неизвестных фактов встречали в трудах советских естествоиспытателей решительный отпор. Конечно, развитие морфологии сопровождалось внутренними коллизиями, временными отклонениями от генеральной линии развития, острыми дискуссиями. Догматизация некоторых субъективных теорий тормозила движение морфологии в направлении новых открытий. Но нежизнеспособные теории неотвратимо отмирали, а научно обоснованные теории продолжают свое шествие, ведя за собой практику. Так, занимает почетное место теория филэмбриогенезов А. Н. Северцова, популяционная генетика С. С. Четверикова, теория биологической организации генов Н. К. Кольцова, теория онтогенетической дифференциации И. И. Шмальгаузена, теория устойчивого неравновесия Бауэра и т. д. Эволюционное учение представляет, как и в недалеком прошлом, арену идеологической борьбы. Поиск новых теорий в биологии приводил и приводит к идеалистическим антидарвинистским направлениям, к механистическим извращениям дарвинизма. Отрицательную роль сыграла в нашей стране, в частности, школа Т. Д. Лысенко, противопоставившая классическим положениям Дарвина эклектическую антиэволюционную методологию.

Эволюционная морфология, общая биология, экология, генетика — фундаментальные науки, но им по необходимости приходится становиться на рельсы прикладных наук, решать многие практические задачи. Особенно важно участие этих наук в изыскании путей овладения законами взаимодействия человека и природы. Именно в планировании такой целевой задачи становится очевидной необходимость комплексирования исследований, объединения усилий специалистов разных профилей. Здесь биологам и медикам предстоит взять на себя бремя ответственности за разработку прогнозов и перечня мер по обеспечению сохранения природных богатств, по устранению угроз. Своевременные научные рекомендации нужны для того, чтобы предотвратить антропогенный экологический кризис, с одной стороны, и опасные последствия безудержного вторжения в природу для человечества, — с другой.

Интеграционные процессы в науке в настоящее время отчетливо обозначились и имеют тенденцию к усилению. Они направлены против созерцательности теоретических знаний и против кабинетного экспериментаторства. Непременное условие интегрализма — познание сложных явлений, целостных конструкций, многоплановых проблем. Путь к этому лежит через внедрение в

науку системного подхода, гарантирующего теоретическое воспроизведение существа и масштабов исследования с использованием унифицированных определений и упорядоченных понятий.

Представляется абсолютно назревшей задача объединения ряда исследований, проводимых морфологами в области медицины, и исследований, выполняемых в русле эволюционной морфологии. Это было бы конкретным выражением интеграции смежных наук. Сравнительная анатомия и анатомия человека связаны генетически, они всегда сотрудничали и обогащали друг друга. В Советском Союзе до 30-х годов всероссийские и всесоюзные съезды морфологов собирали представителей биологии, медицины, животноводства. Затем произошло размежевание, в чем нельзя не видеть уход одних специалистов в сферу теории, других — на службу прикладным направлениям.

Возвращение к более тесному сотрудничеству научных обществ, несомненно, приведет к расширению папорамы науки, к возрастанию ее теоретического потенциала. Но общественный сектор науки — это еще не все. Необходима координация научных сил и по линии государственного или, по крайней мере, межведомственного планирования. Приведем один пример. Два научно-исследовательских института, расположенные в Москве: Институт морфологии человека АМН СССР и Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, — ведут поиск творческих контактов и намечают области сотрудничества.

Иначе и не может быть. Экология животных все в большей степени становится в зависимость от деятельности человека. В свою очередь, и медицина, объектом которой является человек, неотделима от естествознания. Биологическая природа человека познается на основе эволюционной теории. Таким образом, почва для интеграции анатомии и гистологии человека, как медико-биологических наук, с эволюционной морфологией существует. На этой почве должны развиваться и новые синтетические теории.

Социальная экспансия по отношению к природе приобрела глобальный характер. Равновесие в природе нарушено. Сужение ареалов обитания многих животных приводит к элиминации ряда видов животных. Становится под угрозу явление полиморфизма живых существ, обязательное и универсальное условие жизнеспособности фауны. Полиморфизм, как и мультиполярность, характеризует единство и целостность сообществ. Полиморфизм необходим для отбора, для приспособления. Не будь его, природе не было бы из чего выбирать не только для будущего, но и для настоящего, т. е. для нормального функционирования биоценозов. Неповторимость форм свидетельствует о многокапальности филогенеза. Из небольшого числа элементов природа создавала множество комбинаций. Из них отбирались лучшие образцы, наиболее приспособленные к жизни. Именно в этом заключалась направленность эволюции.

Применительно к человеку критерий полиморфизма остается важнейшим в антропологии. Его происхождение в прошлом легко

отнести за счет географической обособленности, связать с климатическими условиями. На современном этапе антропогенное влияние среды, социальных факторов, например урбанизации, профессиональных вредностей, трансплантарных миграций требует новых подходов к оценке полиморфизма. Нет причин и оснований считать, что эта тема утратила свое значение.

Общность интересов естествоиспытателей и медиков заставляет еще и еще раз подчеркнуть необходимость комплексирования исследований, обращенных к процессам, происходящим в природе. Уместно иллюстрировать высказанное соображение одним свежим примером. Известный патоморфолог А. П. Авцын в 1972 г. опубликовал оригинальный труд «Введение в географическую патологию». Без преувеличения можно утверждать, что автор открыл новую страницу в систематике факторов эволюции. Он обосновал значение патологии в эволюционном процессе и, таким образом, с помощью новых аргументов подтвердил место патологии в системе биологических наук.

Рассмотрим внимательно сложившееся положение. Поклонение готовым истинам, догматизированное разграничение сфер влияния не может удовлетворить живую науку. Рубежи традиционной биологии перешли такие науки, как физика, химия, генетика, кибернетика. В связи с этим существенно изменилась информация о пространственной определенности живых объектов, об их вещности. В новом свете предстали такие истины, как способ организации объектов (структура), соподчиненность организации временным факторам (возраст, биоритмы), субстратное выражение движения, в котором сталкиваются изменчивость и устойчивость.

Взаимное сотрудничество морфологов разных школ, переплетение интересов анатомов, гистологов, цитологов, зоологов — свидетельство вторжения системного подхода в практику научных исследований. Эта теория предполагает не только взаимопроникновение конкретных научных исследований, но и их теоретическое совершенствование. Рожденный как неизбежное следствие сложности и комплексности научных исследований, поставляющих необозримый конвейер фактов, системный метод становится универсальным инструментом глубокого освоения науки.

С применением системно-структурного подхода значение морфологии, изучающей законы организации, неизмеримо возросло. Потребовались новые усилия в расшифровке исторического становления живых систем. Сам процесс развития живой природы в силу внутренней необходимости стал темой специального рассмотрения с позиций способов его организации.

Имеются многочисленные доказательства преодоления кризиса в морфологии, о котором говорили некоторые недалёковидные теоретики. Обратимся к идее соответствия организации живого объекта и его оптимального функционирования. Эта идея неоднократно обсуждалась в литературе, поскольку с нее начинается анализ функционального аспекта эволюции. Непременный атри-

бут материи — ее организация, означающая отбор модели из бесконечного числа вариантов. Закрепление организации происходит в порядке непрерывного приспособления структуры к требованиям системы. Соподчиненность функционирования организации синхронна с соподчиненностью организации требованиям функционирования. Это и есть единство формы и функции, о котором писал Ф. Энгельс.

Степень совершенства организации не имеет пулевой точки. Все совершенно в организме индивида, если он приспособливается и выживает. Все совершенно в популяции, если она развивается. С другой стороны, закрепление организации не исключает полиморфизма — этой универсальной характеристики живой природы, поскольку единство многообразия предопределяет и многообразие единого.

Соотношение структуры и функций рассматривается сейчас в строгом соответствии с уровнем организации материи и с временем. Изменение функций на уровне клетки сопряжено с цитоморфологическими изменениями. Накопление клеточных преобразований в органе приведет к параллельным изменениям структуры и функций органа. С другой стороны, твердо установленные феномены гетерохронии в развитии не означают опережающего изменения (созревания) функций и отставания (ретардации) структуры. Примеров диалектического разрешения спорных вопросов морфологии достаточно. Однако нерешенных проблем еще больше. Отсюда и вытекает срочность конструктивных мер по интенсификации и оптимизации исследований.

Отставание в выдвигании новых теорий, равно как и разобщенность научных направлений и школ в морфологии, породжали неоправданно острую полемику, в курсе которой трибуны занимали и апологеты фразы. До настоящего времени одной из платформ для дискуссии является прогнозирование отмирания некоторых морфологических наук. В частности, перемещение центра тяжести с макроуровня на субклеточный уровень вызвало у некоторых медико-биологов штилизм по отношению к макроанатомии. Было высказано мнение о вырождении анатомии.

Когда говорят и пишут, что анатомия как наука исчезает, на ум приходят высказывания В. И. Ленинна по поводу концепции об исчезновении материи. Не наука исчезает, а исследователи теряют перспективу, не поднимаясь на новую ступень в своем росте, не выдвигая новых методов и идей. Истинных же ученых вдохновляют ленинские слова о всемогущем человеческом уме, который открыл и откроет еще немало нового в природе и увеличит власть человека над ней.

Истинное научное познание человека возможно только на основе исторического подхода. Поэтому эволюционный принцип в изучении анатомии и физиологии организма человека, его клеток и тканей является обязательным. Лишь при этом условии возможен уход от каталогизирования фактов. Историческое рассмотрение человека как живой системы высшего порядка служит

и всегда будет служить эффективной и плодотворной разработке биолого-теоретических основ медицины.

Перед апатомами стоит задача выяснить конкретно-историческое место изучаемой формы через раскрытие условий, опосредований, причинности морфологических процессов. Для решения этой задачи привлекается диалектический анализ, который отличается от структурного тем, что он является синтетическим анализом. Он помогает понять не только каждую деталь конструкции, но и то, что не может быть увидено или измерено обычными приемами. Как правило, таким путем складывается теория, определяющая место каждого факта, установленного при проведении структурного анализа.

Ожидание новых теорий в морфологии может затянуться надолго, если не будет конкретизирована программа творческого поиска. Необходимо преодолеть затруднения, которые стоят на пути систематики явлений, на пути классификации структур в зависимости от уровней организации. Каузальные связи и субординации органных, тканевых и клеточных форм нуждаются в новом теоретическом освещении. Теория функциональной обусловленности эволюции открывает дорогу плодотворным исканиям. Перспективы оригинальных экстраполяций открывают расширение фонда фактологических находок в области палеофауны.

Приходится сожалеть о том, что обилие фактологической информации не всегда приводит к крупным теоретическим обобщениям в морфологии. Фундаментальные теоретические исследования в этой области знаний составляют гордость отечественной и советской биологии. Сегодня же не так легко увидеть ясную нацеленность морфологических исследований на решение глобальных задач, способных увлечь поколение молодых энтузиастов. Вероятно, одна из причин такого положения — снижение уровня общепрофессиональной подготовки руководителей выполняемых работ. Следует обратить внимание на недооценку энциклопедичности и биологического образования современных специалистов-морфологов. Заражающее молодежь стремление к техническим новинкам, несомненно, должно поощряться. Без исследовательской аппаратуры нет новых фактов. Но без эрудиции нет теории. Таким образом, подготовка кадров является непременным условием открытия новых теорий.

На самом деле. Наука стоит перед созданием общей теории индивидуального развития. В повестку дня вписывается теория соотношения микро- и макрофилогенетического развития. Выплавляется теория фенотопологии с феногеографией, для нее должны быть подготовлены количественные характеристики популяций и биоценозов. Реализация столь огромной программы исследований требует широкообразованных исполнителей и их руководителей. А так ли, как надо, ведется рекрутирование свежих сил на главные участки работы?

Ломка традиционных устоев науки закономерна и неизбежна. Понимая это, ученые, как правило, не теряют оптимизма.

Хуже выглядит ситуация, когда научные работники не замечают или не хотят замечать трудностей роста, чураются методологии науки. В таких условиях за рубежом пышно расцветают реакционные теории, псевдонаучные спекуляции. Современные неопозитивисты уже не так откровенно отбрасывают методологические подходы к оценке научных фактов, тем не менее доминирует прагматическая направленность научных исследований, противопоставление эмпиризма теоретическим знаниям. Механистический детерминизм, вооруженный новой фразеологией, выступает в одеждах инструментализма, структурализма, органицизма. Исследователи становятся рабами мифа всемогущества техники в моделировании биологических процессов, игнорируя историческую детерминацию и специфику живого.

Каждое новое открытие в биологии, снабженное общетеоретическими научными абстракциями, приводит к постановке философских проблем в естествознании. Самый простой и яркий тому пример — дарвинизм. Абстракция, конечно, может увести в сторону от истинного характера отношений и взаимодействий, уместно при этом сослаться на телеологию. Повышенное внимание к ней или к ее дочерней концепции — телеономии есть следствие внедрения в науку системного подхода. Естественно, что вина здесь не самого подхода, который является полностью прогрессивным в принципе, а заблуждения его апологетов.

Вряд ли сегодня найдется убежденный защитник ламаркистского толкования телеологии, так сказать, в чистом виде. Но попыток приспособить так или иначе идею целеустремленности жизненных процессов к объяснению неясных вопросов нет числа. Если Эймер в теории ортогенеза объяснял изменчивость как внутреннее предрасположение, то сегодня ортодоксальные телеологи *Zielstreibigkeit* находят в запрограммированности геномных потенций реально очерченную цель. Само собой разумеется, что современные телеологи отвергают на словах антропоморфизацию природных процессов, хотя переносят кибернетическое понимание цели в биологию. По Винеру и Розенблуту, «объект должен направляться целью». Астафьев (1973 г.) относит целесообразные реакции организма на воздействие внешней среды к «телеологическим факторам». Рууз [Ruse, 1973] называет анахронизмом функциональные, а не телеологические объяснения биологических феноменов. Крайнее выражение телеологии — финализм, согласно которому эволюция есть стремление к конечной цели, ориентация на нее.

Давно известно, что в процессе приспособления организация живой системы становится более сложной, уровень дифференциации и интеграции повышается. Эволюционные преобразования живых существ не направлены к какой-то цели, они складываются в силу законов адаптации. И целесообразны они не сами по себе, а потому, что обеспечивают выживание вида в условиях борьбы за существование.

Любой уровень гомеоморфоза (постоянства материальной организации системы), как и гомеостаза, несет в себе историю своего складывания, включающуюся в информацию о самом себе. Эта информация как бы предрешает путь, по которому надлежит следовать для того, чтобы добиться адекватного результата. Таким образом, в информации содержится «цель», предопределяющая развитие и функционирование. Вовсе не требуется понимать ее как предписанную или возникающую из внутреннего стремления. Она закодирована в наследственной информации как отражение объективного опыта живой системы за все время ее существования с момента возникновения. Целеосуществление в живой природе никак не идентично телеологическим предначертаниям.

Далеко не все антидиалектические концепции зарубежных ученых получают должный отпор со стороны специалистов-биологов, в том числе и морфологов. Весьма характерно в этом плане указать на отсутствие выступлений в советской морфологической литературе по поводу реакционных философских выступлений Жака Моно. Этот крупный французский генетик объявил диалектику природы не более чем «анимистским проецированием», несовместимым с наукой. Он провозгласил независимость морфогенеза и господство телеономии. Принципиальную критику теории Моно дала советская философская пресса (см. например, статью философа И. Фролова. «Коммунист», 1974, № 3), с обстоятельными разоблачениями его взглядов выступил в ГДР Германии Лей [Lei, 1973]. Молчание советских биологических журналов определенно обескураживает.

Не составляет труда убедиться в том, что еще жив социалдарвинизм, перекрашивающийся в маскирующие одежды. Напомним о высказываниях Петера Корнинга [Corning, 1974] относительно роли политики в мире животных. Групповую инстинктивную деятельность животных автор обозначил термином «политика». Например, защита пингвинов против холода в Антарктике, по его мнению, есть политика. Отличие животных от человека автор видит в том, что у первых репертуар политического поведения лимитирован и стереотипен.

Подведем некоторые итоги. Раскрытие законов организации живого материального субстрата в статике и динамике должно представлять главную задачу морфологических исследований. Таково русло мультипотенциальной теории строения. Рядом с ней сосуществует неразделенно теория развития, начавшая свой путь от идеи развития органического мира и возвысившаяся до уровня материалистической диалектики как науки о развитии со своими общезначимыми законами. Далее на передовые позиции выдвигается теория управления. Изыскание путей управления морфогенезом как конечная цель морфологии является движущим и вдохновляющим стимулом уже на данном этапе истории естествознания. Теорию управления морфогенезом следует рассматривать как соподчиненную теории управляемой эволюции, о чем

пишут современные эволюционисты, заключая такое определение пока еще в кавычки. Но так или иначе необходимость прогнозирования судеб биоценозов и биосферы в целом становится очевидной. Вполне своевременной кажется и актуальность антропофурологии.

Сегодня жизнь требует не просто накопления новых знаний. Такую задачу решала наука прошлого. В век научно-технического прогресса, когда наука стала производительной силой общества, получение новой информации требует скорейшего приведения ее в действие. Добываемые знания должны оказывать влияние на ход событий в сфере практической деятельности, послужить удовлетворению запросов жизни.

С неотвратимой неизбежностью рождается потребность в интеграции знаний в расписывке законов жизнедеятельности целостных систем, в приближении исследований к биосоциальной обусловленности строения организма человека. Как бы ни были велики успехи в биологии, обращенной к формам организации живой материи на низших уровнях, они никогда не компенсируют отставания в познании биологии человека. Пределом мечтаний передовых морфологов сегодня является создание института прогнозирования физического развития человека.

Ратая за поиск новых теорий в морфологии, я, разумеется, ничуть не оспариваю заслуг рядовых ученых, занятых поиском новых фактов, установлением новых связей. Известно, что корифеи естествознания — великие основоположники новых теорий, рождались на той же почве, на которой произрастали, появлялись и исчезали тысячи безвестных тружеников науки. Они не сделали эпохальных открытий, но их труд сопровождался переплавкой многих тонн исследовательской руды. Их доля участия в создании науки бесспорна. «...новейший диалектический материализм, — писал В. И. Ленин, — стоит на той точке зрения, что Дарвин и Геккель, как бы ни была высока их заслуга, не были первыми и единственными, сумевшими создать такие кристаллы. «Жалкие» музейные зоологи и гербарные ботаники также оставили нам частицу настоящей науки...»<sup>1</sup>.

Совершенно очевидно, что собирая крупинки науки, исследователи должны были прибегать к теории, ибо как только мы переходим от феноменалистической функции науки к объяснительной, мы тотчас же погружаемся в мир мысли, в мир абстракций, в святое святых теории. Без нее не может быть ни объяснения, ни тем более эвристических и прогностических функций науки. Прогресс ее требует непрерывного накопления фактов, но вместе с ними должны следовать обобщения. Только так может происходить бесконечное углубление понимания процессов.

Если накопление фактов в науке происходит перманентно по горизонтали и вертикали, то значит теоретическое мышление также не может стоять на месте. Иначе говоря, с переходом от

---

<sup>1</sup> В. И. Ленин. Полн. собр. соч., т. 29, с. 437.

одной сущности к другой теория неминуемо изменяется. Отсюда ее зависимость от уровня организации изучаемого объекта и от степени овладения законами его бытия. Сказанное имеет и обратную зависимость: если теория не изменяется, значит не происходит движения от менее глубокой сущности к более глубокой, значит не достигается более верного и более полного отражения природы в сознании исследователей.

Когда звучит призыв к интеграции двух наук — морфологии человека и морфологии животных, вспоминается гениальный прогноз Карла Маркса и Фридриха Энгельса. В ранних своих произведениях они писали: «...впоследствии естествознание включит в себя науку о человеке в такой же мере, в какой наука о человеке включит в себя естествознание: это будет одна наука»<sup>1</sup>.

Абсолютной силой и заслугой науки является ее способность сообщать накопленным знаниям материальную действительность, демонстрировать воочию соединение идеального с материальным. Одновременно наука обретает могущество превращает эмпирические данные и практические наблюдения в теоретические проблемы.

Теоретическое мышление каждой эпохи есть исторический продукт. Это значит, что смена общественноэкономической формации должна сопровождаться преобразованием теоретического мышления. Дислокация научных направлений и их структура зависят не столько от новых методов, сколько от господствующих идейных течений. Наука развивается не по прихоти личностей, существует социально-историческая обусловленность родословной науки. Передовые теории — закономерный результат передовой эпохи. Это ярко демонстрируют, например, общественные науки социалистических государств. Очередь за современной биологией.

## ЛИТЕРАТУРА

- Маркс К., Энгельс Ф. Из ранних произведений. М., 1956, с. 596.  
Авцын А. П. Введение в географическую патологию. М.: Медицина, 1972.  
Бауэр Э. С. Теоретическая биология. Л.: Изд-во ВИЭМ, 1935.  
Кольцов Н. К. Организация клетки. М.; Л., 1936.  
Мамзин А. С. Некоторые тенденции развития биологии. — «Коммунист», 1976, № 12, с. 78—85.  
Северцев А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР, 1939.  
Федосеев П. П. В. И. Ленин и философские проблемы современного естествознания. М.: Наука, 1981.  
Фролов И. Т. О диалектике научного познания. — Коммунист, 1974, т. 3, с. 90—102.  
Фролов И. Т. Перспективы человека. М., 1979.  
Чегверикова С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Журн. exper. биол., 1926, серия А, т. 2, л. 3—54.

<sup>1</sup> К. Маркс, Ф. Энгельс. Собр. соч., т. 20, с. 619.

- Шмальгаузен П. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938.
- Шмальгаузен П. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Югай Г. А.* Философские проблемы теоретической биологии. М.: Мысль, 1976.
- Corning P.* Evolutionary biology, vol. 7. N.-Y.: Plenum Press, 1974. p. 255.
- Eimer Th.* Die Entstehung der Arten auf Grund Vererber, Teil 1. Jena, 1888.
- Lei H.* Über die Schwierigkeiten des Einzelwissenschaftlers. Berlin, 1973.
- Monod J.* Chance and necessity. N.-Y., 1971.
- Rosenbluth A., Winer N.* Role of models.— Philosophy of Science, 1945, v. 42, N 4, p. 317—320.
- Ruse M.* The philosophy of biology. London, 1973.

УДК 591.5

## **ПРОБЛЕМА ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ВИДОВ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ**

**В. А. СВЕШНИКОВ**

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва

Проблема жизненных циклов видов состоит в том, чтобы познать эколого-морфологические закономерности исторического развития и на этой основе создать систему управления состоянием видов, не допускающую их депрессию и их гибель. Современная наука определяется стремлением к системному подходу в решении ряда сложных задач. Проблема жизненных циклов видов также не может быть приближена к решению без системного подхода. Здесь необходимы исследования, одновременно проводимые на организменном, видовом и биоценотическом уровнях.

Жизненный цикл вида — это часть морфогенеза вида, которая периодически повторяется в связи с естественной ритмикой явлений на планете [Свешников, 1979]. Ритмически повторяются периоды активного состояния и диапаузы у растений и животных в зависимости от световой и температурной ритмики в течение суток и года, в зависимости от активности солнечной радиации в течение одиннадцатилетнего цикла и от многих других факторов. Термину «жизненный цикл вида» В. Н. Беклемишев [1964] придал значение сравнительной единицы морфологии, а термину «жизненная схема вида» — значение сравнительной единицы экологии. В наше время, характерное взаимопроникновением наук, становится ясно, что оба понятия почти в равной степени пронизаны экологическим содержанием. В экологической морфологии понятие — жизненный цикл вида — вполне сохраняет значение сравнительной единицы.

Прежде всего, следует определить возможности применения нового понятия «жизненный цикл вида», так как оно еще не полностью вошло в обиход в биологической литературе и часто смешивается с другими понятиями и терминами. Определим принципиальные различия, разграничивающие новое понятие «жиз-

ненный цикл вида» от таких привычных понятий, как «онтогенез», «жизненный цикл особи», «репродуктивный цикл». Особенно часто происходит смешение понятий «жизненный цикл вида» и «жизненный цикл особи», если авторы для краткости опускают слово, определяющее принадлежность цикла виду или особи. Сущность различий состоит в том, что первое из двух понятий употребляется для характеристики популяционного и видового уровней, а второе — для определения организменного уровня.

В жизненном цикле вида выполняются функции вида. К ним относятся самовоспроизведение, самосохранение, защита границ ареала, миграции, захват новых территорий или акваторий, взаимодействие с другими видами, мутационный процесс, дивергенция. Все эти функции осуществляются групповым действием многих особей или одной или несколькими популяциями вида.

Жизненный цикл особи — это часть онтогенеза от зиготы до размножения. Особь может размножаться повторно несколько раз на протяжении онтогенеза, который завершается естественной гибелью особи. Онтогенез относится к ациклическим процессам, так как организм, совершив свое развитие от зиготы до смерти, больше не возвращается в исходное состояние [Белоусов, 1980]. Жизненный цикл вида, напротив, относится к циклическим процессам, как и всякая другая подобная система, которая, совершив процесс, возвращается в исходное состояние.

Структура жизненных циклов видов с точки зрения системного подхода может быть оценена с разных сторон. Оценка может происходить по составу онтогенезов, по составу жизненных форм, по морфогенетическим различиям, по хронологическим и топологическим характеристикам и по другим морфо-экологическим показателям. Такая разносторонняя оценка в совокупности дает весьма полную характеристику структуры.

Жизненные циклы видов могут состоять из одного, двух и нескольких типов онтогенезов. У мопоморфных видов с бесполом размножением цикл включает акты делений одних только бесполой особей, которые претерпевают морфогенез более или менее синхронно в составе популяций. Этот тип циклов характерен для амёб и жгутиконосцев, у которых неизвестно половое размножение. При неблагоприятных условиях они образуют покоящиеся стадии в виде цист, которые могут разноситься ветровыми потоками на большие расстояния и осуществлять функцию расселения, защиты границ ареала и захвата новых территорий. Таким образом, циклы мопоморфных видов включают многократно повторяющиеся однотипные онтогенезы, в процессе развития которых формируются одинаковые только бесполое особи. Размножаются все особи, составляющие популяцию.

Во вторую группу относятся полиморфные виды, жизненные циклы которых включают онтогенезы нескольких различных типов. Рассмотрим некоторые из них. К первому типу циклов отнесем такие, которые в своем составе имеют чередование бесполой и половых поколений. Такие циклы имеют многие одноклеточные

(фораминиферы, инфузории, споровики), кишечнополостные, многие плоские черви, некоторые кольчатые черви. У этих организмов на протяжении года или на протяжении завершения полного цикла у паразитических форм можно наблюдать благоприятные или неблагоприятные периоды. В благоприятные периоды воспроизводятся бесполое онтогенезы у одноклеточных — путем митоза и палинтомии, у кишечнополостных — почкованием, у плоских и кольчатых червей — однократным или многократным делением на части. В неблагоприятные периоды цикла происходит воспроизведение онтогенезов половым путем. У одноклеточных — путем копуляции и конъюгации; у кишечнополостных специальным процессом почкования образуются сначала особи медузоидного поколения, которые способны к половому размножению. Медузоидное поколение состоит из мужских и женских онтогенезов. По составу онтогенезов метагенетические гидроидные полипы очень разнообразны [Наумов, 1960]. Медузоидное поколение мигрирует на большие расстояния и осуществляет функцию расселения, а статичное полиплоидное поколение поддерживает на высоком уровне численность популяции и служит для переживания неблагоприятных зимних условий.

К этому типу циклов относятся некоторые полихеты, развивающиеся с эпитокией. Например, для некоторых силлид известны три группы онтогенезов. На дне моря обитают бесполое особи, которые стабильно поддерживают численность популяции, отпочковывая себе подобных. Весной одна группа бесполой особи почкует пелагических самок, а другая — пелагических самцов. Эти три группы организмов морфологически резко отличаются друг от друга. Пелагическая часть популяции широко расселяется в водных потоках, приносит потомство и погибает. Ювенильные формы нового поколения оседают на дно и превращаются в бесполой особи.

Ко второму типу циклов отнесем такие, которые в своем составе имеют чередование половых и партеногенетических поколений. В этом случае цикл включает, помимо онтогенезов самцов, еще и онтогенезы самок, способных к половому, а также онтогенезы самок, способных к партеногенетическому размножению. Такие циклы известны, например, у коловраток и ветвистоусых ракообразных, а также у некоторых насекомых (тли). Самосохранение вида обеспечивается быстрым возрастанием численности особей популяции при партеногенетическом способе размножения, а жизнестойкость, расселение и сохранение границ ареала обеспечивается стойкими покоящимися яйцами коловраток и эфиниями ветвистоусых ракообразных, а у тлей — зимующими стадиями.

В циклах полиморфных насекомых иногда формируются такие онтогенезы, которые направлены на выполнение узких специфических функций, связанных с поддержанием норм общественной жизни. Например, у общественных перепончатокрылых и термитов помимо мужских и женских особей, способных под-

держивать высокую численность семьи и популяции, формируются онтогенезы бесполой особей, осуществляющих функции добычи пищи, охраны семьи, сооружения жилища, поддержания в нем стабильных условий.

В третью группу циклов относят мономорфные организмы, размножающиеся половым, бесполом или партеногенетическим путями. Они также делятся на несколько типов. К первому типу относятся такие мономорфные гермафродитные виды, в циклах которых происходит чередование полового и бесполого поколений. Таковы, например, некоторые турбеллярии, цестоды и некоторые олигохеты. Ко второму типу относятся такие гермафродитные виды, в циклах которых происходит чередование полового и партеногенетического поколений. Таковы некоторые трематоды. К третьему типу этой группы относятся такие гермафродитные виды, которые размножаются только половым путем. Таковы некоторые олигохеты, некоторые моллюски. Наконец, в четвертую группу циклов относятся диморфные виды, которые размножаются только половым путем.

Анализ структуры жизненных циклов видов по составу онтогенезов показывает их значительное разнообразие в животном мире. На разных уровнях филогенетического развития это разнообразие распределяется неравномерно. У одноклеточных оно очень велико. У низших многоклеточных оно выражено различно в разных группах. У губок — в меньшей степени, у кишечно-полостных — в большей. У некоторых паразитических плоских червей (трематоды, цестоды) это разнообразие и сложность циклов достигают очень высокой степени [Генетинская, 1968]. У целомических животных сложность структуры циклов по составу онтогенезов прогрессивно падает, упрощается по мере перехода на более высокие уровни организации. Наконец, у позвоночных животных в структуре циклов остаются только два типа онтогенезов, включающие мужские и женские особи.

В последние десятилетия появились исследования, направленные на изучение морфоэкологических особенностей разнообразных форм личиночного развития морских беспозвоночных [Thorson, 1946; Jägersten, 1972; Свеников, 1978]. Кроме того, появились исследования, освещающие новую в биологии проблему о жизненных формах животных [Фридерикс, 1932; Kühnelt, 1965; Криволицкий, 1968, 1971; Несис, 1973; Преображенский, 1975; Шарова, 1981]. В связи с этим появляется возможность анализировать структуру жизненных циклов видов по составу жизненных форм.

Жизненная форма это — группа организмов, которые занимают сходные экологические ниши и обладают комплексом общих морфоэкологических особенностей, возникших под влиянием сходных факторов отбора. В жизненном цикле животных происходит смена жизненных форм, приспособленных к различным экологическим нишам. Жизненными формами называют также такие стадии метаморфоза беспозвоночных, которые имеют ха-

рактерные морфологические и функциональные особенности, проявляющиеся в особых условиях обитания. Например, пелагические личинки беспозвоночных могут быть отнесены к одной группе жизненных форм под названием ларватон [по терминологии С. А. Милейковского, 1973]. Для представителей ларватона характерны малые размеры, сосредоточение в поверхностных слоях воды, движение при помощи ресничных полей и другие морфо-экологические признаки.

По составу жизненных форм жизненные циклы видов можно разделить на несколько групп. Особенно ярко это деление выступает у таких видов, которые, претерпевая метаморфоз, переходят из одной среды обитания в другую. Например, у морских беспозвоночных особенно характерен переход из толщи воды к обитанию в донных условиях. Для некоторых насекомых характерен переход от водного существования у личинок к наземному существованию у имаго. Для паразитических групп беспозвоночных характерен переход из тела одного хозяина в тело другого хозяина с временным существованием во внешней среде. В этом разнообразии намечается по крайней мере две группы циклов. В одной группе среда обитания остается без существенных изменений (водная среда), а условия обитания, по мере осуществления жизненного цикла, меняются (толща воды и дно). В другой группе резко меняются и среда обитания и условия существования (водная среда, воздушная среда). Приведем более знакомые нам примеры циклов морских беспозвоночных, различающихся по составу жизненных форм.

Пелагобентический тип цикла характерен тем, что в его составе последовательно меняются пелагическая и бентосная фазы. У кишечнополостных от низших групп к высшим пелагобентический тип цикла по составу жизненных форм подвергается упрощению. У метагенетических гидроидов жизненная форма планулы переходит к одиночной или колониальной жизненной форме гидранта. Путем бесполого размножения образуется пелагическая жизненная форма медузы. Половое размножение медузы приводит снова к образованию жизненной формы планулы. В этом типе жизненных циклов характерно превосходство разнообразия жизненных форм в толще воды по сравнению с формами в донных условиях [Наумов, 1960]. У высших групп кишечнополостных происходит преимущественное развитие либо пелагической (сцифоидные, гребневика), либо донной (кораллы) фаз развития. В последнем случае пелагическая жизненная форма сводится к однообразной морфологической структуре гастролообразной личинки кораллов, тогда как донные кораллы представлены весьма большим разнообразием жизненных форм [Преображенский, 1975]. Жизненные формы личинок и взрослых низших червей почти не исследованы. Высшие черви в этом отношении изучены гораздо лучше.

У полихет известно значительное разнообразие жизненных форм пелагических личинок [Свешников, 1963, 1978] и еще боль-

шее разнообразие жизненных форм взрослых животных. Жизненные формы личинок полихет можно разделить на две большие группы. Одни пассивно парят в толще воды (митрарии, роострарии), могут долго находиться во взвешенном состоянии и пассивно преодолевать в водных потоках (Гольфстрим) большие расстояния. Представители другой группы активно движутся при помощи ресничек, активно питаются, иногда хищничают и короткое время живут в прибрежной зоне, где и завершают метаморфоз. Что касается взрослых полихет — представителей донных популяций, то их жизненные формы весьма разнообразны. Здесь встречаются обитатели поверхности мягкого грунта, обитатели толщи грунта, обитатели поверхности скал, перфораторы и другие формы. По способу добычи пищи они тоже резко различаются друг от друга (хищники, детритофаги, сестонофаги). В пелагобентическом типе циклов полихет возможны бесчисленные варианты, различающиеся по составу жизненных форм.

У пластинчатожаберных моллюсков жизненные циклы по составу жизненных форм отличаются некоторым своеобразием морфоэкологических характеристик [Свешников, 1977]. У пластинчатожаберных моллюсков, жизненный цикл которых относится к пелагобентическому типу, пелагическая фаза представлена эмбриональными стадиями и личинками типа велигеров и великонхов. Бентическая фаза представлена половозрелыми формами, обитающими в разных условиях дна. Пелагические великонхи, отяжеленные личиночной раковинкой, удерживаются в толще воды ресничными полями вельюма (паруса). Во время работы вельюма личинки поднимаются к пленке натяжения и касаются ее. Нефтяная пленка на воде в этот момент оказывает губительное воздействие на популяцию личинок. Во время отдыха вельюм не работает и великонх медленно опускается вниз под действием гравитационного поля. Таким образом, пелагическая часть популяций двустворчатых моллюсков совершает кратковременные периодические вертикальные миграции в верхнем слое воды. Эта морфоэкологическая характеристика, возможно, относится не только к пелагическим личинкам двустворчатых, но и к личинкам брюхоногих моллюсков. Бентические фазы жизненного цикла пелагобентического типа представлены у двустворчатых моллюсков различными жизненными формами [Kühnelt, 1965]. Одни из них крепятся на твердом субстрате при помощи биссуса или цементирующего секрета и часто образуют конгрегаты. Другие зарываются в песок или сверлят твердый субстрат. Третьи — свободно передвигаются по поверхности грунта и часто имеют уплощенную форму и увеличенную площадь опоры. Сравнение разнообразия жизненных форм пластинчатожаберных моллюсков у личинок в толще воды и у взрослых в условиях дна показывает преимущественное развитие жизненных форм у взрослых.

Число примеров разнообразия структуры жизненных циклов по составу жизненных форм может быть легко увеличено. Исследования этой проблемы в разделе членистоногих только начина-

ся [Шарова, 1981]. Имеющиеся данные позволяют говорить о высоком темпе морфоэкологической эволюции у насекомых. Разнообразие структуры жизненных циклов по составу жизненных форм очень велико, особенно в этой наиболее многочисленной по числу видов группе животных.

Анализируя структуру жизненных циклов по составу жизненных форм, можно видеть, что здесь более выпукло выступают морфоэкологические характеристики циклов и создается возможность суждения о путях экологической эволюции внутри крупных таксономических групп. У животных и растений известны несколько типов ядерных циклов, когда меняется морфологическое состояние хромосомного набора [Райков, 1967].

Цикл с редукционным делением хромосом, которое следует немедленно вслед за образованием зиготы называется циклом с зиготической редукцией. В результате этого акта образуется поколение, которое имеет одинарный набор хромосом. Гаметы в конце цикла образуются митотическим путем. Таким образом этот тип жизненного цикла протекает в состоянии гаплоидного набора хромосом. Диплоидное состояние только у кратковременно существующей зиготы. Цикл этого типа имеют некоторые жгутиконосцы, по-видимому, многие споровики, а также зеленые и часть красных водорослей.

Цикл с редукционным делением хромосом, которое следует непосредственно перед образованием гамет, называется циклом с гаметической редукцией. В результате этого акта одинарный набор хромосом имеют только гаметы. Весь остальной цикл проходит в состоянии двойного или множественного набора хромосом. Цикл этого типа имеют инфузории, некоторые жгутиконосцы и все многоклеточные животные.

Цикл с гетерофазным чередованием гаплоидного и диплоидного состояний характерен тем, что одна его половина проходит в состоянии двойного, а другая половина — в состоянии одинарного набора хромосом. Среди животных этот тип цикла известен только у форамнифер, которые соответственно состоянию хромосомного набора делятся на две жизненные формы — одна с микросферической, а другая с макросферической раковиной. В растительном мире циклы с гетерофазным чередованием известны у бурых водорослей, мхов, папоротников и у высших растений, гаметофит которых значительно редуцирован.

В последнее время для некоторых групп позвоночных показана генетическая разнокачественность популяций, составляющих вид [Копвалов, 1980]. Структура жизненного цикла таких политипических видов пока не изучена. Однако можно заранее сказать, что исследования структуры жизненных циклов видов на основе морфогенетических признаков представляют обширное поле и дадут важные результаты для решения проблемы.

Итак, анализ разнообразия структуры циклов, проведенный по далеко неполным данным, показывает, что в поставленной проблеме существует множество неразрешенных задач. Большая часть

из них относится к морфоэкологическому направлению, но вместе с тем возникают вопросы более общего эволюционного плана. Одна из первых задач состоит в необходимости создания иерархической классификации жизненных циклов видов.

Морфогенетический признак, определяющий расположение акта редукционного деления хромосом в жизненных циклах организмов, позволяет разграничить все разнообразие организмов на наиболее крупные группы. Многоклеточные животные попадают в одну из них, так как все они имеют гаметическую редукцию хромосом.

Анализ разнообразия структуры жизненных циклов многоклеточных по составу онтогенезов позволяет классифицировать их на три группы. К первой группе относятся полиморфные многоклеточные, в циклах которых чередуются онтогенезы бесполой особи с онтогенезами мужских и женских особей (кишечнополостные, плоские черви, некоторые многощетинковые черви). К этой группе относятся также циклы полиморфных видов, в составе которых чередуются онтогенезы мужских и женских особей с онтогенезами женских особей, способных к партеногенетическому размножению (некоторые членистоногие). Ко второй группе относятся циклы мноморфных видов, в составе которых формируются онтогенезы гермафродитных особей (некоторые плоские черви, малощетинковые черви, некоторые моллюски). У мноморфных видов, представленных гермафродитными популяциями, циклы могут проходить с чередованием полового и бесполого поколений (цестоды), или с чередованием полового и партеногенетического поколений (некоторые трематоды), или без чередования поколений. Наконец, к третьей группе относятся циклы многоклеточных, в составе которых формируются онтогенезы только мужских и женских особей (многие моллюски, членистоногие и позвоночные).

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. И.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, том 1. Проморфология. М.: Изд-во АН СССР, 1964. 1—432 с.
- Белоусов Л. В.* Введение в общую эмбриологию. М.: Изд-во МГУ, 1980. с. 1—216.
- Генецинская Т. А.* Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 1—441 с.
- Догель В. А.* Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 1—464 с.
- Коновалов С. М.* Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 1—237 с.
- Кралец Э. Л., Кралец Х. А.* О приспособлении жизненных циклов фитонематод к агроэкосистемам.— В кн.: Паразитологические исследования в Прибалтике. Рига, 1976. с. 175—177.
- Криволицкий Д. А.* Понятие «жизненная форма» в экологии животных.— Журн. общ. биол., 1968, т. 28, № 2, с. 153—162.
- Криволицкий Д. А.* Современные представления о жизненных формах животных.— Экология, 1971, № 3, с. 19—25.
- Левин Г. Г.* Индивидуальность и жизненные циклы растений.— Бот. журн., 1964, т. 49, № 2, с. 272—280.
- Милейковский С. А.* Пелагический ларватоп и его биологическая роль в жизни моря.— Океанология, 1973, т. 13, № 2, с. 246—247.

- Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. Определители по фауне СССР, т. 70. М.: Изд. ЗИН АН СССР, 1960, с. 1—585.
- Несис К. Н. Экологическая классификация (жизненные формы головоногих моллюсков). Итоги науки и техники. Серия зоология беспозвоночных. М.: ВИНТИ, 1973, т. 2, с. 8—59.
- Преображенский Б. В. О номенклатуре жизненных форм кораллов.— В кн.: Биология моря, 1975, № 1, с. 23—30.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах.— Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III. Геоботаника, 1950, вып. 6, с. 7—204.
- Райков П. Б. Кариология простейших. Л.: Наука, 1967, с. 1—259.
- Свейников В. А. О типах личинок полихет.— Докл. АН СССР, 1963, т. 150, № 6, с. 1393—1396.
- Свейников В. А. Структура жизненного цикла дальневосточной мидии *Stenomytilus grayanus* (Dunker).— Докл. АН СССР, 1977, т. 236, № 4, с. 1028—1031.
- Свейников В. А. Морфология личинок полихет. М.: Наука, 1978, с. 1—151.
- Свейников В. А. Проблема жизненного цикла вида в экологической морфологии.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 144—145.
- Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.; Л.: ОГИЗ, 1932, с. 1—172.
- Шарова П. Х. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука, 1981, с. 1—350.
- Jägersten G. Evolution of the Metazoan Life Cycle. A comprehensive theory. London — New York: Academic Press, 1972. p. 1—282.
- Kühnelt W. Grundriss der Ökologie. Jena: VEB Gust. Fischer Verlag, 1965, p. 1—402.
- Thorson G. Reproduction and larval Development of Danish Marine Bottom Invertebrates, with Special Reference to the Planktonic larvae in the Sound.— Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Foiskeri-og Havungersogelser. Serie Plankton. 1946, Bind 4, N 1, p. 1—523.

УДК 592:591.4

## ПРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД И ЕГО РОЛЬ В ПОСТРОЕНИИ «БОЛЬШОЙ СИСТЕМЫ» ЖИВОТНОГО ЦАРСТВА

К. В. БЕКЛЕМИШЕВ

МГУ

Проморфология изучает симметрию животных, т. е. правила, по которым в их телах располагаются различные органы. Из расположения органов можно вывести свойственные каждой группе животных элементы симметрии: плоскости, оси и центры симметрии. В своей совокупности они составляют геометрический план строения животных. Иногда его называют основным планом и говорят, что проморфология занимается изучением основных планов строения животных. Как написал недавно А. В. Ивапов [1979, с. 59]: «В середине XX столетия классическая проморфология была возрождена В. Н. Беклемишевым [1944], который впервые произвел анализ всех групп животных с архитектурной точки зрения, применив метод сравнения. Он внес в архитектуру и проморфологию эволюционный принцип, освободив

их от изрядного палета натурфилософии, характерного для концепций Геккеля. У Беклемишева классическая проморфология получила свое завершение».

В 40–60-х годах проморфологический метод В. Н. Беклемишева не вызывал возражений. Однако за последние 10–15 лет стали проявляться новые взгляды или возрождаться более старые, и в настоящее время мы переживаем увлекательный момент в развитии морфологии беспозвоночных животных — поиск нового генерального направления этой науки. В ходе поиска одни исследователи по-своему применяют проморфологический метод, другие полностью или почти полностью его отвергают. В этой ситуации имеет смысл рассмотреть доводы сторон и изложить главные представления, положенные в основу проморфологического метода.

П. Г. Светлов [1967] первым выдвинул серьезные возражения против взглядов В. Н. Беклемишева, но сделал это с позиций «осевого мышления» (как он выражался) и даже внес вклад в развитие последнего. В частности, он описал новый тип осевых отношений — плагнаксонию, при которой ось яйца перпендикулярна дефинитивной оси тела. (Существует и клазнаксония [Беклемишев, 1970], при которой ось верхнего полушария трохофоры первоначально составляет прямой угол с осью дефинитивного тела, см. ниже.) Во время моего последнего разговора со П. Г. Светловым нам удалось максимально прояснить наши точки зрения. Для него не имели значения рекапитуляционные соображения. Если он видел, например, что ось метатрохофоры совпадает с осью яйца, для него это было протаксонным развитием, хотя он сознавал и признавал, что оно может быть результатом перестроек онтогенеза. Для него была, в первую очередь, важна кинетика процесса развития. Я же, в соответствии с изложенными выше взглядами В. Н. Беклемишева, обращал основное внимание на отыскание примитивных случаев, могущих пролить свет на историю возникновения онтогенезов. Вторичные случаи с этой точки зрения, по-моему, менее существенны. И прав А. В. Иванов [1979], когда он призывает отличать проморфологические ценогенезы от филогенетически значимых отношений.

Супруги Ивановы [Иванов, 1976, 1979 и др.; Иванова-Казас, 1975, 1977; и др.] выступают сейчас как главные противники полезности проморфологических критериев в эволюционных и систематических построениях. Они излагают материалы так, как будто в соотношении осей тела животных нет существенной правильности, и широко используют вторично измененные эмбриогенезы, где материальная преемственность между частями яйца и частями зародыша далека от прототипической. В результате недооценки проморфологических признаков А. В. и О. М. Ивановы, по моему мнению, оказались на уровне 30–40-х гг. при анализе строения животных, и их взгляды сильно сблизились со взглядами сторонников «архичеломатной гипотезы». Я подробно разобрал

эти взгляды в ряде рецензий [Беклемишев, 1978, 1979б, в] и пришел к выводу, что «архигеломатная гипотеза» может казаться правдоподобной лишь при частичном использовании существующих в литературе данных. Подробнее на этом пункте я здесь останавливаться не буду. Отмечу только, что А. В. Иванов (1979) в полемике с В. Н. Беклемишевым на с. 61 неправильно излагает его взгляды. А. В. Иванов в отношении 10 групп животных говорит, что В. Н. Беклемишев подходил к ним плагиаксонию. В действительности же (говоря современными терминами) В. Н. Беклемишев 7 из упомянутых групп считал клазиаксонными (см. выше), Kamptozoa — протаксонными, а у мшанок и форонид усматривал дейтераксонию. В. В. Малахов [1979] тоже обходится без проморфологических признаков при диагностике основных групп типов, и в результате у него получаются сборные таксоны вроде *Tentaculata* или *Spiralia*.

С другой стороны, Ю. С. Миничев и Я. И. Старобогатов [1972] с успехом применили проморфологические критерии в отношении трохофорных животных; Б. И. Иоффе [1979] — в отношении первичнополостных червей. Хотя последняя работа по духу скорее близка взглядам П. Г. Светлова, в ней сделаны систематические и эволюционные выводы и они, скорее всего, справедливы. Мнения о полезности проморфологического подхода придерживаюсь и я [Беклемишев, 1970, 1974, 1976, 1979а].

Такое положение дел вряд ли оправдывает мнение Иванова [1979, с. 60] о существовании «...неоправданной тенденции к чрезмерному преувеличению филогенетического значения проморфологии». Впрочем, мнение Иванова по этому вопросу недостаточно ясно, ибо он не формулирует, каково правильное (с его точки зрения) значение проморфологии для филогенетики. Но так или иначе дискуссия о проморфологии идет и кое-что интересное она уже принесла.

Как справедливо заметил К. Л. Паавер [1979], при развитии теории органической формы надо искать наиболее общие и инвариантные свойства морфологических структур. В какой мере могут претендовать на эту роль элементы симметрии организма, например плоскости и оси симметрии? Рассмотрение этого вопроса скоро выявило всю значимость того факта, что морфологическая полярность, физиологическая полярность и полярность оси дробления могут не совпадать между собой [Иоффе, 1979; Беклемишев, 1979 б, д]. Соотношения этих осей в онтогенезе могут быть очень сложными, а могут быть и простыми, но все разнообразие возможных случаев еще не сведено в систему. Нет полной ясности и в вопросе, что может дать для морфологического анализа выделение концов оси по Светлову, а что — по Беклемишеву. В частности, сюда относится вопрос, когда и в каком смысле можно считать бластопор признаком вегетативного полюса оси. Мне кажется, что вопрос о критериях при проведении осей — на данном этапе наиболее серьезный вопрос проморфологической дискуссии. Ее итоги, вероятно, существенно увеличат

возможности проморфологического метода. Пока же посмотрим, что он может дать нам сегодня.

Прежде всего, нужно кратко остановиться на отношении проморфологии к построению системы животных и построению филогенетического древа. Как известно, для построения «Большой Системы» мы не можем пользоваться палеонтологическими реконструкциями, и волей-неволей должны использовать метод морфологического выведения. В. П. Беклемишев неоднократно подчеркивал разницу между морфологической производностью и исторической преемственностью. Заведомый потомок может быть выведен из предка и чисто морфологически. Но черты предка с какой-то степенью достоверности могут быть выведены и из одной или нескольких известных нам более или менее родственных между собой форм, сохранивших некоторые примитивные особенности. Животное, чей план строения может быть выведен из плана строения видов какого-то таксона, имеет основание быть объединенным с ними в один таксон более высокого ранга или эти два таксона должны быть близко расположенными в системе животных. Строго говоря, проморфологический метод дает материал только для построения системы. Именно она и является итогом «Основ сравнительной анатомии беспозвоночных» [Беклемишев, 1944]. Для перехода от системы животных к их филогенетическому древу нужны дополнительные соображения. Имеется три этапа построения древа при отсутствии палеонтологических данных:

*Морфологическое выведение — система — древо.* Для того чтобы перейти от системы современных животных к филогенетическому древу, необходимо проделать одну сложную процедуру: расположить современных животных в порядке их примитивности. (Само собой разумеется, что в системе должна быть отражена и относительная близость всех таксонов.)

Система современных животных в принципе может быть представлена как график с таким числом осей, сколько учтено признаков, но одна из осей непременно должна быть осью примитивности. Для перехода от такой системы к филогенетическому древу ось примитивности приравнивается к оси времени. Именно такая процедура фактически всеми и применяется. При этом морфологические этапы убывающей примитивности превращаются в эволюционные этапы или уровни. Таксоны, выведенные из какого-то более примитивного таксона, оказываются в верхней части одной с ним ветви древа или хотя бы — близкой ветви. Таким образом, если мы методом морфологического выведения строим систему современных животных, которая предназначена для реконструкции филогенетического древа, мы должны обеспечить, чтобы эта система, с одной стороны, отражала отношения примитивности и производности, а с другой — разделение животного царства на главные, наиболее крупные таксоны. Первое условие даст нам эволюционные уровни, второе — основные ветви филогенетического древа.

С точки зрения проморфологии, наиболее крупные таксоны и ветви древа различаются основными планами строения, а уровни в пределах ветвей — этапами преобразования этих планов. В лекциях по сравнительной анатомии беспозвоночных, читанных им на биологическом факультете МГУ, В. Н. Беклемишев выводил понятие примитивности из понятия прототипа. Прототип есть план строения, из которого конкретные планы выводятся с использованием наименьшего числа отличий, он формулирует сходства всей группы. При построении прототипа частные признаки заменяются более общими, более примитивными. Наиболее примитивны формы, наименее уклоняющиеся от прототипа. Им свойственны только те признаки, которые являются общими для всех представителей данной группы. Наиболее примитивные мыслимые тела — структурно-однородные тела неопределенной формы; чем больше в теле изменчивых, неопределенных признаков, тем оно примитивнее. Наоборот, чем больше пространственных отношений мы устанавливаем, тем тело менее примитивно. Всякая совокупность несвязанных единиц примитивнее совокупности таких же единиц, так или иначе объединенных между собой. Неопределенное число гомотипных частей примитивнее всякого определенного числа. Дифференциация группы конструктивных единиц удаляет целое от прототипа и т. д.

Таким образом, если имеется морфологический ряд, за его начало принимаются формы с наименее определенными отношениями частей и, соответственно, элементов симметрии. При этом получается, что наиболее примитивна сферическая симметрия: у сферы бесконечно большое число осей симметрии бесконечно большого порядка и бесконечное число плоскостей симметрии. Причина тому — недифференцированность сферы, отсутствие на ней отличающихся точек или участков. Следующий этап — неопределенное, но конечное число осей и плоскостей, затем — убывание числа осей до одной и дифференциация ее полюсов, затем — утрата оси симметрии и переход к билатеральности, а затем и к диссимметрии. Надо подчеркнуть, что в ряду форм симметрии вращательная симметрия примитивнее билатеральной.

Этапы все большей определенности характерны и для появления и эволюции органов. Первый этап — орган просто появляется; ни число, ни местоположение органов еще не определено. Таковы, например, щупальца примитивных полипов: они расположены на головке гидранта, где попало, и число их строго не фиксировано. Никакой симметрии они организму не сообщают. Затем щупальца собираются в венцы, их положение в общем виде фиксировано, но только вдоль оси тела. По секторам они еще распределены неточно и число их велико. Ось полипа становится осью симметрии неопределенно большого порядка. Потом число щупалец уменьшается и строго фиксируется, а следовательно, определенной и постоянной становится величина угла между щупальцами. Ось тела становится осью того порядка, сколько есть щупалец. Если число щупалец уменьшается слиш-

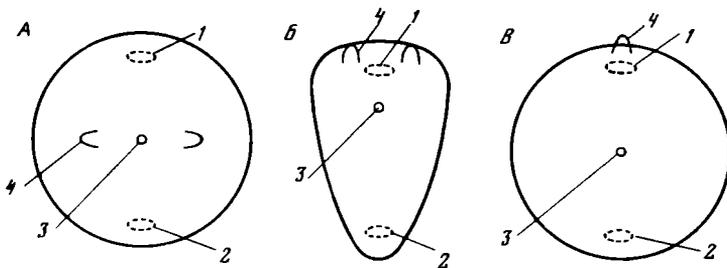


Рис. 1. Симметрия трех типов трохофорных личинок (схема)

А — радиальная симметрия личинок типа *Patella*; Б — билатеральная симметрия личинок типа *Loxosoma*; В — билатеральная симметрия личинок типа *Pedicellina*: 1 — рот, 2 — анус, 3 — аборальный орган, 4 — щупальце

ком сильно (например, до одного), возникает билатеральная симметрия.

Имеет смысл рассмотреть хотя бы на одном примере, что получается, если не использовать указанные критерии. Я. И. Старобогатов [1979] построил морфологический ряд личинок нескольких типов животных. Наиболее примитивной трохофорной личинкой он считает личинку типа *Pedicellina*, у которых редуцировано нижнее полушарие и имеется одно непарное щупальце в передней части верхнего. В действительности эта форма является вторичной и производной, что, в частности, видно по билатеральной симметрии ее верхнего полушария. Примитивными среди трохофор являются личинки типа *Patella* с двумя щупальцами по бокам тела, имеющие радиальную симметрию верхнего полушария (см. рис. 1). Нижнее полушарие у них развито нормально. Когда личинки подобного строения переходили к жизни на дне (как это и сейчас делают личинки пизших *Kamptozoa*), их нижнее полушарие редуцировалось, тело несколько вытягивалось, а щупальца смещались вперед, навстречу неизвестности. Позднее сближенные парные щупальца сливались в одно непарное. На такой стадии некоторые личинки снова перешли к плаванию, без длительной жизни на дне и со скоротечным метаморфозом. Их тело снова несколько округлилось, но его нижнее полушарие так и не восстановилось и осталось одно непарное щупальце, сообщающее таким личинками билатеральную симметрию. Я. И. Старобогатов упустил из виду этот ряд и положил идею о примитивности вторичноплактонных билатеральных личинок в основу рассуждений, которые из-за этого оказались мало правдоподобными.

Кроме способов установления примитивности, для проморфологического метода В. Н. Беклемишева характерны еще два методических приема.

Во-первых, он строго держался правила не выдумывать и не постулировать примитивных форм и структур, а только выводить

их из примитивных признаков известных нам видов. Это сильно уменьшало произвол — главный бич морфологических построений. Противоположный пример дает нам школа Ремане, который выдумал тетрамерного полипа и стал выводить из него всех билатерий. В результате построения Ремане оказались искусственными. Более того, положив в основу специализированную форму с эпителизованным фагоцитобластом<sup>1</sup>, он оказался вынужден выводить всех бесцеломных билатерий путем упрощения, что трудно согласовать с фактами. А. В. Иванов [1976], в общем поддерживающий Ремане, частично исправил положение, выводя сколецид отдельно от высших групп, но пожертвовав концепцией единства происхождения билатерий, которой гордился Ремане.

Во-вторых, В. Н. Беклемишев считал необходимым функционально объяснять каждый шаг морфологического выведения. В этом, конечно, он не был одинок. Но, вообще, в морфологическом выведении так часто встречается сильный субъективизм, что каждый случай строгости заслуживает тут упоминания.

В результате последовательного проведения единой методики и неукоснительности следования функционально объясняемым фактам проморфологический метод В. Н. Беклемишева является наиболее строгим из мне известных. Применение новых, проморфологических критериев позволило построить и качественно новую систему животных, включающую шесть основных подтипов билатерий, различающихся планами строения: сколецид, трохофорных, актипотрохных, вторичноротых, брахиопод и щетинкочелюстных. Они отходили от главного ствола первично планктонных многоклеточных на трех эволюционных уровнях: паренхимулы, полипа и гребневика. От этого же ствола отходят кишечнополостные и главное губки, которых многие авторы отделяют от остальных многоклеточных. Филогенетическое древо многоклеточных получилось у В. Н. Беклемишева монофилетическим, но с очень ранним расхождением стволов.

Сам В. Н. Беклемишев филогенетического древа не строил, сознательно ограничиваясь морфологическим выведением, но предоставил это дело мне, успевши дать основные указания и исправив первые варианты. Это древо, с учетом появившихся с тех пор фактов, было опубликовано [Беклемишев, 1979г]. Строилось оно по описанной выше методике перехода от системы к древу. Основные эволюционные уровни были выбраны самим В. Н. Беклемишевым и представляли собой этапы, на которых появлялись главные системы органов. Ветви древа различались основными планами строения животных. Из сопоставления ветвей и этапов, в частности, оказалось, что многие органы (па-

<sup>1</sup> На самом деле паренхима примитивнее, чем эпителий, т. к. в ней меньше порядка: и сами клетки не поляризованы, и расположены они не правильным слоем, а хаотически. В частности, поэтому неправ и Я. И. Старобогатов [1979], поставивший паренхиматозных личинок немертин после эпителизованных.

пример, нефридии, кровеносный аппарат, целопродукты) появлялись в отдельных стволах независимо и в разное время. Так нефридии появлялись у первичноротых раньше кровеносного аппарата, а у вторичноротых — позже. У исходных форм, стоявших на уровне не выше гребневика, этих систем органов еще не было вовсе. Если не учитывать основных планов строения и ограничить себя чисто органологическими рассуждениями, не будет возможности различать между собой главные эволюционные стволы и вместо филогенетического древа получится телеграфный столб.

В итоге можно констатировать, что проморфологический метод, разработанный 40 лет назад В. Н. Беклемишевым, до сих пор является непревзойденным по строгости и по надежности получаемых с его помощью результатов. Построенная на его основании «Большая Система» содержит наименьшее число субъективных допущений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1944.
- Беклемишев К. В.* Соотношение морфологических осей и таксономическая близость основных групп первичноротых животных. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 3, с. 302—315.
- Беклемишев К. В.* О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 2, с. 209—222.
- Беклемишев К. В.* Вариант эволюционного древа многоклеточных. — Эволюционная морфология беспозвоночных животных (сб. научн. трудов). Л.: Зоол. Ин-т АН СССР, 1976.
- Беклемишев К. В.* Рецензии на книгу: *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Т. I. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975; Т. II. Трохофорные, щупальцевые, щетинокочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. — Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 6, с. 947—949.
- Беклемишев К. В.* О значении проморфологических критериев для построения «Большой Системы» животного царства. — В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии (Материалы к Всес. совещ.). М.: Наука, 1979а.
- Беклемишев К. В.* Рецензия на книгу: *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных, т. I. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975, т. II. Трохофорные, щупальцевые, щетинокочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1979б, т. 84, вып. 2, с. 122—126.
- Беклемишев К. В.* Рецензия на книгу: *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожные и полухордовые. М.: Наука, 1978; Журн. общ. биол., 1979в, т. 40, № 3, с. 473—475.
- Беклемишев К. В.* Зоология беспозвоночных. Курс лекций. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979 г.
- Беклемишев К. В.* О полярности оси тела кишечнополостных. — Докл. на I координационном совещ. по кишечнополостным. Научный совет по проблеме «Биол. основы освоения, реконструкции и охраны животного мира». Л.: Зоол. ин-т АН СССР, МГУ, 1979 д.
- Иванов А. В.* Соотношение между Protostomia и Deuterostomia и система животного мира. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 8, с. 1125—1137.
- Иванов А. В.* О некоторых очередных задачах филогенетической морфологии беспозвоночных. — В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии (Материалы к Всесоюзному совещанию). М.: Наука, 1979.

- Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. т. I. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975; т. II. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977.
- Поффе В. И.* Сравнительно-эмбриологический анализ развития первичнополостных червей.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, т. 84, с. 39—62.
- Малахов В. В.* Проблемы построения системы раздела Bilateria.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии (Материалы к Всес. совещ.). М.: Наука, 1979.
- Мишчев Ю. С., Старобогатов Я. И.* Проблема торсионного процесса и морфологические перестройки у личинок трохофорных животных.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 10, с. 1437—1449.
- Наавер К. Л.* Проблемы развития теоретической морфологии.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии (Материалы к Всес. совещ.). М.: Наука, 1979.
- Светлов П. Г.* Соотношение морфологических осей в онто- и филогенезе разных групп животных.— Журн. общ. биол., 1967, т. 28, 5, с. 567—570.
- Старобогатов Я. И.* Эволюция целагических личинок первичноротых животных и проблема основных компонентов тела.— Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 2, с. 149—160.

УДК 591.8

## СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ГИСТОЛОГИИ

А. Н. СТУДИТСКИЙ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР

Эволюционная гистология как научная дисциплина, характеризующаяся точно обрисованным предметом исследования, постановкой специфических проблем и разработкой методов для их исследования, сложилась в нашей стране в классических трудах А. А. Заварзина, Н. Г. Хлопина и А. В. Румянцева. Предмет исследования этих замечательных ученых заключался в закономерностях эволюционных преобразований тканей, главная проблема сводилась к вскрытию специфичности тканевой эволюции, установлению ее особенностей среди эволюционных преобразований целых животных организмов. Что же касается методов исследования, то, наряду с классическим сравнительным методом, в эволюционной гистологии широко применялся экспериментальный метод, с помощью которого выявлялись свойства тканей, остающиеся скрытыми при описательном исследовании. На основе этих исследовательских подходов А. А. Заварзин построил свою знаменитую теорию параллельных рядов тканевой эволюции, Н. Г. Хлопин разработал теорию дивергентной эволюции тканей, А. В. Румянцев построил концепцию филэмбриогенеза тканей.

Главная характерная черта классической эволюционной гистологии заключалась в акцентировании закономерностей тканевой эволюции, вытекающих из природы тканей как интегральных компонентов конструкции многоклеточных животных организмов.

Из определения ткани (сложившегося при разработке вопросов эволюционной гистологии) как системы, или комплекса клеток, объединяемых общностью строения, функции и происхождения, складывалось и отношение к тканевой эволюции как к процессу преобразований тканей в филогенезе в связи с этими их свойствами — специфичностью структуры, функции и происхождения.

В закономерностях тканевой эволюции, вскрытых исследованиями А. А. Заварзина, Н. Г. Хлопина и А. В. Румянцева, существенный пробел заключается в отсутствии связи этих закономерностей с движущими силами эволюции. Здесь можно отметить, что предшественник классиков эволюционной гистологии и создатель эволюционной морфологии, включающей проблему тканевой дифференцировки в теорию эволюции, А. Н. Северцов также в качестве основной задачи разработанной им области эволюционной теории ставил выяснение путей и закономерностей морфологических преобразований животных организмов (видов) в филогенезе, не усложняя разработку этой проблемы постановкой вопроса о причинах (движущих силах) эволюции. Однако в творчестве А. Н. Северцова независимо от выдвинутого им тезиса о непричастности эволюционной морфологии к разработке эволюционной теории в целом, (т. е. ее независимости от проблемы движущих сил эволюции) конкретная разработка установленных им фактов и вытекающих из них эволюционно-морфологических закономерностей неизбежно вела к вскрытию непосредственных механизмов эволюции. Это относится не только к введению в систему эволюционно-морфологических закономерностей, обоснованных А. Н. Северцовым, экологического подхода, в частности, анализа связи форм двигательной активности животных с конструктивными изменениями двигательных органов (принцип интенсификации функций, принцип фиксации фаз и др.). К числу наиболее важных обобщений А. Н. Северцова, относящихся или примыкающих к проблеме факторов эволюции, принадлежит принцип зависимости эволюционных преобразований органов от наличных структур и функций организма. Этот принцип в самой общей форме был сформулирован Дарвином при обсуждении вопроса об относительной роли природы организма и природы действующих на него условий в индивидуальной изменчивости.

Решение этого вопроса было предложено Дарвином в такой формулировке: «Природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма» [Ч. Дарвин, Соч., 1939, т. 3, с. 277]. Другими словами, то, что Дарвин называл неопределенной изменчивостью, следует рассматривать как результат зависимости вызванного внешними условиями изменения, от природы данного организма, т. е. свойственных ему структур и функций.

Таким образом, наличное строение и функции организма определяют направление изменчивости, вызываемой действием окружающих условий. Тот же эволюционно-морфологический закон

был сформулирован А. Н. Северцовым. Вот почему есть основание называть этот закон правилом, или законом Дарвина — Северцова [Студитский, 1974].

Из закона Дарвина — Северцова вытекает чрезвычайно важный вывод о причинной зависимости эволюционных преобразований животных организмов от основных конструктивных признаков, характеризующих таксономическую группу. Таким таксономическим признаком для хордовых животных служит, как известно, хорда, с которой связано специфическое для типа расположение осевых органов (нервной трубки, кишечника, сомитов), которые, в свою очередь, определяют дифференцировку органов проксимального и дистального отделов тела и конечностей. Эти отношения между системами основных органов хордовых носят не только топографический, но и взаимозависимый характер. Хорда, как известно, развивается из верхней губы бластопора, которая играет роль первичного организатора развития.

Не вдаваясь в обсуждение вопроса о сложности взаимодействий между зачатком хорды и развивающимися под ее морфогенетическим влиянием осевыми органами, важно отметить, что направление эволюции хордовых животных, зависящее на каждом этапе от предшествующей организации, определено реально действующим морфогенетическим механизмом — индукционным взаимодействием между основным признаком типа — хордой и связанными с ней осевыми органами.

В механике развития неоднократно предпринимались попытки изображать морфогенез позвоночных в виде цепи индукционных процессов, начинающихся с индукции нервной трубки губой бластопора, продолжающихся индукционными взаимодействиями зачатков нервной системы с эктодермой, и завершающихся морфогенетическими и гистоморфогенетическими регуляторными взаимодействиями дефинитивных тканей [Needham, 1942; Уоддингтон, 1947, 1970]. Однако только И. И. Шмальгаузен [1938, 1964] определил направление конструктивной разработки проблемы онтогенетического и филогенетического формообразования на основе выдвинутой им концепции интегрирующих факторов индивидуального развития, реализующихся путем морфогенетических взаимодействий частей развивающегося организма.

Несмотря на включение в разработанную И. И. Шмальгаузенем теории фактора программирования онтогенеза посредством «наследственного кода хромосом» [1964, с. 132], основа его теории заключается в динамическом представлении о взаимоотношениях наследственности и структурообразования в развивающемся организме. «На первых порах развития, — говорит И. И. Шмальгаузен, — формообразование определяется организацией зиготы, унаследованной от одних родителей, и в особенности организацией яйцеклетки. Все позднейшие процессы определяются как перераспределением субстанций зиготы, так и установлением новых взаимодействий с внешней средой, в особенности последо-

вательными взаимодействиями частей самого зародыша» [1964, с. 133]. Важно отметить, что И. И. Шмальгаузен распространяет представление об определяющей роли взаимодействий частей на все стадии онтогенеза, включая и постэмбриональное развитие, на протяжении которого в формообразовательные взаимодействия вступают все рабочие структуры, подлежащие рабочей амортизации и последующему самообновлению, осуществляемому посредством формообразовательных взаимодействий между вторично развивающимися частями.

Концепция авторегуляции развития с помощью формообразовательных взаимодействий между частями развивающегося организма на всех стадиях онтогенеза выдвигает современную морфологию на уровень биологических дисциплин, владеющих средствами управления движением живой материи. Здесь можно отметить, что наиболее влиятельные биологические науки, добившиеся блистательных успехов в выяснении механизма основного биохимического процесса, лежащего в фундаменте жизни — синтеза белковых молекул, не нашли путей к вскрытию природы основного качества живых тел — их структурной интегрированности. Этим только объясняется весьма слабый для почти четвертьвекового развития в беспрецедентно благоприятствующих условиях выход молекулярной генетики в практику здравоохранения, физического воспитания, сельского хозяйства и других отраслей производства, связанных с управлением развитием живых тел.

Каждому здравомыслящему биологу ясно, что живой организм представляет собой структурно организованную и интегрированную систему, которая характеризуется непрерывно осуществляемым структурным приспособлением к меняющимся условиям существования. Среди всех живых тел человеческий организм выступает в качестве максимально сложно структурированной живой системы, которая, однако, доступна регуляции своей формы с помощью разнообразных средств воздействия, включая в первую очередь различные системы физического воспитания, а также гормональные, гуморальные (витамины, ферменты, соли) и пищевые факторы. Управление развитием с помощью этих средств представляет собой основную платформу, с которой морфология и в первую очередь эволюционная морфология, включая эволюционную гистологию, может совершить скачок на новый уровень среди других биологических дисциплин.

Каково место эволюционной гистологии в осуществлении этого скачка? Для точного ответа на этот вопрос необходимо иметь в виду динамическое представление о живом организме как непрерывно, от первого деления дробления оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти, строящейся иерархически структурированной системе. Организм строится на протяжении всей его жизни. Это значит, что из сложно взаимодействующих органов (или — в эмбриогенезе — из их зачатков) строится весь организм как целое, из морфогенетически взаимодействующих тканей

строятся органы, из морфогенетически взаимодействующих клеток строятся ткани, и из морфогенетически взаимодействующих органелл строятся клетки (наиболее демонстративный пример строительства клетки из органелл — спермиогенез, где каждая система органелл строит специфическую часть спермия). Каждый раздел современной морфологии — цитология, гистология, эмбриология, постнатальная онтогенетика — должен направлять усилия на вскрытие механизмов структурообразования на каждом уровне структурной интеграции организма. Эволюционный момент в изучении этих механизмов заключается в том, что каждый из них наследственно детерминирован своим эволюционным прошлым. Интеграция (нерасхождение) бластомеров эмбриона определена механизмом, возникшим при интеграции первого многоклеточного организма из клона-колонии его одноклеточного предка, интегрированного общим пищевым актом. Механизм формирования разного типа гаструл рекапитулирует механизм интеграции первых многоклеточных организмов вокруг пищевого объекта. Постэмбриональные морфогенетические механизмы рекапитулируют механизмы эмбриональных морфогенезов тех же органов, подобно тому, как, например, регенерация хрусталика у взрослых амфибий рекапитулирует механизм его эмбрионального морфогенеза.

Тканевые системы в эволюционной морфологии занимают особое место. Ткани — это строительные материалы и одновременно строительные механизмы органов. Органы состоят из клеток. Но у многоклеточных организмов клетки объединены в системы, представленные тканями, механизм интеграции которых рекапитулирует механизмы объединения клеток в первичные тканевые системы у древнейших многоклеточных животных. Тканевая эволюция заключалась в приобретении тканями различных строительных свойств, определивших структурные характеристики основных тканевых типов: (эпителиальной, или покровной, соединительной, или арматурной, опорной, включающей костную, хрящевую и плотную соединительную ткань, сократимой — мышечная ткань и системы связующих тканей — сосудистой, нервной и сухожильной), и их морфогенетические свойства (механизмы строительства органов).

Для тканевой эволюции, как и для всех других структурных эволюционных процессов, обязательен закон Дарвина — Северцова, ограничивающий (но не полностью исключаящий) возможности тканевых превращений. В ходе тканевой эволюции (эволюционных преобразований строительной функции тканей) для осуществления сходных строительных функций при развитии новых органов, прежде всего, мобилизуются ткани одной строительной группы, как, например, для формирования выстилки пищеварительных желез мобилизуется покровная ткань кишечной трубки, кожных желез — покровная ткань кожи. Однако в ходе эволюции не исключена рекапитуляция первичной дифференцировки каждой из исходных тканей (эктодермы, энтодермы, мезодермы) на пять тканевых (строительных) типов. Из нейроглии (входя-

щей в состав связующих тканей) в ходе эволюции хордовых возникли покровные ткани (пигментный эпителий сетчатки), арматурные ткани (собственно неврогля), сократимые ткани (мышцы радужки), опорные ткани (твердые оболочки мозга и соответственно глаза).

То же можно сказать о некоторых покровных тканях и соединительной ткани, проявляющих тенденцию к взаимным превращениям в ходе эволюционных преобразований некоторых органов. Для правильного понимания перспектив развития современной морфологии важно иметь в виду, что эволюционная структурная динамика тканей (участие в строительстве сложных органов) сопровождается развитием и совершенствованием механизмов формообразования органов, представленных морфогенетическими взаимодействиями органов.

В пределах краткой статьи нет возможности привести даже основные факты, демонстрирующие механизмы формообразовательной активности тканей, строящих различные органы. Следует, прежде всего, отметить, что по характеру своей реализации тканевые формообразовательные механизмы обладают сходством с эмбриональными индукционными механизмами, но в то же время весьма существенно от них отличаются в том отношении, что охватывают не только первичное органообразование, но и вторичное развитие органов, осуществляющееся на основе функциональной амортизации и физиологической регенерации органов. Наиболее демонстративные модели, на которых всесторонне изучены механизмы морфогенетической строительной активности тканей, — регенераты трубчатых костей, мышц, нервов, сосудов, некоторых желез (печень, надпочечник), кожи и других органов [Студитский, 1954, 1959, 1964; Румянцева, 1960; Женевская, 1974; Голуб, 1974]. Чрезвычайно демонстративны морфогенетические взаимодействия тканей — хрящевой и костной, обеспечивающие вторичное развитие костей после полного поднадкостничного вылуцивания диафизов [Студитский, 1973; Studitsky, 1978]. Костно-хрящевая модель, возникающая на месте удаленного диафиза за счет строительной активности эпифизарных хрящей и надкостницы, перестраивается под воздействием эпифизарной хрящевой ткани, полностью восстанавливая форму и структуру костного органа. Хрящевая эпифизарная ткань действует как индуктор морфогенеза диафиза при пересадке под кожу, а также при полном удалении диафиза вместе с надкостницей. Введение целлофановой пленки, преграждающей путь обмена тканевыми стимуляторами морфогенеза, между эпифизом и диафизом приводит к опухолевой трансформации тканей [Студитский, 1966].

Наиболее демонстративная модель морфогенетических тканевых взаимодействий — регенерат мышечного органа, развивающийся на месте удаленной мышцы из аутотрансплантированной измельченной мышечной ткани [Студитский, 1959, 1977; Румянцева, 1960; Женевская, 1974]. На этой модели вскрыты основные закономерности строительной (пластической) функции тканей,

выступающих при вторичном развитии органов в качестве строительных материалов и строительных механизмов. Строительная (пластическая) функция тканей реализуется в процессах, носящих регуляционный характер, в силу чего им предложено название тканевой регуляции [Студитский, 1964, 1977]. С помощью моделей вторичного развития органов разработаны приемы восстановления костей, мышц и других органов, представляющие интерес для хирургической клиники [Студитский, 1977]. И. И. Шмальгаузен [1964] отметил роль нарушений тканевой регуляции (в частности, путем обертывания мышц целлофановой пленкой) в опухолевой трансформации органов.

Существенное значение моделирование вторичного морфогенеза органов имеет для разработки научной теории функционального приспособления. Этот процесс принято трактовать как результат усиления притока пищевых веществ к интенсивно работающим органам и соответственного повышения происходящих в них синтетических процессов, обуславливающих рабочую гипертрофию. Моделирование вторичного развития мышечных органов с помощью аутотрансплантации измельченной мышечной ткани позволило установить, что механическое разрушение мышечных волокон (моделирующее их рабочее разрушение) влечет за собой восстановительный процесс, сопряженный с синтезом веществ (миотрофинов), которые стимулируют строительную (морфогенетическую) активность как в самой мышечной ткани, так и в прилегающих тканях (сосудистой, нервной, соединительной). Одновременно пластическое (строительное) состояние развивается в центральных приборах нервной системы, стимулируя рост и дифференцировку мышц. Закономерности морфогенетических взаимодействий тканей, входящих в состав мышц и ЦНС, выявляются экспериментально с аутотрансплантацией измельченной мышечной ткани в различные участки нервной системы. Из экспериментов с выяснением форм взаимодействий мышечной ткани с другими тканевыми системами вытекают факты, на основе которых возникает возможность разработки современной (экспериментально обоснованной) теории физического воспитания и тренировки мышц.

Приведенные примеры разработки экспериментально-морфологических подходов к управлению строительными процессами в организме животных и человека позволяют сделать заключение, что эволюционная гистология на современном этапе входит в круг биологических дисциплин, заслуживающих максимального общественного внимания и всесторонней поддержки. Человечество вступает в период, когда от науки требуется самый интенсивный поиск путей отдачи ее теоретических достижений практике общественного производства, и в первую очередь удовлетворению материальных и духовных потребностей человека. Истекшая четверть века (1950—1975) или даже тридцатилетие (1950—1980) в мировой биологической науке протекли как эра молекулярной биологии, от которой все культурное человечество ожидало решения

самых капитальных проблем, относящихся к управлению жизненными процессами в интересах практики общественного производства. Однако к концу истекшего тридцатилетия все более и более ясным становится, что, несмотря на блистательные успехи молекулярной биологии в области управления синтезом белковых молекул, никаких существенных сдвигов в сфере управления жизненным процессом в целом в результате внедрения молекулярно-биологических методов не получилось.

Каждому здравомыслящему биологу ясно, что живые тела представляют собой не наборы, пусть даже самые сложные, биохимических процессов, программируемых и регулируемых нуклеотидным кодом нуклеиновых кислот, а сложно структурированные системы, самоуправляемые посредством сложных, и в первую очередь морфогенетических взаимодействий между частями на всех уровнях структурной организации каждой из этих систем. Разумеется, это не означает, что перед молекулярно-биологическим направлением уже закрылись пути к управлению жизненными процессами. Биохимия по-прежнему составляет важнейшую отрасль биологической науки, вооружающую все остальные сферы биологических исследований точным знанием химической природы действующих в организме всевозможных жизненных процессов, в том числе и формообразовательных процессов. Однако весь предшествующий опыт развития биохимии, включая молекулярную биохимию, убеждает в том, что путь к познанию механизмов формообразования лежит не через химический анализ действующих в формообразовательных процессах факторов, а через экспериментальное выявление реальных морфогенетических взаимодействий, в том числе факторов тканевой регуляции, с помощью которых строятся все рабочие части организма. Необходимо иметь в виду, что вся органическая природа состоит из непрерывно строящихся, саморазрушающихся и самовосстанавливающихся живых тел, познание которых, ведущее к управлению этими строительными процессами, должно базироваться на изучении строительных материалов и строительных механизмов, действующих в живых телах.

Совершенно очевидно, что творческое соревнование двух основных направлений в современной биологической науке — аналитического (молекулярно-биологического) и синтетического, или интегративного (эволюционно-морфологического), может развиваться с привлечением только такого критерия истины, как практика общественного производства. Эволюционная морфология по ряду разделов, в том числе по разделу эволюционной гистологии, вступает в период отдачи результатов теоретических достижений в практику народного хозяйства.

Управление строительными (морфогенетическими) процессами в животном организме, пути к которому открыты в результате применения экспериментальных методов в эволюционной гистологии, представляет собой ключ к решению актуальных задач здравоохранения, физического и духовного воспитания, а так-

же различных отраслей сельского хозяйства. Морфология, как одна из ведущих биологических дисциплин, может занять и удерживать принадлежащее ей в системе естественных наук место только при условии проверки ее достижений в свете практических задач, волнующих современного человека.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Голуб Д. М. (ред.). Проблемы органо- и ганглиопексии. Минск: Изд-во Белорус. АН СССР, 1974.
- Женевская Р. П. Нервно-трофическая регуляция пластической активности мышечной ткани. М.: Наука, 1974.
- Румянцева О. И. Пластические свойства скелетно-мышечной ткани. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
- Студитский А. Н. Закономерности восстановления мышц у высших позвоночных животных.— Труды Ин-та морф. животных АН СССР, 1954, вып. 11, с. 7—39.
- Студитский А. Н. Экспериментальная хирургия мышц. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
- Студитский А. Н. Тканевая регуляция и ее биологическое значение.— Архив. анат., гистол. и эмбриол., 1964, т. 46, № 1, с. 29—49.
- Студитский А. Н. Дисрегуляционная теория рака и экспериментальные основы теории противораковой защиты.— В кн.: Экспериментальная гистология опухолевого роста. М.: Наука, 1966, с. 215—260.
- Студитский А. Н. Тканевые взаимодействия при регенерации и трансплантации костей и мышц.— В кн.: Регуляторные механизмы регенерации. М.: Медицина, 1973, с. 58—65.
- Студитский А. Н. Правило Дарвина — Северцова и его значение для современной эволюционной теории.— Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1974, т. 76, с. 1439—1441.
- Студитский А. Н. Трансплантация мышц у животных. М.: Медицина, 1977. Труды Института морфологии животных АН СССР, вып. 11. Под ред. Студитского А. Н. М.: Наука, 1954.
- Уоддингтон К. Х. Организаторы и гены. М.: ИЛ, 1947.
- Уоддингтон К. Х. На путях к теоретической биологии. М.: Мир, 1970.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Изд-во АН СССР, 1938.
- Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964.
- Needham J. Biochemistry and morphogenesis. Cambridge: University Press, 1942.
- Studitsky A. N. Active forms of natural selection and its roles in evolution.— In: Proc. Symp. Natur. Select. Liblice, 1978. Praha: CSAV, p. 761—776.

## РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ ПАРАЛЛЕЛИЗМА НА ПРИМЕРЕ РАБОТ КАФЕДРЫ ЦИТОЛОГИИ И ГИСТОЛОГИИ ЛГУ

А. А. ЗАВАРЗИН

Кафедра цитологии и гистологии Ленгосуниверситета,  
лаборатория сравнительной гистологии БяНИИ

Внедрение новых методов исследования и углубление наших представлений об организации тканевых структур позволяет проводить значительно более детальные сопоставления сходных в функциональном отношении тканей у разных животных. В связи с этим резко возрастает значение широких сравнительно-гистологических и сравнительно-цитологических исследований. Они необходимы не только для разработки общих проблем эволюционной морфологии, но и для углубления наших знаний в таких общебиологических вопросах, как вопросы репродукции и дифференциации клеток и их взаимоотношения в тканевых и клеточных системах.

На кафедре цитологии и гистологии Ленгосуниверситета развернута серия сравнительно-гистологических работ по изучению кожных и кишечных эпителиев и системы клеточных элементов крови у разных групп низших позвоночных и беспозвоночных животных. Эти работы в теоретическом плане базируются на основных положениях теории параллелизма тканевых структур акад. А. А. Заварзина [1945, 1947] в ее современной интерпретации [Заварзин, 1976].

Наиболее обширная серия исследований с помощью комплекса современных методов (авторадиография с  $^3\text{H}$ -тимидином и предшественниками синтеза белка, РНК и полисахаридов, электронная микроскопия, гистохимия) проведена нами на кишечных эпителиях (рис. 1). В некоторых классах многоклеточных (рыбы и амфибии у позвоночных; полихеты и моллюски беспозвоночных) исследованы кишечные эпителии у ряда близкородственных форм в пределах каждого класса. Наряду с этим мы имеем возможность сопоставить кишечные эпителии у представителей далеко отстоящих классов первичноротых и вторичноротых животных. В плане развития теории параллелизма существенный интерес представляют также и такие тупиковые и вторичноизмененные животные, как асцидии, брахиоподы и приапиды. У них модификации типовых признаков организации кишечных эпителиев могут быть особенно своеобразными.

Предварительный анализ большого сравнительно цитологического материала относительно всасывающих клеток (наши и литературные данные) показывает, что этот тип клеток характеризуется относительным постоянством своей ультраструктурной организации у представителей разных классов позвоночных животных (рыбы, амфибии, птицы, млекопитающие). Всасывающие

клетки позвоночных характеризуются наличием сложного аппарата микроворсинок, дифференцированными и разнообразными межклеточными контактами. Клеткам свойственна функциональная и, по-видимому, морфобioхимическая компартиментализация, обуславливающая разделение внутриклеточного транспорта всасываемых веществ и веществ, используемых в процессах внутриклеточного метаболизма. Секреторная функция всасывающих клеток позвоночных незначительна и обеспечивает лишь интенсивное обновление мембранных и надмембранных структур апикального комплекса.

Всасывающие клетки кишечного эпителия у изученных представителей беспозвоночных животных (наши и литературные данные) имеют сходные со всасывающими клетками позвоночных типовые признаки ультраструктурной организации (развитый аппарат микроворсинок, сложная система межклеточных контактов, развитая мембранная система). Однако у беспозвоночных животных, как у разных представителей одной группы, так и у представителей разных групп животных, конкретные модификации организации всасывающих клеток значительно более разнообразны, чем у позвоночных животных. У беспозвоночных наблюдаются более сложные и многообразные взаимоотношения между собственно всасывающей и вспомогательной секреторной функциями. Так, например, по нашим данным [Заварзин, Пуниц, 1979; Пуниц, Заварзин, 1979], в кишечном эпителии приапулид имеются всасывающие клетки с ярко выраженной секреторной дифференцировкой и клетки, где такая функция не получает большого развития (рис. 2, А). У полихет из семейства афтодитид [Заварзин, Пуниц, 1981] во всасывающих клетках кишечного эпителия гармонично сочетаются признаки и всасывающей и секреторной специализации (рис. 2, б). С другой стороны, у некоторых сидячих полихет (пектинария, пескожил), а также у перенд в кишечном эпителии имеется аналогичная позвоночным дифференцировка на типичные всасывающие и типичные секреторные клетки [Заварзин и др., 1976; Кагановская, 1976, 1978, 1979]. Специфическими для первичноротых беспозвоночных типовыми особенностями кишечных эпителиев являются своеобразные надстройки усложнения апикального аппарата всасывающих клеток — перитрофические мембраны. Они весьма разнообразны по источникам развития и своей структуре. Нам удалось обнаружить такие образования у приапулид, сидячих и хищных полихет и тем самым несколько расширить наши представления об этих интересных и важных структурах поверхностного аппарата всасывающих клеток.

Общими типовыми особенностями пищеварительных клеток в кишечных эпителиях животных с внутриклеточным пищеварением являются развитие у пищеварительных клеток белоксинтезирующего и лизосомального аппаратов, а также весьма гетерогенная морфология этих клеток в зависимости от фазы пищеварительного цикла. Эти клетки обнаруживают сходную ультраструк-

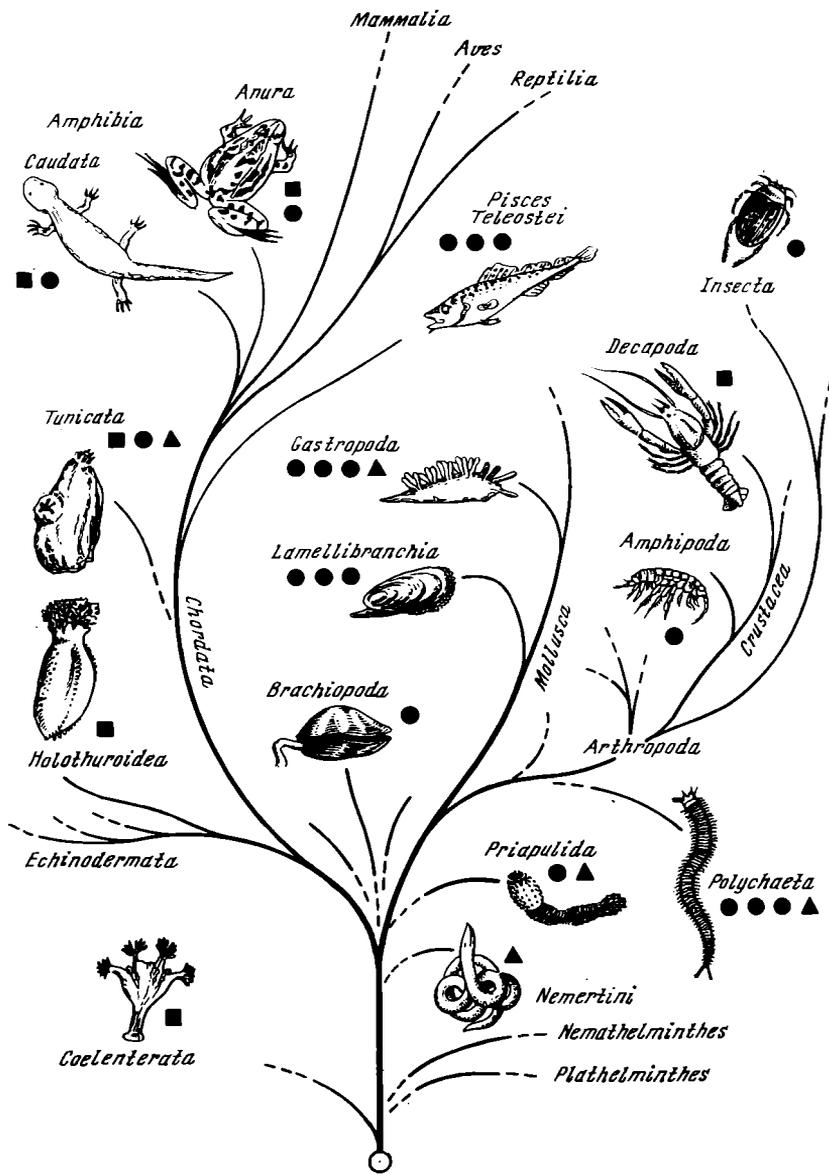
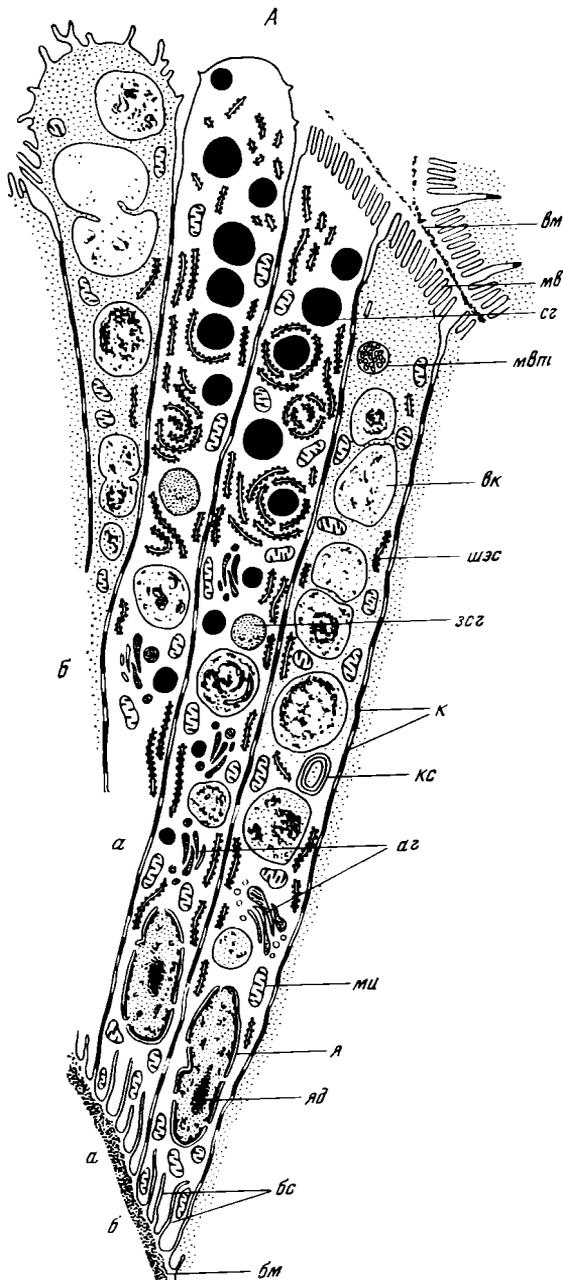
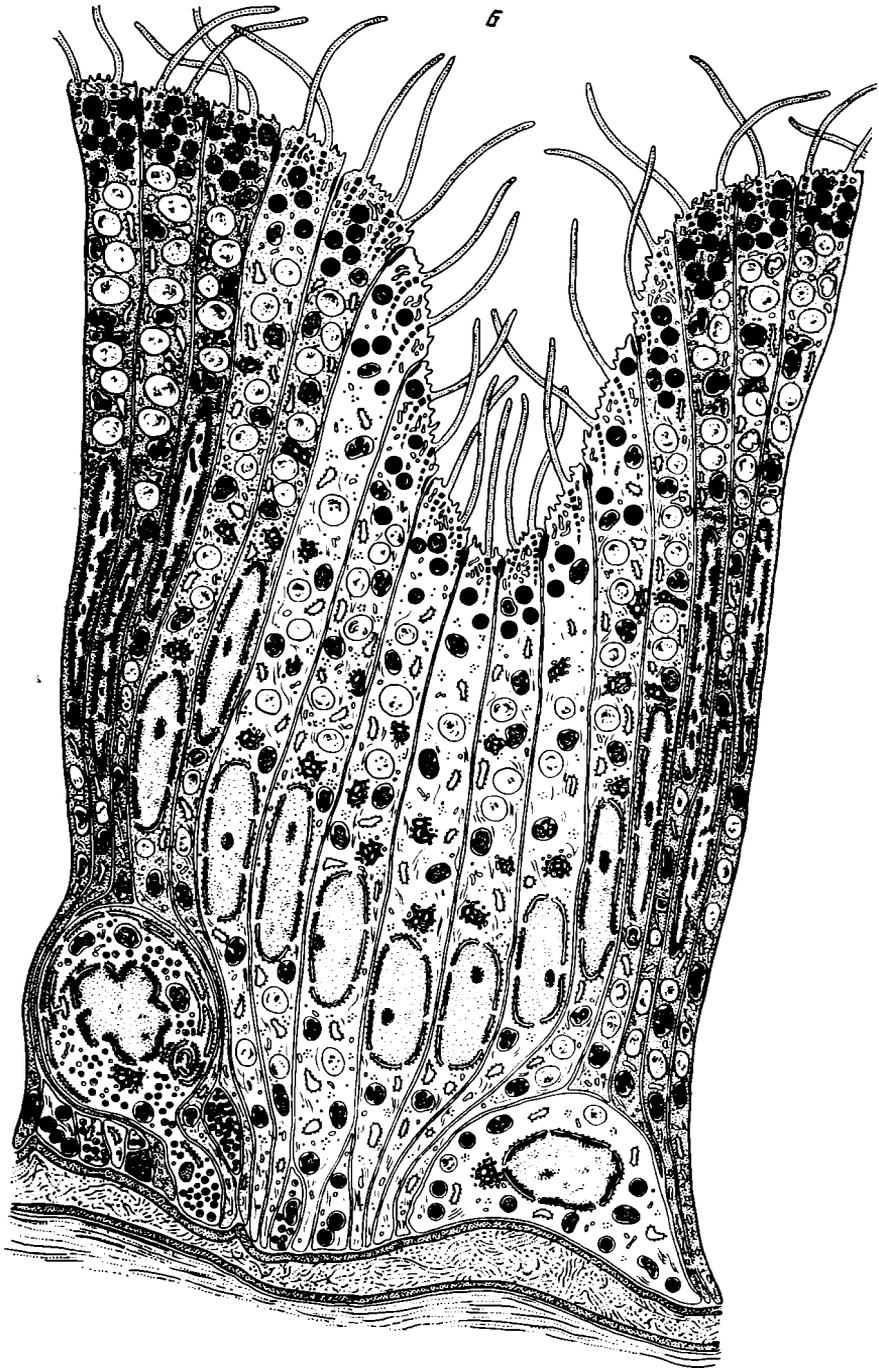


Рис. 1. Схема филогенетического дерева многоклеточных животных  
 ● — число видов, использованных для изучения кишечного эпителия; ▲ — то же, кожного эпителия и ■ — клеточные элементы крови и соединительной ткани

**Рис. 2.** Схемы, характеризующие ультраструктурную организацию основных типов клеток в кишечном эпителии приапид (А) [Пунин, Заварзин, 1980] и хищных полихет из семейства афродитид (Б) [Заварзин, Пунин, 1981]

- вм — поверхностная внеклеточная структура;
- мв — микроворсинки;
- сг — секреторные гранулы;
- мвт — мультивезикулярное тело;
- ок — вакуоль;
- шэс — широкая эндоплазматическая сеть;
- зсг — зернистые секреторные гранулы;
- к — межклеточные контакты;
- кк — концентрические структуры;
- аг — аппарат Гольджи;
- ми — митохондрия;
- я — ядро;
- яд — ядрышко;
- бс — базальные складки;
- бм — базальная мембрана;
- а — секреторно всасывающие клетки;
- б — всасывающая клетка





турную организацию у таких отдаленных групп животных, как голожаберные моллюски и брахиоподы [Обухова, 1975, 1978; Пущин, Филатов, 1980]. У пищеварительных клеток голожаберных моллюсков прослежены последовательные стадии пищеварительного цикла и определена его общая продолжительность. В этих клетках выявлены трубчатые структуры, образованные впячиванием плазматической мембраны. Эти структуры относятся, по-видимому, к одному из вариантов, так называемых постоянных пиноцитозных комплексов. Постоянные пиноцитозные комплексы описаны в пищеварительных клетках кишечного эпителия клещей, пластинчатожаберных моллюсков, асцидий и в клетках кишечного эпителия новорожденных млекопитающих.

Известный сравнительно-цитологический интерес представляют полученные нами данные по вспомогательным секреторным клеткам в кишечных эпителиях разных групп беспозвоночных животных. Так, например, у полихет и брахиопод выявлена особая система базальных, по-видимому, нейроэндокринных клеток (рис. 2, Б). В кишечном эпителии пескожила описаны вспомогательные клетки, аналогичные клеткам эпителия желудка позвоночных [Кагановская, 1976, 1978, 1979]. Особого внимания заслуживают секреторные клетки в эпителии средней кишки пластинчатожаберных моллюсков. По некоторым гистохимическим тестам и признакам ультраструктурной организации они напоминают инсулинпродуцирующие клетки круглоротых [Казаков, 1977]. Наличие гормональной регуляции углеводного метаболизма у моллюсков выявлено в современных сравнительно-биохимических исследованиях.

Полученные в наших работах и имеющиеся в литературе данные по дифференцировке всасывающих, пищеварительных и вспомогательных клеток в кишечных эпителиях разных групп многоклеточных животных свидетельствуют о широком распространении здесь явлений параллелизма и конвергенции. Последние обусловлены, в первую очередь, тем обстоятельством, что специализация рассмотренных выше клеток происходит на основе гипертрофии общих для всех эукариотных клеток функций (трансмембранный и внутриклеточный транспорт, транспорт в мембранной упаковке, секреторная функция).

Интересные, на наш взгляд, результаты дали и целенаправленные широкие сравнительно-гистологические исследования системных аспектов организации кишечных эпителиев. Наиболее адекватным методом для выяснения внешних проявлений сложной внутренней системной организации процессов репродукции и дифференциации клеток в однослойных пластах является метод тимидиновой автордиографии. Этот метод позволяет точно локализовать расположение стволовых (недифференцированных) и полустволовых, камбиальных (клеток с признаками дифференцировки, но находящихся в цикле репродукции) клеток. Он дает также возможность определить количественные соотношения стволовых, полустволовых и дифференцированных клеток и ряд других

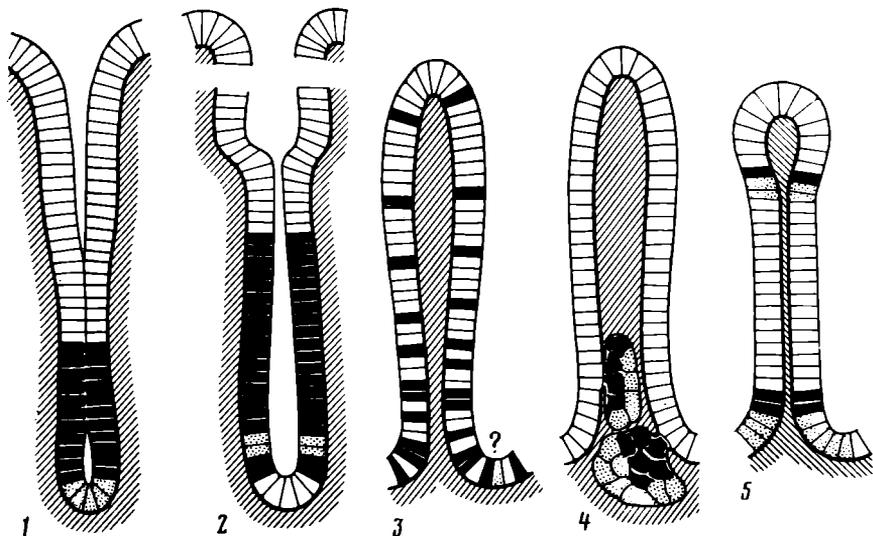


Рис. 3. Схемы, отражающие организацию пролиферирующих клеток в кишечном эпителии позвоночных животных и у асцидий

Точки — стволовые недифференцированные клетки, темные — пролиферирующие, но уже вступившие на путь дифференцировки полустволовые камбиальные клетки; 1 — эпителий костистой рыбы наваги; 2 — то же, мышевидных грызунов; 3 — то же, травяной лягушки; 4 — то же, аксолотля; 5 — то же, желудка асцидий

объективных количественных критериев, характеризующих и интенсивность репродукции и интенсивность обновления исследуемой тканевой системы.

Метод тимидиновой автордиографии был с успехом использован для изучения организации кишечного эпителия млекопитающих (рис. 3, 2). Однако в отношении кишечного эпителия представителей других классов позвоночных и беспозвоночных животных до последнего времени имелись лишь единичные более или менее детальные исследования. Более систематическое и более широкое использование метода  $^3\text{H}$ -тимидиновой автордиографии позволило нам сделать ряд важных, на наш взгляд, выводов об общих системных закономерностях организации кишечных эпителиев многоклеточных животных. Нам удалось, в частности, показать ошибочность тезиса о том, что в ряду позвоночных имеет место прямолнейное усложнение организации кишечного эпителия от диффузного распределения камбиальных клеток у рыб к четкому топографическому выделению сложноорганизованной системы пролиферирующих клеток у млекопитающих и птиц [Кульминская и др., 1968]. В наших работах в пределах каждого класса низших позвоночных животных (бесхвостые и хвостатые амфибии, разные виды костистых рыб) нам удалось выявить варианты более или менее выделенной топографической диффе-

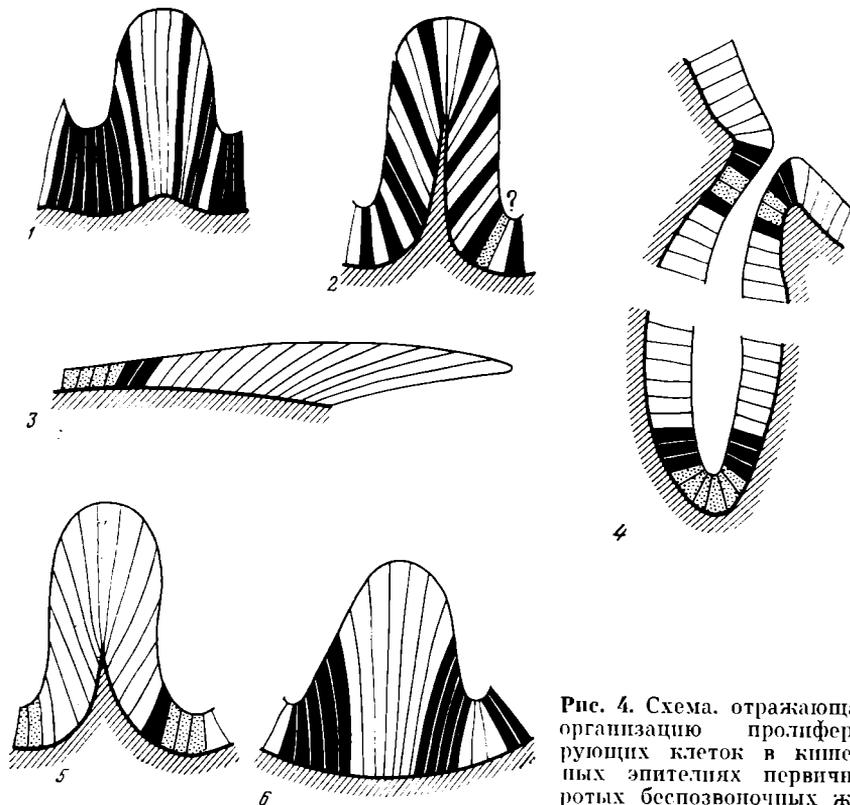


Рис. 4. Схема, отражающая организацию пролиферирующих клеток в кишечных эпителиях первичноротых беспозвоночных животных

1 — эпителий приапулид; 2 — полихеты; 3 — эпителий протока, связывающий латеральные выросты с полостью кишки у полихеты из семейства афродитид; 4 — эпителий бокоплава (ракообразные); 5 — голожаберный моллюск; 6 — беззамковая брахиопода

ренциации стволовых недифференцированных клеток (рис. 3, 1, 3, 4) и варианты различной скорости обновления кишечного эпителия [Заварзин, 1976; Лапская, 1974; Афанасьева, 1979, 1981]. Более того, даже у асцидий в эпителии желудка, по нашим и литературным данным [Кучко, 1978; Токмакова, Прокopenko, 1975; Токмакова, 1980], в пределах одной складки слизистой оболочки имеется две четко топографически выделенные системы пролиферирующих клеток (рис. 3, 5) с разными программами дифференцировки. Аналогичные отношения характерны и для кишечного эпителия беломорского бокоплава, представителя высших первичноротых животных (рис. 4, 4). С другой стороны, в кишечном эпителии приапулид отсутствуют особые недифференцированные стволовые клетки. Клетки с признаками дифференцировки, но сохраняющие способность к репродукции, распределены равномерно в эпителиальной выстилке кишки (рис. 4, 1).

В кишечном эпителии афродитид при отсутствии специальных стволовых клеток места гибели закончивших свой жизненный цикл клеток приурочены к вершине складок. Сохраняющие способность к синтезу ДНК и репродукции клетки располагаются преимущественно в промежутках между складками (рис. 4, 2). Однако такая организация характерна у афродитид лишь для эпителия средней кишки. В эпителии латеральных выростов и связывающих их с полостью кишки протоков имеются и стволовые и полустволовые клетки. При этом в эпителии протоков они образуют топографически организованную камбиальную систему (рис. 4, 3).

У исследованных нами животных с внутриклеточным пищеварением в организации процессов репродукции и физиологической регенерации в кишечном эпителии наблюдаются модификации, аналогичные рассмотренным выше модификациям у животных с полостным пищеварением. Так, у брахиопод в основании складок в эпителии пищеварительных желез не удалось обнаружить стволовых недифференцированных клеток (рис. 4, 6). У пластинчатожаберных [Пуниц, 1978а] и голожаберных [Обухова, 1975] моллюсков стволовые недифференцированные клетки хорошо выражены в участках эпителия между складками (рис. 4, 5). У голожаберных моллюсков имеется сложная связь между системой стволовых и полустволовых клеток пищеварительной железы с пролиферирующими клетками кнidosаков, дифференцированные клетки которых осуществляют защитную функцию.

Краткий обзор системных аспектов организации кишечных эпителиев у первичноротых и вторичноротых животных позволяет сделать следующие выводы. У разных групп животных и в пределах одной группы, и даже у одного животного в разных отделах пищеварительного тракта мы имеем целый спектр модификаций организации процессов репродукции и дифференциации клеток. Эти модификации не выходят, однако, за пределы общего типового признака обновляющейся однослойной тканевой системы. Следует с большой осторожностью распределять обнаруженные варианты по высоте совершенства организации, лишь на основе более или менее выраженной дифференциации системы пролиферирующих клеток. Эпителии с диффузным распределением камбиальных клеток отличаются большой пластичностью. Это может иметь адаптивное значение, особенно у животных с сезонной перестройкой кишечного эпителия. Так, в частности, у бесхвостых амфибий весной в кишечном эпителии наблюдаются сложные морфогенетические процессы. Эпителий по своей организации приобретает черты сходства с эпителием хвостатых амфибий, с четким выделением регенерационных гнезд — топографически выделенных участков, где сосредоточены стволовые и пролиферирующие камбиальные клетки.

Аналогичную сложную перестройку слизистой оболочки средней кишки удалось наблюдать у представителей костистых рыб — вьюнов при перемещении их из «зимних» условий обитания

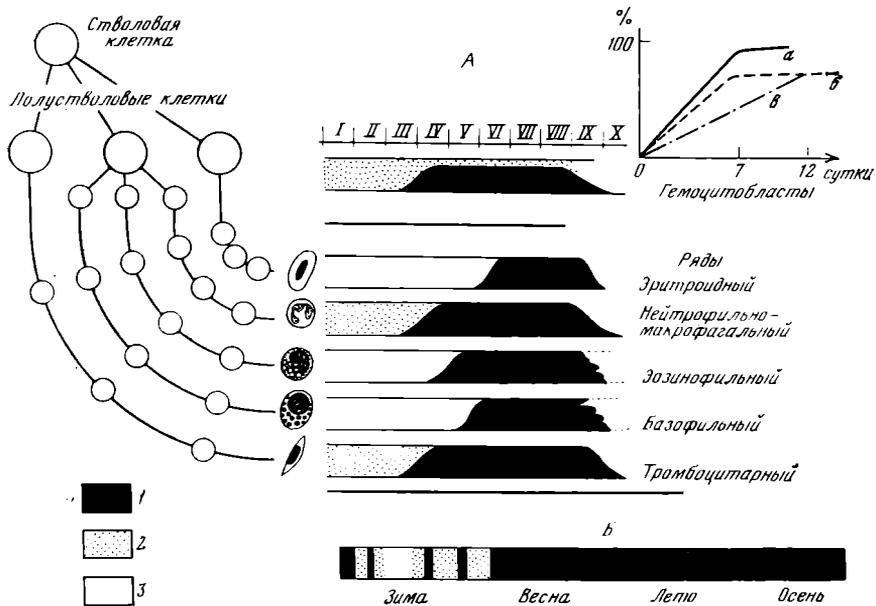
( $t+4^{\circ}$ ) в летние ( $t+15-18^{\circ}$ ). В этих условиях происходит разрастание слизистой оболочки. Возникающим при этом вторичным складкам предшествует появление в эпителиальном пласте очагов усиленного размножения клеток.

Перспективность анализа сезонных изменений кишечных эпителиев при сравнительно-гистологических исследованиях системных аспектов их организации особенно убедительно показано в работах дальневосточной группы гистологов [Воробьев, 1979; Токмакова, 1980].

В нашем коллективе необходимость такого направления исследований особенно убедительно продемонстрировано в серии работ Горышиной по анализу сезонных изменений в организации кроветворной системы амфибий [Горышина, Перевозчикова, 1978; Горышина, 1979, 1980]. В опытах с «насыщением»  $^3\text{H}$ -тимидином ей удалось показать, что у животных с четкой сезонной регуляцией процессов кроветворения (тритон, лягушка) фонд непролиферирующих стволовых и полустволовых клеток, находящихся в периоде  $G_0$  даже в активный летний период жизнедеятельности животных, составляет около 10% (график рис. 5). Это значительно более высокий процент, чем относительное количество аналогичных клеток у лабораторных грызунов и аксолотля, кроветворная система которых не подвержена резким сезонным изменениям.

Большой интерес представляют также данные Горышиной относительно дифференциальной регуляции отдельных ростков кроветворения у травяной лягушки. В работе удалось показать, что нейтрофильно макрофагальный и тромбоцитарный ростки кроветворения можно стимулировать к пролиферации практически в любое время года повышением температуры тела животного (рис. 5, 2). Что же касается эритроидного и базофильного и эозинофильного гранулоцитарных ростков, то в них зимой и даже ранней весной не удается стимулировать процессы пролиферации одним повышением температуры (рис. 5, 3). Эти данные свидетельствуют о специфической особенности организации и сезонной регуляции кроветворной системы бесхвостых амфибий. У млекопитающих с резкими сезонными колебаниями процессов кроветворения (виды, впадающие в зимнюю спячку) наблюдаются, по-видимому, иные отношения в регуляции процессов репродукции клеток (рис. 5, 5).

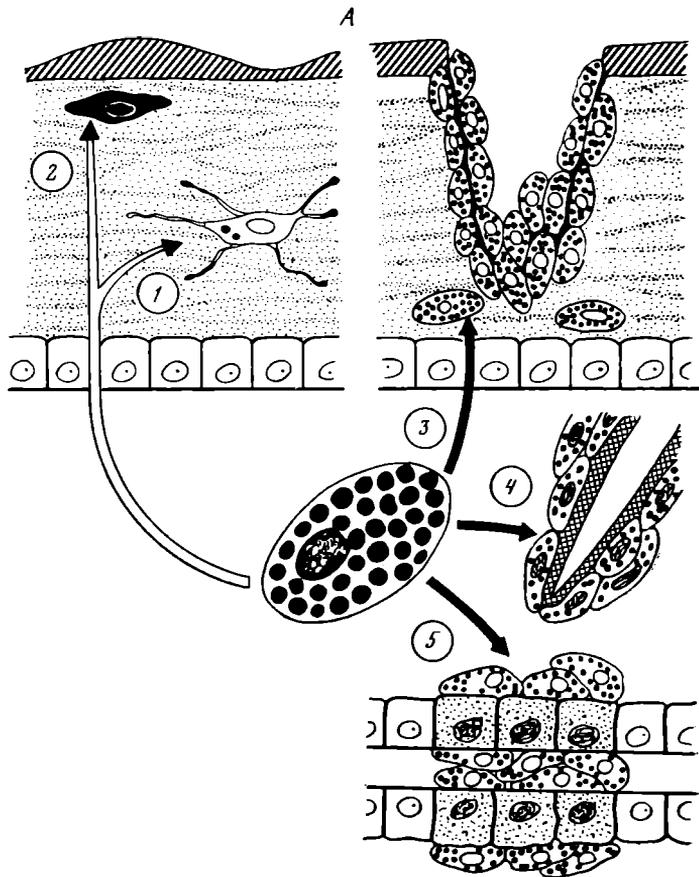
Перспективность целенаправленных сравнительно-гистологических работ, работ с использованием сравнительного метода на основе теории параллелизма весьма ярко проявилась в серии работ нашего сотрудника Чаги [Чага, 1980а, б; Чага, Шигорин, 1981] на системе гранулярных амебозитов беспозвоночных животных. У наиболее подробно исследованных им асцидий эти клетки представлены системой, так называемых морулярных клеток. Зрелые морулярные клетки заполнены гранулами, в которых содержатся дифенолы, окисляющий их фермент дифеноксидаза и другие белки. В основе разнообразных функций этих клеток у асцидий лежит один биохимический механизм. При выделении



**Рис. 5.** Схема, характеризующая сезонные изменения процессов кроветворения у травяной лягушки (А) и зиморящих млекопитающих (Б)  
 В верхнем правом углу — кривые «насыщения»  $^3\text{H}$ -тимидином для гемоцитобластов аксолотля (а), тритона (б) и лягушки (в). Римские цифры — месяцы года  
 1 — пролиферация; 2 — относительный (вынужденный) покой; 3 — глубокий покой [Горышина, 1980]

гранул происходит активизация дифенолоксидазы. При окислении дифенолов образуются хиноны, которые склеротизируют белки. Конкретные функции морулярных клеток у асцидий весьма разнообразны (рис. 6, А). Они стабилизируют белки туники (1), образуют на ее поверхности уплотщенный белковый слой (2), первыми участвуют в репарации туники при ее повреждении (3), инкапсулируют инородные тела (4), осуществляют реакцию транслантанционного иммунитета (5).

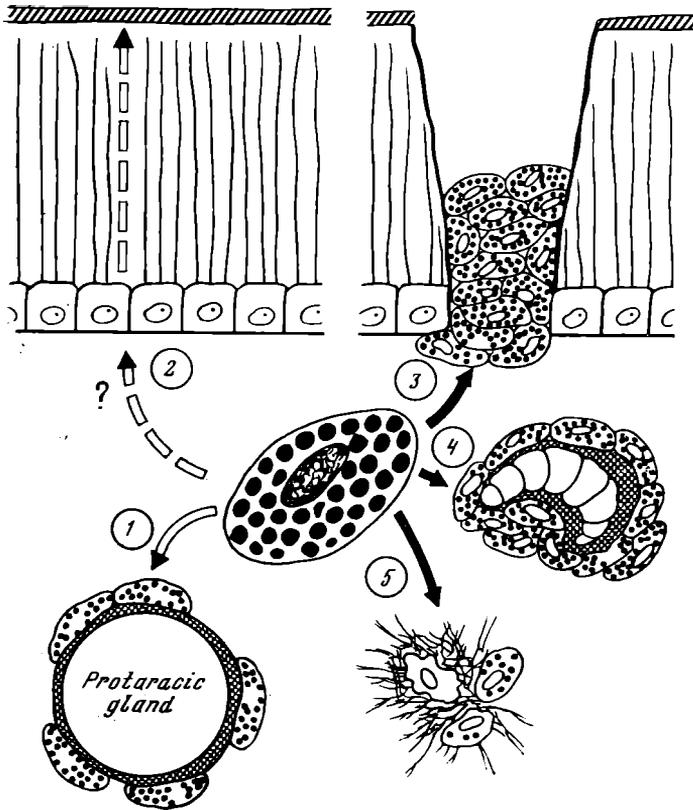
Анализ литературы и собственные поисковые исследования [Чага, Шигорин, 1981] студентов старших курсов кафедры показали, что системы такого рода гранулярных амебоцитов широко распространены как у вторичноротых, так и у первичноротых животных. Они используют, по-видимому, единый дифенолоксидазный биохимический механизм для осуществления специфических и различных для каждой группы животных функций. Особенно много данных имеется в настоящее время относительно функций гранулярных амебоцитов у артропод (рис. 6, Б). В гранулах этих клеток обнаружено наличие фенолоксидазы. В нормальных условиях показано участие гранулярных амебоцитов в



**Рис. 6.** Схема функций в норме и руничных защитных реакций, осуществляемых песушми о-дифенолоксидазу морулярными клетками аспидий (А) и гранулярными гемоцитами ракообразных и насекомых (В) [Чага, 1980]

А: 1 — стабилизация полисахаридно-белкового матрикса туники, 2 — формирование кутикулярного белкового слоя туники, 3 — репарация разрыва туники, 4 — инкапсуляция инородного тела, 5 — отторжение трансплантата; В: 1 — возможное участие о-дифенолоксидазы гемоцитов в склеротизации кутикулы, 2 — формирование структур сходных с базальной мембраной вокруг протонеральной железы, 3 — репарация поврежденных покровов, 4 — инкапсуляция и меланизация паразитов и инородных тел, 5 — осуществление свертывания гемолимфы

формированию плотных белковых оболочек вокруг желез внутренней секреции (1). Имеются косвенные данные о том, что при лишке эти клетки — основные поставщики фенолоксидазы для склеротизации новообразующейся кутикулы (2). В патологических условиях гранулярные амебоциты образуют защитные «пробки» при нарушении целостности кожных покровов (3). Они же инкапсулируют паразитов и инородные тела, с последующей меланиза-



цией за счет избытка хинонов элементов формируемой капсулы (4). Наконец, в последнее время [Чага, Шигорин, 1981] удалось показать большое значение фенолоксидазной системы гранулярных амебоцитов в процессах свертывания гемолимфы у ракообразных (5). Интересно отметить, что у позвоночных животных внутриклеточная фенолоксидаза используется не в защитных и формообразовательных реакциях, а в основном для специфической меланизации в особой системе пигментных клеток, происходящей из зачатка нервной системы.

Как следует из представленных на схеме (рис. 1) данных, в нашем коллективе проводятся сравнительные исследования и на кутикулярных и многоядерных кожных эпителиях беспозвоночных животных. Они связаны с разработкой двух основных проблем — проблемы взаимоотношений клеток и внеклеточных структур (кутикулярные эпителии) и проблемы взаимоотношения репродукции и дифференциации клеток в аналогичных тканях у разных групп многоклеточных животных (многорядные эпите-

лии). В этих работах обнаружены закономерности, сходные с выявленными закономерностями на примере кишечных эпителиев и клеток крови [Заварзин 1973, 1976; Серговская, 1978; Заварзин, Серговская, 1978; Серговская, Воробьева, 1980].

Таким образом, десятилетний опыт работы в области сравнительной гистологии эпителиальных тканей и тканей внутренней среды, а также анализ обширной современной литературы по сравнительно-гистологическим исследованиям других типов тканей многоклеточных животных, позволяет нам сделать общий вывод о большой перспективности такого рода исследований. Конечной их целью является выяснение эволюционной динамики аналогичных тканевых структур и тканей в целом. Эволюционная динамика последних может быть выявлена через анализ их основных модификаций у разных групп многоклеточных животных. Плодотворность широких сравнительно-гистологических сопоставлений обуславливается наличием общих для каждой конкретной тканевой дифференцировки закономерностей их преобразований в эволюции животных. Глубокое значение эволюционной динамики каждого типа тканей и отдельных разновидностей этих тканей в пределах типов абсолютно необходимо и для разработки общих вопросов эволюционной морфологии и для успешного развития прикладных исследований в области медицины, ветеринарии и селекции животных.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева В. П.* Гистохимическое и автордиографическое исследование кишечного эпителия вьюна (*Misgurnus fossilis*).— В кн.: Структурно-функциональные аспекты исследования клеток, тканей и органов. Л.: Наука, 1979, с. 156—157.
- Афанасьева В. П.* Автордиографическое исследование организации системы кишечного эпителия трески и беломорской наваги.— *Цитология*, 1981, т. 23, № 11, с. 1235—1241.
- Воробьев В. А.* Соматическая полиплоидия в эпителии желудка морских звезд. Автореф. канд. дис. М.: Ин-т биологии развития, 1979.
- Горышина Е. Н.* Исследование синтеза ДНК и репродукции клеток при гемопоэзе у травяной лягушки в течение весны при различном температурном режиме.— *Цитология*, 1979, т. 22, вып. 7, с. 927—934.
- Горышина Е. Н.* Изучение кинетики репродукции и дифференцировки клеток нейтрофильномacroфагального ряда травяной лягушки в различные сезоны года.— *Цитология*, 1980, т. 22, № 7, с. 765—774.
- Горышина Е. Н., Перевозчикова М. Ф.* Кинетика репродукции клеток при кроветворении в селезенке лягушки (*Rana temporaria*) и печени аксолотля (*Ambystoma mexicanum*).— *Вестн. ЛГУ*, 1978, т. 21, с. 17—23.
- Заварзин А. А.* Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. I и II. М.; Л.: Медгиз, 1945, 1947.
- Заварзин А. А.* Исследование кутикулярного эпителия пранауплид при циклических изменениях, связанных с линькой.— *Архив АГЭ*, 1973, т. 65, № 7, с. 30—37.
- Заварзин А. А.* Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976.
- Заварзин А. А.* Состояние и перспективы разработки проблемы эволюционной динамики тканей.— *Цитология*, 1981, т. 23, № 9, с. 971—990.
- Заварзин А. А., Кагановская Э. А., Комар Ю. Л.* и др. Сравнительно-гистоло-

- гические исследования кишечных эпителиев беспозвоночных животных.— В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., 1976, с. 17—20.
- Заварзин А. А., Пунин М. Ю.* Исследование организации кишечного эпителия приапулид. I. Гистохимический и автордиографический анализ.— Цитология, 1979, 21, 6: с. 717—721.
- Заварзин А. А., Пунин М. Ю.* Кинетика репродукции и дифференцировки клеток в эпителии кишки и ее производных у аэродитид. I. Эпителий средней кишки.— Цитология, 1981, т. 23, № 3, с. 283—291.
- Заварзин А. А., Сергоская Т. В.* Использование метода автордиографии для анализа механизмов роста щетинок полихет.— Цитология, 1978, т. 21, № 4, с. 414—419.
- Кагановская Э. А.* Кинетика репродукции и дифференцировки клеток в кишечном эпителии полихеты *Arenicola marina*.— Цитология, 1976, т. 18, N 2, с. 171—177.
- Кагановская Э. А.* Тонкое строение кишечно-всасывающей зоны эпителия желудка полихеты *Arenicola marina*.— В кн.: Проблемы эволюционной морфологии (Труды ПБИ, т. 26). Л.: Изд-во ЛГУ, 1978, с. 86—102.
- Кагановская Э. А.* Ультраструктурное исследование эпителия средней кишки полихеты *Arenicola marina*.— Цитология, 1979, т. 21, вып. 6, с. 650—656.
- Казаков В. К.* О содержания инсулиноподобного вещества в клетках кишечного эпителия моллюска *Unio pictorum*.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1977, т. 13, вып. 4, с. 439—442.
- Кульминская А. С., Безручко С. М., Газарян К. Г.* Синтез ДНК, РНК и белка при дифференцировке клеток кишечного эпителия некоторых представителей позвоночных животных.— Цитология, 1968, т. 10, вып. 10, с. 1257—1268.
- Кучко В. В.* Морфология и кинетика клеточных популяций эпителия желудка и средней кишки асцидий *Styela rustica*.— В кн.: Проблемы эволюционной морфологии. (Труды ПБИ, т. 26). ЛГУ, 1978, с. 103—117.
- Ланская А.* Автордиографическое исследование кинетики клеточных популяций в эпителии тонкой кишки и печени травяной лягушки.— Цитология, 1974, т. 16, вып. 3, с. 329—333.
- Обухова Е. В.* Автордиографические исследования динамики клеточных популяций эпителия пищеварительной железы и некоторых его производных у голожаберного моллюска.— Цитология, 1975, т. 17, вып. 8, с. 817—923.
- Обухова Е. В.* Функциональная морфология эпителия пищеварительной железы голожаберного моллюска *Coryphella rufibranchialis*.— В кн.: Проблемы эволюционной морфологии. Изд-во ЛГУ, 1978, с. 118—131.
- Пунин М. Ю.* Автордиографическое исследование организации копечных отделов пищеварительной железы двух видов пластинчатожаберных моллюсков.— Цитология, 1978а, т. 20, вып. 1, с. 58—65.
- Пунин М. Ю.* Клеточный состав пищеварительной железы некоторых беломорских пластинчатожаберных моллюсков.— В кн.: Проблемы эволюционной морфологии, 1978б, с. 132—144.
- Пунин М. Ю., Заварзин А. А.* Исследование организации кишечного эпителия приапулид. II. Ультраструктура основных клеток эпителия желудка и средней кишки и организация процессов репродукции.— Цитология, 1979, т. 21, вып. 8, с. 887—894.
- Пунин М. Ю., Филатов М. В.* Организация эпителия железы замковой брахиоподы.— Цитология, 1980, т. 22, № 3, с. 277—286.
- Токмакова Н. П.* Исследование кинетики репродукции и дифференциации клеток в кишечных эпителиях асцидий. Автореф. канд. дис. Владивосток: ДВНЦ, 1980.
- Токмакова Н. П., Прокопенко Л. В.* Комбинальные зоны в эпителии желудка *Styela clava*.— Бюл. моря, 1975, № 6, с. 50—54.
- Сергоская Т. В.* Изучение морфологии, синтеза ДНК и кинетики клеточных популяций в кожном эпителии *Arenicola marina*.— В кн.: Проблемы эволюционной морфологии, 1978, с. 162—175.

- Сергoвская Т. В., Воробьева О. А.* Исследование кинетики репродукции клеток щетинкопосного мешка у пескожила.— Цитология, 1980, т. 22.
- Чага О. Ю.* Морфология и гистохимия клеток крови асцидии *Morgula citripa*.— Цитология, 1980а.
- Чага О. Ю.* Орто-дифенолоксидазная система асцидий.— Цитология, 1980б, т. 7.
- Чага О. Ю., Шигорин С. А.* О-дифенолоксидаза гемоцитов и возможный механизм свертывания гемолимфы ракообразных.— Цитология, 1981, т. 23, № 5, с. 551—558.

УДК 591:150

## **ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ -- ПУТИ РАЗВИТИЯ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ**

**А. В. ЯБЛОКОВ**

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва

Популяционная морфология как самостоятельное направление исследований является, по-видимому, одним из самых молодых разделов современной морфологии: с момента ее формирования в 1965—1966 гг. прошло только полтора десятка лет. За это время было проведено немало направленных популяционно-морфологических исследований, позволивших более строго очертить как границы самого направления, так и его современные возможности и перспективы.

Популяционная морфология это — выявление и анализ внутривидовой фенотипической изменчивости морфологических признаков (как внутри популяций, так и между разными популяциями и их группами) для выяснения особенностей процесса микроэволюции, решения различных проблем прикладной биологии и проблем внутривидовой систематики. Источниками популяционной морфологии можно считать популяционную генетику, популяционную экологию, внутривидовую систематику и учение о микроэволюции. Вклад каждого из этих направлений, так же как и история формирования популяционной морфологии и главные проблемы в этой области популяционной биологии, неоднократно рассматривались ранее [см. например, Яблоков, 1966, 1976; Паавер, 1976]. Целью настоящей статьи является обзор современного состояния некоторых направлений популяционной морфологии, уточнения места популяционной морфологии в общем русле популяционных и морфологических исследований, формулировка некоторых нерешенных проблем.

### **МЕСТО ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ**

В науковедении критерием для суждения о правомочности выделения того или иного самостоятельного направления в науке считается специфическое сочетание объекта, цели и метода.

Объектом популяционной морфологии являются особенности фенотипической изменчивости морфологических признаков внутри популяции и разных популяций внутри вида; целью популяционной морфологии является изучение популяций для более глубокого понимания процесса микроэволюции, решения проблем внутривидовой систематики и проблем прикладной биологии; методами популяционной морфологии служат различные методы выявления и анализа внутривидовой фенотипической изменчивости морфологических признаков. Указанное сочетание объекта, цели и метода не повторяется как ни в одном из направлений морфологии, так ни в одном из направлений популяционной биологии. Это и определяет неизбежность выделения популяционной морфологии в качестве самостоятельной ветви на общем древе морфологических дисциплин (см. ниже). Выдвинутые в последнее время [Суханов, Гамбарян, 1979] возражения против возможности выделения этого направления в морфологии основаны, как мне кажется, на методически ошибочном разрыве триединого требования (объект, цель, метод) к выделению всякого научного направления. Конечно, одно лишь использование морфологических признаков само по себе не превращает эмбриологию или экологию в морфологию, и, работая «с признаками как знаками, маркирующими группу животных» [Суханов, Гамбарян, 1979, с. 29], популяционная морфология не занимается специальным изучением *морфологии особи*, точно так же как популяционные генетики или популяционная экология не занимаются изучением частной генетики или аутоэкологии. Однако из этого не следует — ни в коей мере! — невозможность выделения популяционной морфологии в качестве направления исследований, относящегося одновременно к популяционной биологии и общей морфологии. К этому можно добавить, что, занимаясь выделением неметрических вариаций, популяционная морфология вносит много нового в познание описательной и сравнительной морфологии изучаемых групп животных. Достаточно указать, например, что при описании черепа тюленей нам пришлось выделить, например, более двухсот различных морфологических признаков, а при сравнении внутривидовых группировок прыткой ящерицы — более 400 таких морфологических признаков: ранее при морфологических исследованиях этих видов не была достигнута даже десятая доля такой детализации. Поэтому популяционно-морфологический подход, несомненно, обогащает и соседние разделы морфологии.

В широкий поток популяционных исследований ныне входят соответствующие разделы практически всех биологических дисциплин — от молекулярной биологии до биогеонологии. Это не значит, что во всех направлениях современной биологии уже сформировались популяционные разделы; пожалуй, можно пока говорить лишь о популяционной экологии, популяционной генетике, популяционной морфологии. Популяционная биохимия (в широком смысле), этология и биология развития еще только формируются, хотя уже есть немало работ, которые с полным правом

должны быть отнесены к этим разделам популяционной биологии.

Одним из определяющих моментов при отнесении того или иного направления к популяционной биологии является, на мой взгляд, использование представления о популяции, как природной генетико-эволюционной структуре. Не секрет, что популяции могут рассматриваться — и до сих пор рассматриваются некоторыми экологами на Западе и Востоке — исключительно с эколого-биогеоценотических позиций. Такое рассмотрение, конечно, дает определенные результаты. Но такое рассмотрение — без генетико-эволюционного подхода — неизбежно ведет к отказу от историзма в изучении популяций и ослабляет прогностические возможности популяционных работ. Только рассмотрение популяции как группы особей объединенных генетическим родством и имеющих общую эволюционную судьбу, позволяет глубоко исследовать популяцию как природную систему, понять закономерности ее существования и развития.

Ясно, что популяционная морфология является лишь одним из возможных подходов к изучению природных популяций, одним из «лепестков» на древе популяционной биологии (рис. 1).

Взаимоотношение популяционной морфологии с морфологией вообще и популяционной биологией в целом иллюстрирует другая схема (рис. 2). Естественно, что популяционная морфология — это лишь небольшая часть всего древа морфологических дисциплин, так же как и небольшая часть всей популяционной биологии.

Наконец, заслуживает рассмотрения еще раз [обзор см. Паавер, 1976] взаимоотношение популяционной морфологии и фенетики, с которой она иногда полностью объединяется. Фенетика, в том виде как она существует сегодня, основывается полностью на проведении популяционно-морфологических исследований, и это служит основанием для проведения знака равенства между фенетикой и популяционной морфологией. Однако фенетика, имея сходные цели и задачи — выяснение особенностей микроэволюционного процесса, внутривидовой систематики и многих проблем прикладной биологии (среди них как главная — проблема управления эволюционным процессом) — даже при использовании морфологического подхода (популяционно-морфологического!) связана всегда с выделением дискретных, альтернативных признаков типа фенов. Популяционная морфология, не исключая из своего рассмотрения таких признаков, изучает и любые другие морфологические признаки, не имеющие дискретного проявления.

В большинстве случаев между количественными и качественными признаками (дискретными, прерывистыми и непрерывными) границу провести легко. Однако в других случаях это сделать сложно не только методически, но и теоретически [обзор см. Яблоков 1966]. Из этого ясно, что граница между популяционной морфологией и фенетикой оказывается расплывчатой, подвижной. На рис. 3 схема показывает, что, кроме работ, которые в равной степени могут быть отнесены и к фенетическим,

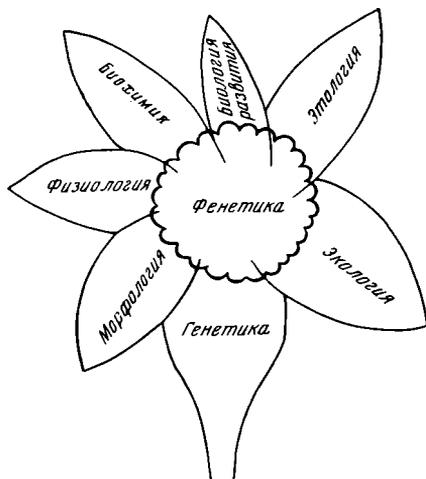
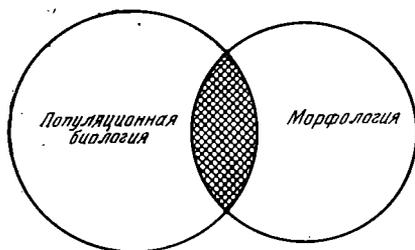


Рис. 1. Структура популяционной биологии. Взаиморасположение «лепестков» произвольное

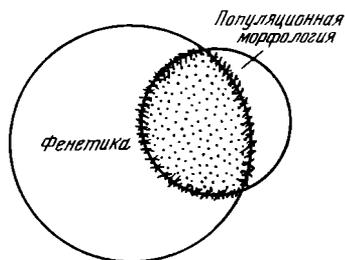
Рис. 2. Взаимоотношение популяционной биологии и морфологии: район перекрывания — популяционная морфология

Рис. 3. Взаимоотношение фенетики и популяционной морфологии

Область перекрывания — исследования в равной степени относимые и к фенетике, и к популяционной морфологии. Видна расплывчатость границ между направлениями



 Популяционная морфология



и к популяционно-морфологическим одновременно, существуют и специфические популяционно-морфологические исследования. К ним относятся те исследования в области популяционной морфологии, которые связаны с изучением изменчивости, не доводимой даже в перспективе до фенотипа и фенетического (генетического) анализа.

Наконец, надо несколько подробнее определить место популяционной морфологии в системе морфологических дисциплин — на древе морфологии (рис. 4). Предлагаемая схема такого древа окажется, возможно, наиболее спорной из всех схем этого раздела, однако ее обсуждение, как я надеюсь, привлечет внимание к необходимости возрождения интереса к проблемам инфраструктуры морфологии как науки в целом. В предлагаемой схеме место популяционной морфологии — среди общих подходов, таких как экспериментальная, сравнительная и другие.

Морфология по самому общему определению — наука о строении живых организмов. До середины XX в. вся морфология была направлена исключительно на исследование структуры индивидов. Однако с развитием системного подхода в биологии и выделения различных уровней иерархии биологических систем, стало ясным,

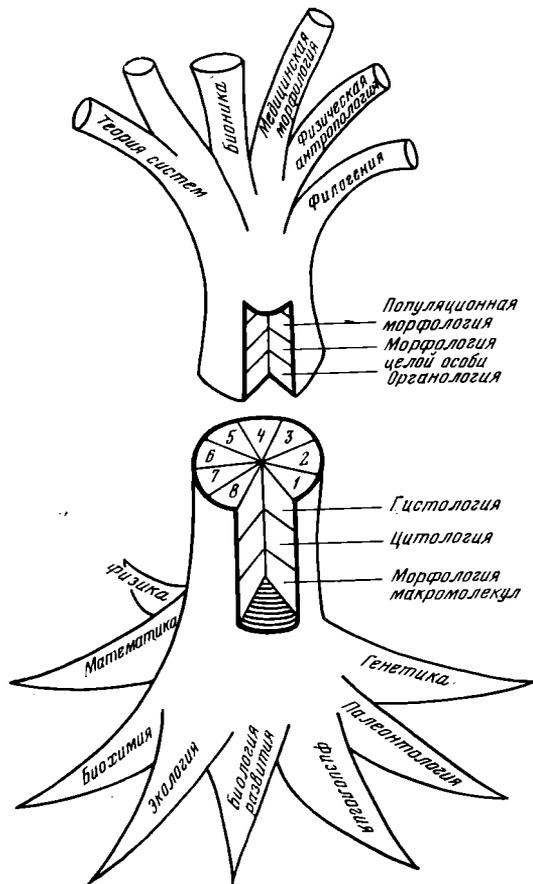


Рис. 4. Схема строения древа морфологических дисциплин

- 1 — функциональная;
- 2 — эволюционная;
- 3 — теоретическая;
- 4 — экологическая;
- 5 — описательная и сравнительная;
- 6 — экспериментальная;
- 7 — динамическая;
- 8 — популяционная морфология

что должны существовать в биологии и разделы, связанные с изучением структуры индивидуальных систем, в первую очередь таких, как популяция, вид, а также таких биосферных систем, как биогеоценоз и биосфера. И как бы неожиданно это не прозвучало для «классических» морфологов — направления биологии, связанные с изучением структуры всех биологических систем, должны быть отнесены к системе морфологических дисциплин. Поэтому уже сейчас настало время обратить внимание на создание логически стройной системы изучения структуры различных объектов в биологии. В этой системе должны найти место морфология макромолекул (направление, пока не оформленное, как мне кажется, в современной морфологии), морфология клетки (цитология), морфология ткани (гистология), морфология органов (органология, также не оформленное пока направление), морфология целой особи, морфология популяций (не популяционная морфология в определенном выше смысле, а именно морфология популяций), морфология видов, морфология биогеоценозов. Пока

пет сформированных направлений изучения строения популяций и биогеоценозов, но, по мере развития соседних с морфологией областей биологии, такие направления могут появиться. Неясен вопрос с морфологией видов: существующий в микроэволюционной теории раздел типологии видов не вполне морфологический. Как бы то ни было, совершенно ясно, что формирование древа морфологических дисциплин — не завершённый процесс: развитие морфологии происходит, несомненно, и в наше время, и будет совершаться в будущем.

После такого определения места популяционной морфологии как в системе морфологических дисциплин, так и среди других направлений популяционной биологии рассмотрим одну большую группу проблем популяционной биологии, которая связана с изучением непрерывной изменчивости. Анализ в рамках настоящей статьи лишь этой группы проблем связан с тем, что обзор прерывистой изменчивости в более широком виде был сделан недавно [Яблоков, 1980].

### **НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ НЕПРЕРЫВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

Как широко известно, внутривидовая изменчивость может быть либо непрерывной, либо прерывистой. К первой относятся те проявления изменчивости, которые образуют непрерывный ряд вариантов. Обычно это — изменчивость различных размеров тела, веса как целого животного, так и отдельных его частей, числа каких-либо многочисленных структур. Ко второй относятся изменчивость дискретных признаков («есть—нет» структуры): присутствие или отсутствие венечного шва на черепе, присутствие или отсутствие  $M^3$ , или какого-то элемента этого коренного зуба и т. п. Взаимоотношения между этими категориями изменчивости не такие простые как это может показаться на первый взгляд. Ясно, например, что изменчивость числа волос на голове или каком-то другом участке тела млекопитающего относится к количественной, но изменчивость числа зубов, числа фаланг пальцев, числа позвонков в грудном отделе позвоночного столба может относиться и к проявлениям качественной изменчивости. То же относится к чешуйчатому покрову рептилий. Изменчивость расположения отдельных щитков на голове или в анальном районе прыткой ящерицы —, несомненно, качественный признак, а общее число щитков на разных участках тела (вокруг тела, по средней линии брюшка и т. п.) —, несомненно, количественные признаки. Число аналогичных примеров легко умножить.

К этому надо добавить, что нередко случаи, когда изменчивость количественных признаков может быть отнесена к категории качественной. Так происходит в тех случаях, когда в изучаемой группе существуют два или более не перекрывающихся диапазона изменений какого-либо признака или структуры (например, диапазон изменений длины тела догов не перекрывается с

диапазоном изменений длины тела спаниелей или карликовых пуделей). При изучении непрерывной изменчивости морфологических признаков возникает, как стало ясно в результате развития популяционной морфологии, возможность решения двух крупных проблем: определение сравнительной адаптивности отдельных признаков и выяснения сходства внутривидовых группировок.

### **Определение сравнительной адаптивности отдельных признаков**

До сих пор решение этой задачи, на первый взгляд крайне простой, оказывалось принципиально невозможным. В самом деле трудно непосредственно определить значение для особи величины ушной раковины или густоты волос на разных участках тела. Для этого нужны сложные эксперименты, показавшие функциональное значение данного признака. Однако против полученных таким образом результатов всегда возможно выдвинуть возражение, что есть и еще какие-то функциональные связи данного признака, определяющие его важность в системе организма, которые остались не исследованными экспериментально.

Показателен пример с летучими мышами, ставший уже широкоизвестным [см. Тимофеев-Ресовский и др., 1979]. Крылья летучих мышей, естественно, являются органами машущего полета, и их структура, казалось бы на 100% определяется именно особенностями полета. Однако исследования показали, что крылья, точнее образующая несущую плоскость летательная перепонка, крайне важна для получения витамина Д, образующегося у млекопитающих в кожном покрове, под действием солнечного света. Летучие мыши, живущие обычно в полумраке, неизбежно должны испытывать дефицит витамина Д и, может быть, гипертрофированное развитие кожной летательной перепонки не в малой степени восполняет этот дефицит? Но это означает, что развитие крыла определяется уже не только функцией полета. Несомненно также в данном случае необходимость учета функции терморегуляции. Четвертой из известных ныне функций летательной перепонки (и крыла в целом) — ловля добычи по принципу сачка, документально доказанная с помощью скоростной киносъемки.

В этом переплетении функциональных требований к крылу трудно, если вообще возможно, определить истинную функциональную важность той или иной структуры. Популяционно-морфологические подходы позволяют — не получая конкретной функциональной характеристики структуры — судить об ее общем адаптивном значении в данной группе. Это возможно сделать, определяя истинную величину изменчивости признака. Отклонение от этой средней величины изменчивости признака покажет на то или иное «отношение» изучаемого признака к действию контролирующих эволюционных факторов, а тем самым даст интегрированную оценку адапционной ценности структуры.

Теоретической посылкой для такого анализа является аксиоматическое положение функциональной морфологии: чем более функционально важна та или иная структура, тем более жестко детерминирована ее структура в эволюции. Приведу только один пример: изменчивость числа волос на поверхности тела млекопитающих огромна, изменчивость числа пальцев многократно меньше, изменчивость числа глаз практически равна нулю. Это общее положение функциональной морфологии требует некоторого дополнения с учетом популяционно-биологического подхода: возможны случаи, когда повышенная изменчивость какого-либо признака будет функционально более важной характеристикой, поддерживаемой естественным отбором (например, все случаи адаптационного полиморфизма). Однако это исключение (которое необходимо всегда иметь в виду при заключительном анализе данных по изменчивости) не опровергает, а лишь укрепляет сформулированное выше аксиоматическое правило.

Рассмотрим некоторые подходы к определению истинной величины изменчивости признака. Изменчивость ( $C. V.$ ) числа губных вибрисс у какой-либо популяции гренландского тюленя составила более 15%. Известно [Яблоков, 1966], что изменчивость этого признака у ластоногих не превышает обычно 10%. Если подтвердится, что подобная высокая изменчивость не результат недостаточно репрезентативной выборки, тогда имеет смысл провести экологическое исследование, выясняющее, чем же функционально губные вибриссы данного вида (популяции) отличаются от аналогичной структуры других видов. Так, популяционно-морфологические исследования прямо показывают направление интересных экологических работ. Существование большого числа табличных данных по величинам коэффициентов вариации различных признаков у разных видов и групп животных [Yablokov, 1974; Long, 1968, 1969] делает такой путь сравнения достаточно быстрым и простым.

Другим надежным и сравнительно несложным методом определения истинной изменчивости отдельного признака может служить анализ так называемых «потоков изменчивости» [Яблоков, 1966, 1976]. Этот путь исследования позволяет избежать влияния размерности признака на величину его коэффициента вариации. Известно, что коэффициент вариации зависит от абсолютной величины признака, и при прочих равных условиях будет выше у признака мелкого, и ниже — у крупного, это — результат простой математической зависимости, вытекающей из формулы коэффициента вариации:

$$CV = \frac{100}{\bar{x}}.$$

Сопоставление изменчивости количественных признаков, принадлежащих к одной корреляционной плеяде (достаточно однородной и одномерной группе признаков, например, серия промеров черепа, число жилок на разных участках крыла руко-

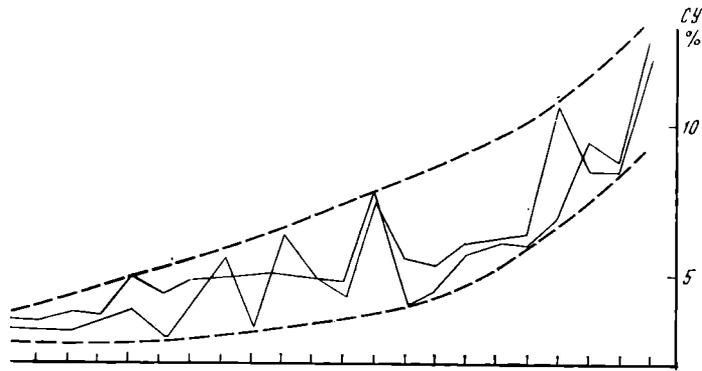


Рис. 5. Поток изменчивости 21 признака черепа взрослых самок двух разных популяций гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus*)

Промеры на оси абсцисс расположены в порядке убывания абсолютной величины. Пунктир ограничивает границы «потока» [Яблоков, 1966]

крылых и т. п.), определяет реальную возможность выделения признаков, находящихся в особых «отношениях» с контролирующими факторами: признаки со значением  $CV$  значительно более высоким или со значительно более низким по сравнению со средней величиной от изменчивости, характеризующей данную систему признаков. Эта средняя величина может быть вычислена исходя из величины среднего квадратичного отклонения любого конкретного из серии сравниваемых признака, характеризующегося средними величинами изменчивости. Нанесенные на график значения коэффициентов вариации всех сравниваемых признаков (рашированных по абсолютной величине признака) и образует определенную зону разброса значений, образно называемую «потоком изменчивости» (рис. 5).

Использование потоков изменчивости является удобным методом функционального анализа признака при условии существования данных по изменчивости ряда, обычно не менее десяти других аналогичных признаков, относящихся к той же системе органов.

Следующим приемом популяционной морфологии, позволяющим получить более объективную характеристику изменчивости признаков, которые могут быть выражены в коэффициентах вариации, путь — обоснованный еще в работе И. И. Шмальгаузена [1935]. И. И. Шмальгаузен показал, что изменчивость объема и веса одного и того же органа должна быть выше изменчивости площади, а эти оба показателя должны быть выше изменчивости линейных признаков данного органа. Соотношение между этими показателями теоретически составляет 3:2:1. Если какие-либо конкретные показатели (например, вес и длина тела мышевидных грызунов, площадь темных пятен или размеры их у ящериц и т. п.)

находятся не в предсказанном теоретическом соотношении, возникает реальная возможность анализа наблюдаемых отклонений с экологической точки зрения.

Последним из рассматриваемых здесь приемов определения истинной величины изменчивости служит определение так называемой «сравнительной» изменчивости [Яблоков, 1966]. Большой материал по изменчивости разных признаков самых разных систем органов у млекопитающих показал, что коэффициенты вариации любой произвольно взятой совокупности признаков имеют тенденцию сохранять свое взаимное положение у разных внутрипопуляционных групп и в разных популяционных выборках. Это происходит несмотря на порой значительные колебания абсолютной величины коэффициентов в сравниваемых выборках. Складывается впечатление, что изменчивость разных признаков определенным образом связана друг с другом, и, если в какой-либо совокупности особой повышается, например, коэффициент вариации длины хвоста, то, вероятнее всего, повысится пропорционально и коэффициент вариации длины ступни.

До сих пор концепция сравнительной изменчивости остается в основном эмпирическим обобщением и причинный анализ только начинается [Bird et al., 1981]. Однако, как бы то ни было, использование этого правила в популяционной морфологии вполне возможно: выпадение какого-либо признака из ряда, перестановка его на необычное место в ряду может показывать — при прочих равных условиях — на существование отличий адаптивного характера по изменчивости данного признака в данной совокупности (половой, возрастной, генерационной, межпопуляционной и т. п.). Условиями для успешного использования сравнительной изменчивости в популяционной морфологии является достаточно большое исходное число сравниваемых популяционных группировок или внутрипопуляционных совокупностей (видимо, не менее 4—5) и сравнение не более 4—5 признаков в каждом ряду (иначе сравнения могут дать слишком сложные и неоднозначные результаты).

Близко подходит (а иногда и переплетается с ними) к группе рассмотренных методов изучения непрерывной изменчивости с целью выяснения истинной величины изменчивости признаков, предложенных С. С. Шварцем [1968] и ныне широко распространенный в экологических исследованиях в нашей стране, метод «морфофизиологических индикаторов» состояния популяции. Напомню, что главная цель этого метода состоит не в определении величины изменчивости, а в определении состояния популяции посредством выяснения изменчивости тех или иных признаков (в основном относительного веса различных внутренних органов). К сожалению, неоправданно широкое применение этого метода привело к известной дискредитации всего морфологического подхода к изучению популяции. Кажется важным подчеркнуть, что экспериментальные исследования характера изменчивости относительных параметров практически только начинаются [По-

кровский, Большаков, 1979], и их соотношение с изменчивостью абсолютных величин до сих пор не проведено ни для одной группы животных, хотя такое сравнение и должно лежать в основе интерпретации популяционно-морфологических данных, касающихся изменчивости относительных показателей. Более того, есть данные о принципиальной несравнимости  $CV$  двух измерений с  $CV$  их отношений [Lande, 1977]. Рассмотренные выше подходы для анализа изменчивости выражений коэффициентом вариации в совокупности составляют достаточно надежную платформу для использования коэффициента вариации как приемлемого показателя изменчивости, способного служить решению целого ряда задач в популяционной биологии [David et al., 1978; Новоженев, 1978; Васильев, Ефимов, 1970; и др.]. Этот вывод находится в разительном контрасте с заключением Э. Майра [Mayr, 1969] об «отсутствии статистических тестов для сравнения разных значений  $CV$ ». Отражая «допопуляционно-морфологический» подход, этот вывод Э. Майра показывает, насколько далеко вперед продвинулась популяционная биология за последние десять лет в решении проблем изучения изменчивости. В то же время несомненно, что коэффициент вариации не должен рассматриваться как идеальный показатель изменчивости. Были сделаны разные попытки найти другой показатель, который без сложных дополнительных процедур непосредственно давал бы объективную характеристику уровня изменчивости того или другого признака. Я не уверен, что такой показатель вообще существует, так как, находя инвариантный показатель, мы тем самым теряем большую часть существенной биологической информации, улавливаемой лабильными показателями типа коэффициента вариации. Однако для специальных целей введение таких инвариантных показателей, несомненно, возможно и желательно, например в микросистематике, где исследователи ищут способов анализа не самой изменчивости, а способов избавления от влияния этой изменчивости на сравниваемые совокупности. Одним из лучших показателей такого рода был предложен Р. Левонтиным [Lewontin, 1966] — дисперсия (среднее квадратическое отклонение) логарифмов измерений. Эта мера инвариантна при умножении, а при значениях коэффициента вариации меньше 30% возможно при этом использование упрощенного показателя — квадрат коэффициента вариации [Mayr, 1969], который равен в данном случае дисперсии натуральных логарифмов (по основанию  $e$ ).

Говоря о возможности адаптивного анализа отдельных признаков, необходимо коснуться одного общего вопроса определения действия отбора. Одним из «подводных камней» при трактовке адаптивности и векторов действия естественного отбора на основе анализа изменчивости морфологических структур является проблема времени действия отбора. Может случиться, что ранее — много поколений назад — действовавший отбор привел тот или иной признак к крайне низкой изменчивости и закреплению этой особенности в коде наследственной информации (например, 7 шей-

пых позвонков у подавляющего большинства млекопитающих). В дальнейшей эволюции эта структура коррелятивно оказалась связанной с множеством других структур. Теперь даже без поддержки прежнего отбора эти семь позвонков неизменно сохраняются у большинства зверей, показывая ничтожную популяционную и видовую изменчивость. Эта проблема может быть определена как трудность разграничения действия отбора в настоящем и в прошлом при анализе адаптивного значения морфологических структур. Методами косвенного решения этой проблемы служит, как обычно, тщательный популяционный анализ: если изменчивость сохраняется инвариантной при многочисленных далеких сравнениях, есть основания для предположения о наличии длительно действующего отбора: если инвариантная в одной популяционной выборке структура показывает значительную изменчивость в других — трудно говорить об отборе большей длительности, чем время существования этой популяции. Последний случай хорошо иллюстрируется примером с изменчивостью нижнечелюстных щитков в одной из популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*). На всем огромном ареале этого вида, от Байкала до Великобритании, изменчивость этого признака достаточно велика, и число щитков колеблется от 49 до 15 в разных выборках. Однако в популяции, обитающей на юго-западном берегу оз. Тенгиз (Центральный Казахстан), изменчивость по этому признаку практически отсутствует — все изученные особи обладают 13 щитками. Это довольно загадочное с функциональной точки зрения явление определенно показывает, что вряд ли действие отбора на стабилизацию этого признака было особенно продолжительным. Как это часто бывает в исследованиях микрофилогенеза и в этом случае невозможно исключить действия стохастических процессов: здесь проходит граница ареала, популяции распространены пятнисто на большом расстоянии друг от друга, подвержены воздействию резких катастрофических влияний, и, конечно же, часто вымирают или резко сокращаются. В результате одной из таких резких волн численности основание новой популяции случайно могли дать 12-щитковые особи. Генетико-эволюционный механизм подобных процессов был подробно описан еще Н. В. Тимофеевым-Ресовским (Timofeeff-Ressovsky, 1939), а затем, подробно развит Э. Майром [Mayr, 1942] в концепции «принципа основателя».

В заключение этого раздела можно так сформулировать один из результатов изучения непрерывной изменчивости: при изучении непрерывной изменчивости морфологических признаков возникает реальная возможность оценки сравнительной адаптивности отдельных признаков определением направления действия единственного из известных направленных факторов эволюции — естественного отбора. Непременным условием такого исследования оказывается анализ достаточного числа разнородных в одних случаях и однородных — в других, — признаков, достаточном числе сравниваемых выборок.

## Выяснение сходства популяций и внутрипопуляционных групп

Задача выяснения сходства или различия между популяциями или другими группами внутри вида представляет собой самую обычную задачу любого широкого внутривидового исследования. Популяционно-морфологические методы позволяют решать эту задачу с разной степенью точности. В данном направлении подходы популяционной морфологии во многом совпадают с классическими систематическими подходами, особенно внутривидовой систематики (т. н. микросистематики). Однако надо сразу оговориться, что если в систематике иногда достаточно бывает формального решения о сходстве или различии данных сравниваемых выборок по одному единственному количественному признаку, то в популяционной морфологии для решения всего комплекса стоящих перед ней задач (проблема внутривидовой систематики — только одна из задач популяционной морфологии) необходим анализ многих признаков.

Самым простым сравнением в популяционной морфологии остается проверенное десятилетиями практики сравнение средних величин. Методы биологической статистики, изложенные в многочисленных руководствах, дают возможность достаточно точно сравнения и ответа на вопрос, с какой степенью вероятности сравниваемые выборки могут относиться к одной или к разным естественным группировкам.

Удобным практическим приемом получения данных по степени сходства сравниваемых выборок по отдельному признаку является коэффициент различия, используемый в практике таксономических микросистематических работ [Maug, 1969]:

$$CD = \frac{\bar{x}_a - \bar{x}_b}{a + b}.$$

Принято, что при величине этого коэффициента 1,28 и более сравниваемые выборки различаются на уровне подвидов. При популяционно-морфологическом подходе центр тяжести при сравнении выборок направлен не на получение того или иного таксономического заключения о выделении подвидов, а на выяснение степени сходства и различия отдельных популяций и их групп (для выяснения особенностей феноеографии и микрофилогенеза), с одной стороны, и на сравнение различных внутрипопуляционных совокупностей (половых, возрастных, генерационных и др.) — с другой.

Видимо, наиболее простым и исходным для других методов здесь должен рассматриваться метод Г. Хайнке [Heincke, 1898] определения принадлежности какой-либо особи к той или иной совокупности по величине суммы квадратов отклонений отдельных признаков от средних величин данной группы (популяции). Более совершенным является метод С. Р. Царапкина [Zarapkin 1934; Царапкин, 1960], заключающийся в сопоставле-

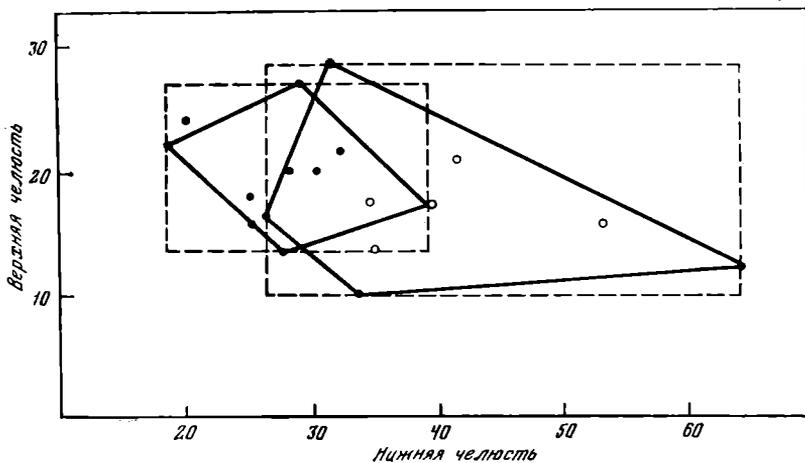


Рис. 6. Скаттер-диаграмма распределения числа вибрисс на верхней и нижней челюстях фишвала (*Balaenoptera phisalus*)

Черные точки — самцы, кружки — самки [Яблоков, Клевезаль, 1964]

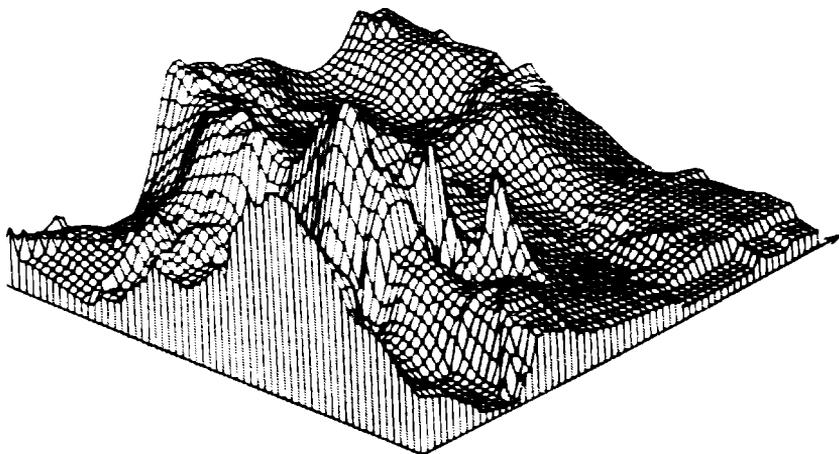
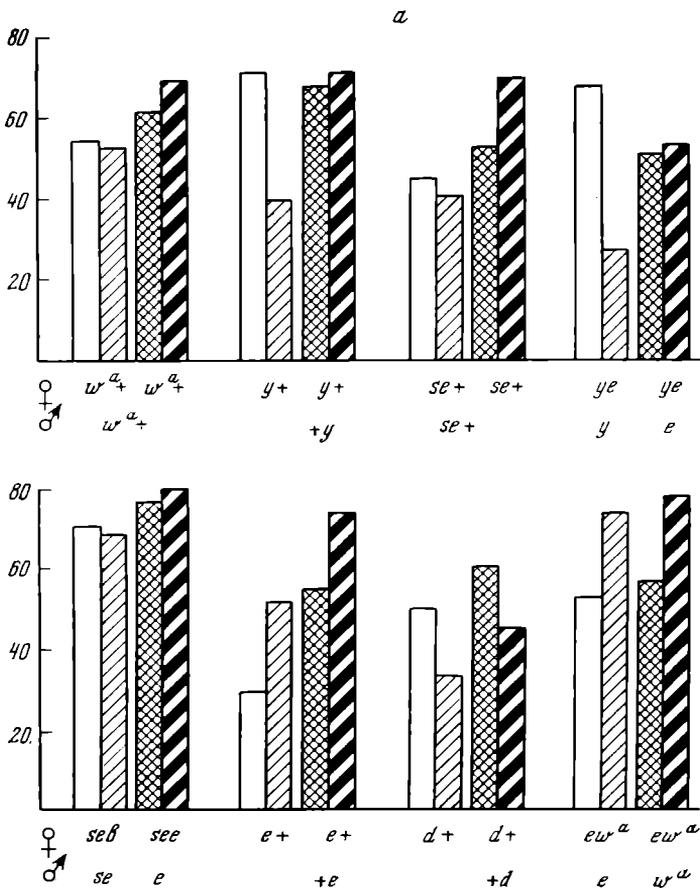


Рис. 7. Морфологический «ландшафт», построенный на основании обобщенной дистанции Махаланобиса ( $D^2$ ) для 21 размерного признака популяционного населения полосатой лягушки (*Ascaphus truci*) [Pauken, Metter, 1971]

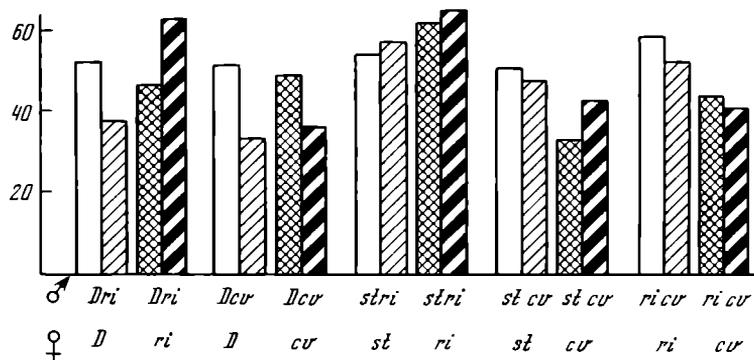
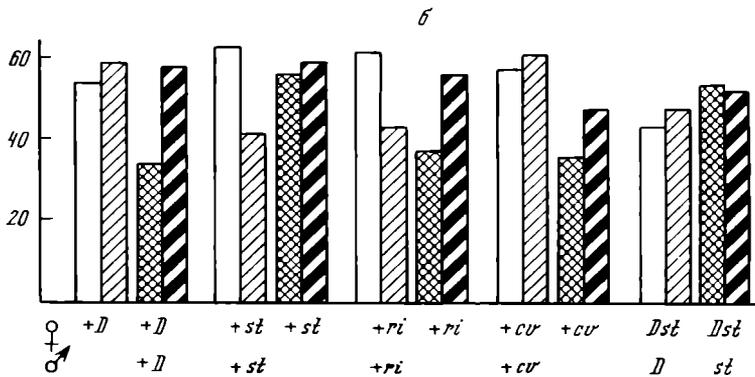
нии не абсолютных величин, а величин среднего квадратичного отклонения, отнесенных к таковым условно взятой за исходную популяции. Этот метод в нескольких модификациях успешно используется для наглядного определения фенотипического сходства разных групп особей внутри вида [обзор см. Тимофеев-Рессовский и др., 1973, Bird et al., 1981]. Преимуществом метода яв-



**Рис. 8.** Пример использования контурной диаграммы при анализе размеров скелета самцов домового воробья (*Passer domesticus*), распространившегося по Северной Америке за последние 100 лет

Составлена на основании среднего значения корреляционной матрицы 16 скелетных размеров; контурный интервал около  $1/3$  сигмы главного компонента [Selander, 1968; цит.: Тимофеев-Ресовский и др., 1973]

ляется сравнительно небольшим объемом расчетов и наглядное графическое изображение результатов. Недостатком этого метода является невозможность анализа различий между очень близкими формами — кривые на графике могут так переплестись, что содержательный анализ резко осложняется. Вообще же использование графических приемов сравнения должно всячески приветствоваться в популяционно-морфологических исследованиях. Использование обычных диаграмм рассеяния (скаттер-диаграмм) порой позволяет быстро и однозначно получить надежные данные по сходству и различию внутривидовых группировок (рис. 6) или разных популяций, не требующих дальнейшей ма-



тематической обработки (такая обработка возможна, конечно, но она не даст новой информации).

Крайне перспективным методом обработки данных по многим непрерывно варьирующим морфологическим признакам может считаться построение так называемых «морфологических ландшафтов» (рис. 7) — рельефных поверхностей, пики и впадины которых символизируют различные сочетания разных значений изученных признаков [Pauken, Metter, 1971]. Анализ такого морфологического рельефа может оказаться принципиально новым подходом к анализу текущих микроэволюционных процессов в природных популяциях. Другим вариантом графического машинного изображения популяционно-морфологических данных является построение разного рода контурных диаграмм — от сравнительно простых, представляющих изменения только одного признака на большом пространстве, до более сложных, интегрирующих несколько признаков (рис. 8).

К сожалению, некоторая сложность построения таких картиц, необходимость применения при этом специальных программ и использование мощных ЭВМ затрудняет распространение этих

крайне интересных подходов к анализу популяционно-морфологических данных.

Уже упоминавшийся выше метод морфофизиологических индикаторов С. С. Шварца также может служить для сравнения различных популяций и их групп. Несомненным преимуществом этого метода перед рядом статистических сравнений в области нумерического подхода к изучению популяции оказывается возможность экологической (адаптационной) интерпретации обнаруживаемых различий. По относительной величине различных органов можно определять различия между отдельными группами особей, равно как и сравнивать тот или иной признак. Этим методом можно выявлять даже мельчайшие различия между сравниваемыми группами особей [Добринский, 1968; и мн. др.], однако сложность интерпретации полученных результатов заключается в том, что используемые исходные признаки (относительные размеры органов) подвержены огромной паратипической изменчивости: их величины могут порой многократно колебаться в пределах нормы реакций [Кулюкина, Гибет, 1980]. Эти признаки относятся к тем, значение которых в наследственной программе развития каждой особи определено не жестко и однозначно, а в рамках широкого диапазона. Более того, норма реакции этих признаков (размеров печени, селезенки и т. п.) предусматривает широкие и быстрые, на протяжении иногда десятков минут, колебания размеров этих органов в ответ на средовые воздействия.

Широкие исследования такой изменчивости показали [Шварц, 1980; Большаков, 1972; и др.], что в одних популяциях изменчивость веса сердца, например, может обладать сравнительно узкой нормой реакции, хотя и достигать крайних значений, тогда как в других — норма реакции оказывается весьма широкой. Поэтому, не исключая значения исследования подобных признаков для решения определенных популяционных задач (например, сравнения мгновенного физиологического состояния разных популяций), необходимо крайне осторожно пользоваться подобными показателями для микроэволюционных интерпретаций наблюдаемых различий.

В настоящей краткой статье невозможно с необходимой степенью полноты затронуть все популяционно-морфологические подходы, связанные с выявлением сходства и различия внутривидовых группировок особей, а также методические подходы смежных дисциплин, «работающие» и в области популяционной морфологии. В частности, можно лишь указать на существование большой серии работ в области нумерической таксономии, связанных с выделением и сравнением разных популяций и групп внутри вида по многочисленным признакам с использованием дискриминантных функций. Эти методы статистики, разработка которых была начата Р. Фишером [Fisher, 1938] и П. Махаланобисом [Mahalanobis, 1936], ныне составляют основу для многих форм количественной оценки сходства, и в частности, для построения

дендрограмм, отражающих фенетическое (морфологическое) сходство сравниваемых совокупностей. Несмотря на сравнительно хорошую математическую разработку этого направления, тут остается немало сложностей биологического характера, и в частности, возникает проблема сравнения признаков, обладающих различным биологическим значением, — проблема «веса» признаков [Смирнов, 1969; Sokal, Sneath, 1963; Jardine, Sibson, 1971; и др.].

В арсенале популяционной морфологии находятся и многочисленные приемы изучения и сравнения совокупностей особей по особенностям их аллометрического роста [Ищенко, 1966; Клевезаль, Тормосов, 1969; и др.]. Важным и перспективным направлением популяционно-морфологических исследований является и анализ корреляционных отношений, рассмотренных с популяционной точки зрения [Sych, 1966].

В заключение этого раздела статьи можно подчеркнуть, что имеющиеся методы анализа непрерывной изменчивости позволяют с достаточно высокой степенью точности определить, относятся ли сравниваемые совокупности к общей генеральной совокупности, насколько существенны между ними различия, какой характер имеют эти различия. Смыкаясь с внутривидовой систематикой, популяционная морфология позволяет более надежно определять низший таксономический уровень (подвидовой) популяционных группировок, смыкаясь с изучением микроэволюции, популяционная морфология поможет восстанавливать микрофилогенез вида (или группы популяций) посредством дендрографической интерпретации данных морфологического (фенетического) сходства. Наконец, популяционная морфология при изучении непрерывной изменчивости смыкается и с популяционной экологией, выделяя возможные пути экологического (адаптационного) анализа.

### **ТЕОРИЯ ПРИЗНАКА КАК ПРОБЛЕМА ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ**

Среди нерешенных проблем популяционной морфологии — кроме некоторых, кратко упомянутых при описании результатов исследования непрерывной изменчивости, — главной, видимо, сегодня является проблема создания теории признака [Яблоков, 1980]. Эта проблема, несомненно, выходит за рамки одной лишь популяционной морфологии, и в меньшей степени касается фенетики, многих разделов общей морфологии и ряда других биологических дисциплин. Однако особенно остро эта проблема встает именно при популяционном исследовании, при использовании множества разных признаков.

Проблема признака в морфологии имеет давнюю историю. В общей форме признаком можно считать любую особенность строения фенотипа. Если принять, что морфотип — свойственное всем особям данного таксона расположение органов и частей

тела — инвариантен на популяционном уровне [Паавер, 1976], то оказывается, что признак в популяционной морфологии будет иметь специфическое содержание и касаться лишь некоторых особенностей структуры, а именно тех, которые подвержены внутривидовой изменчивости (конвариантны). Выяснение того, какие признаки пригодны, а какие — нет, — одна из первых задач популяционного исследования конкретной группы. Для большинства видов млекопитающих число конечности инвариантно, неизменно на популяционном и всех таксономических уровнях, но для китообразных этот признак оказывается популяционным [Земский, Берзин, 1964; и др.]. Поскольку он является на этом уровне конвариантным, подверженным уловимой изменчивости; с частотой 1 : 10 000 у кашалота, например, встречаются видимые снаружи атавистические задние конечности.

Инвариантность-конвариантность признака в морфологии тесно связана с поднятой А. С. Серебровским [1973] проблемой конечности генотипа и бесконечности фенотипа. Генотип конечен в том смысле, что подразделим на конечное, определенное число генов (как бы мы не усложняли представление о гене, как единице наследственности). Фенотип же, напротив, бесконечен: число признаков фенотипа нельзя ограничить, оно зависит в определенном смысле от наблюдателя. Даже, когда описаны, казалось бы, все возможные признаки, всегда можно предложить в качестве новых признаков особенности пространственных и временных взаимоотношений, разных признаков и т. д.

Уже затрагивали еще один аспект изменчивости, по существу непосредственно относящийся к будущей теории признака: речь идет о взаимоотношении количественной и качественной изменчивости. По-прежнему, как и много лет тому назад граница между количественной и качественной изменчивостью остается неясной. Число клеток в нервной системе — количественный признак, но число нервных клеток, связанных с одним-единственным мускульным волокном, может быть признаком качественным. Число позвонков в позвоночном столбе у млекопитающих — количественный признак, подверженный значительной, количественной по природе, изменчивости, тогда как число шейных позвонков у млекопитающих — качественный признак. Число волос на голове — количественный признак, но число отдельных крупных вибрисс на определенной части тела может быть признаком качественным.

При дальнейшей разработке проблемы признака предстоит решить и вопрос об относительной значимости моногенных и полигенных признаков в изучении популяционной изменчивости. С одной стороны, такие полигенные признаки, как вес, размеры, не могут дать достаточно содержательной и микроэволюционной характеристики из-за значительной доли негенетической компоненты, влияющей на их осуществление. Как альтернатива часто выдвигается предложение сосредоточить основное внимание на изучении признаков, касающихся биохимического полиморфизма

(в последнее время часто картины распределения белков разной подвижности на фореграммах называют «биохимическим фенотипом»). В ряде случаев, действительно, удается связать тот или иной биохимический фенотип по отдельным полиморфным белкам с действием даже отдельных аллелей и провести по таким признакам настоящий популяционно-генетический анализ совокупности особей. Однако многие классические морфологические признаки, особенно имеющие качественную природу, выгодно отличаются от таких монолокусных, моногенных биохимических признаков тем, что дают возможность маркировать группу особей сразу по целой группе локусов. Поэтому, изучая биохимический полиморфизм, мы можем получить характеристику не более чем по нескольким десяткам локусов (большее число изоферментов чрезвычайно трудно практически проанализировать при существующей методике биохимических популяционных исследований), тогда как, изучая встречаемость в природных популяциях нескольких десятков дискретных морфологических признаков, исследователь может получить интегрированную картину многих сотен локусов, что уже может считаться репрезентативной выборкой локусов по отношению к геному в целом.

Другой частью проблемы теории признака является вопрос асимметрии фенотипа. Что считать за признак: появление щетины на правой голени, появление щетины на левой голени, появление щетинок на обеих голених, появление щетины на любой голени? Эти и подобные вопросы тесно связаны с проблемами асимметрии, дисасимметрии, антисимметрии, дисантисимметрии, флуктуирующей симметрии и другими подобными, лежащими на границе между феногенетикой и популяционной морфологией и популяционной онтогенетикой. В настоящее время интерес к этому аспекту проблемы признака резко возрастает [Soule, 1967; Захаров, 1978, 1979; и др.]. Не исключено, что асимметрия окажется крайне интересным морфологическим показателем эволюционного влияния на популяцию факторов внешней среды.

В целом совершенно ясно, что проблема признака, в частности морфологического признака, на современном уровне популяционного исследования требует большого внимания и заслуживает, видимо, специального теоретического и экспериментального исследования, связанного и с биологией развития, и феногенетикой и генетикой вообще, и с молекулярной биологией. Нужна пока отсутствующая теория признака. В этой будущей теории кратко упомянутые выше аспекты (инвариантность-ковариантность, изменчивости на разных уровнях, конечность генотипа и бесконечность фенотипа, соотношение моно- и полигенных признаков, количественной и качественной изменчивости и симметрии разных проявлений асимметрии, наконец, соотношение между геном и феном) должны найти свое место. Будущие исследования покажут, какие еще разделы необходимо будет включить в эту будущую теорию признака.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы сделали попытку более точно определить место популяционной морфологии как в общем комплексе морфологических наук, так и среди наук, связанных с изучением популяций, а также подвести некоторые итоги изучения непрерывной изменчивости и очертить нерешенные проблемы. Сейчас ясно, что непрерывная изменчивость в равной степени может быть использована для решения ряда специфических проблем внутривидовой систематики, экологической и функциональной морфологии. В то же время, существует и постоянно обогащается комплекс специфических популяционно-морфологических подходов и методов, в совокупности составляющий основу методики популяционной морфологии как взаимосвязанного с другими, но относительно самостоятельного направления современной морфологии, вливающих в общий поток популяционных исследований, с одной стороны, и дополняющий разветвленное древо морфологических дисциплин — с другой.

Рассмотрение общей структуры современной морфологии как науки указывает на неизбежность дальнейшего развития и обогащения комплекса морфологических дисциплин за счет развития морфологических по существу подходов к изучению структуры индивидуальных систем. Среди общих проблем, связывающих популяционную морфологию с другими направлениями, оказывается в числе важнейших создание теории признака.

## ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н.* Пути приспособления млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972.
- Васильев С. В., Ефимов В. И.* Особенности географической и биотопической изменчивости популяций песчанок в Северо-Западной Туркмении.— В кн.: Приспособительная изменчивость грызунов, ч. II. (Тр. Всес. НИИ защиты растений, вып. 30). Л., 1970, с. 3—45.
- Добринский Л. Н.* О морфофизиологическом критерии эволюционных преобразований в популяциях птиц.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 816—819.
- Зазаров В. М.* Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология, вып. 5(7). Изд-во Сарат. ун-та, 1978.
- Зазаров В. М.* Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях. Автореф. дис. на соиск. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биол. разв. им. Н. К. Кольцова, 1979.
- Земский В. А., Берзин А. А.* О редком явлении атавизма у кашалота.— Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол., 1961, т. 17, 2, с. 56—60.
- Ищенко В. Г.* Использование аллометрических уравнений для изучения морфологической дифференциации (на примере узкочерепной полевки).— Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР, 1966, вып. 51, с. 67—71.
- Клевезаль Г. А., Тормосов Д. Д.* О выделении локальных группировок кашалотов по характеру слоев в дентине зубов: Тез. докл. Совещ. по изуч. морских млекопит. М.: 1969.
- Кулюкина Н. М., Гибет Л. А.* О путях изучения внутривидовой изменчивости на примере биотопической изменчивости рыжих полевок.— Зоол. ж., 1980, т. 59, вып. 3, с. 431—440.
- Новоженков Ю. И.* Коэффициенты вариации размеров майских жуков (*Melo-*

- lontha hippocastani) как популяционный параметр.— Зоол. ж., 1978, т. 58, вып. 6, с. 857—866.
- Павер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 178 с.
- Покровский А. В., Большаков В. П. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 164 с.
- Серебровский А. С. Неоточные проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 272 с.
- Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1969. 128 с.
- Суханов В. Б., Гамбарян П. П. Состояние и задачи морфологии позвоночных и роль эволюционного, экологического и функционального подходов в их решении.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. Материалы к Всес. совещ. М.: Наука, 1979, с. 27—33.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов П. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 236 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов П. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 362 с.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии позвоночных.— Тр. Ин-та экол. раст. и жив. АН СССР, т. 58. Свердловск, 1968. 382 с.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935, с. 34—65.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, вып. 5, с. 649—659.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии.— В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980, с. 65—74.
- Яблоков А. В., Клевезаль Г. А. Вибриссы китообразных и ластоногих, их распределение, строение, значение.— В кн.: Морфологические особенности водных млекопитающих. М.: Наука, 1964, с. 48—81.
- Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 129 с.
- Царанкин С. Р. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами.— В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. с. 33—61.
- Bird J., Riska B., Sokal R. R. Geographic variation in variability of *Pemphigus populicaulus*.— Syst. Zool., 1981, vol. 30, N 1, p. 58—70.
- David J., Bocquet C., Scheemaeker-Lomis M. de, Pla E. Utilisation du coefficient de variation pour l'analyse de la variabilité de différents caractères quantitatifs chez *Drosophila melanogaster*: comparaison de souches appartenant à trois races géographiques.— Arch. zool. exp. et gen., 1978, vol. 118, N 4, p. 481—494.
- Heincke F. Die Naturgeschichte des Herings.— Abhandl. Seefisch — Vereins, Bd. 2, 1—178, 1898.
- Fischer R. A. The statistical use of multiple measurements.— Ann. Eugenics, 1938, vol. 8, p. 376—386.
- Jardine N., Sibson R. Mathematical Taxonomy. L.— N. Y.: J. Wiley Sons Ltd., 1971.
- Lande R. On comparing coefficients of variations.— Syst. Zool., 1977, vol. 26, N 2, p. 214—217.
- Lewontin R. C. On the measurement of relative variability.— Syst. Zool., 1966, vol. 15, N 1, p. 141—142.
- Long C. A. An analysis of patterns of variation in some representative Mammalia, Pt 1. A Review of estimation of variability of selected measurements.— Trans. Kansas Acad. Soc., 1968, vol. 71, p. 201—227.
- Long C. A. An analysis of patterns of variations in some representatives Mammalia, Pt 2. Studies on the nature and correlation of measures of variation.— Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Publ., 1969, vol. 51, p. 289—302.

- Mahalanobis P. C.* On the generalised distance in statistics.— Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1936. Pt A2, p. 49—55.
- Johnston R. F., Selander R. K.* Evolution in the house sparrow. III. Variation in size and sexual dimorphism in Europe and North and South America.— Amer. Natur., 1973, vol. 107, N 955, p. 373—390.
- Mayr E.* Systematics and the origin of species. N. Y.: Columb. Univ. Press, 1942. (русск. перев. Э. Майр. 1947. Систематика и происхождение видов. Изд-во иностр. лит-ры. М.).
- Mayr E.* Principles of Systematic Zoology. N. Y.: McGraw Hill Book Co., 1969.
- Pauken R. J., Metter D. E.* Geographic representation of morphologic variation among populations of *Ascapus trueti Stejneger*.— Syst. Zool., 1971, vol. 20, N 4, p. 434—441.
- Sokal R. F., Sneath P. H. A.* Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman and Co, 1963. 369 с.
- Soule M.* Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard.— Amer. Natur., 1967, vol. 101, N 918, p. 141—160.
- Sych L.* Correlation of tooth measurements in Leporids. On the significance of the coefficient of correlation in the studies of microevolution.— Acta Theor. Biol., 1966, vol. XI, N 2, p. 41—54.
- Тимофеев-Рессовский Н. В.* Genetik und Evolution.— Z. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1939, vol. 76, N 132, p. 158—218.
- Zarapkin S. R.* Zur Phaenanalyse von geographischen Rassen und Arten.— Arch. Naturgesch., 1934, Bd. 3, p. 161—187.
- Yablokov A. V.* Variability of Mammals. Revised Ed., New Delhi: Amerind Publ. Co., 1974. 362 p.

УДК 576.2:591.4

## ФОРМА, ФУНКЦИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ОРГАНОВ И СТРУКТУР. К МЕТОДОЛОГИИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА

И. Н. ИОРДАНСКИЙ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР

Функциональный подход стал важной составной частью эволюционной морфологии, одной из главных задач которой, согласно А. Н. Северцову [1939] и И. И. Шмальгаузену [1947], является изучение филогенетических преобразований структур и функций органов в их взаимосвязи и в соотношении с внешней средой. В этой области имеется ряд важных методологических проблем, которые, при общем увлечении функциональным подходом, нередко забывают или недооценивают. В результате, как уже подчеркивали В. Б. Суханов [1979] и Н. В. Кокшайский [1980], появилось и появляется немало исследований, выполненных методологически неверно, с поспешными и легковесными морфофункциональными выводами, по сути дела, дискредитирующими функциональное направление в морфологии. Иногда, установив какую-либо функцию морфологического объекта и исходя из крайне упрощенно понимаемого представления о единстве

формы и функции, полагают, что именно данной функцией можно объяснить все структурные особенности органа, в сущности, подгоняя эти последние под принятую за первооснову функцию. Или же функция, так сказать, выводится из морфологических характеристик объекта, без специального ее исследования, а затем этой же самой функцией пытаются объяснить историческое становление тех же самых морфологических особенностей, на основе которых были сделаны функциональные предположения.

Соотношение формы и функции является центральной проблемой функциональной морфологии — от ее разработки зависит успешность решения конкретных задач функционального анализа. К этой проблеме обращались многие исследователи (см. обзоры П. Дуллемейера [Dullemejer, 1974] и Л. Я. Бляхера [1976]), но и теперь ее нельзя считать полностью разрешенной. Эту проблему часто искусственно упрощают, декларируя примат функции над формой (или формы над функцией). И то, и другое, как указывал П. Дуллемейер [1974], связано с признанием каузальных соотношений между формой и функцией (изменения одной из этих категорий первичны и являются причиной изменений другой категории). По сути дела, при таком подходе форма и функция рассматриваются в своего рода метафизическом отрыве друг от друга. Иногда при этом даже начинают с известного тезиса о единстве формы и функции, но тут же оговариваются, что активной стороной в этом единстве является функция и, следовательно, она изменяется в эволюции первой, а за ней уже изменяется и форма. Как, собственно, происходит изменение функции, опережающее изменение структуры, на чем оно материально основано — остается неясным.

Многие авторы, отрицая каузальный характер взаимоотношений формы и функции, говорят о существовании между ними определенных соответствий, коррелятивных связей (см. Дуллемейер, 1974). Но при попытках установить действительные корреляции между структурными и функциональными показателями органа нередко оказывается, что простых и однозначных соответствий между ними найти не удается [Морозов, 1979; Кокшайский, 1980].

По крайней мере отчасти указанные трудности связаны с неоднозначностью самого понятия «функция», которое используется в биологии для обозначения:

- 1) специфического способа действия структуры (например, сокращение мышечной клетки, формирование секрета железистой клеткой и т. п.);

- 2) основных биологических свойств структуры (обмен веществ, дыхание и т. п.; в этом смысле, например, говорят о «дыхательной функции мышечной клетки»);

- 3) значения структуры в жизнедеятельности организма.

Это разнообразное применение термина приводит к путанице, в которой необходимо разобраться. Представляется справедливым мнение Л. Я. Бляхера [1976], что термин «функция» целе-

сообразно было бы сохранить лишь за специфическими отправлениями или действиями данной структуры. Что же касается значения структуры в жизнедеятельности организма в его взаимоотношениях с внешней средой (не сводящегося к физическим и химическим свойствам структурных элементов), то для его наименования можно использовать предложенный В. Боком и Г. фон-Валертом [Bock, von Wahlert, 1965] термин «биологическая роль» (или адаптивная роль)<sup>1</sup>. В эволюционной морфологии, зоологии и палеонтологии в качестве функций обычно рассматривают в указанном смысле не собственно функции, а именно биологическую роль различных структур и органов [Северцов, 1925, 1939; Шмальгаузен, 1947, 1969; Матвеев, 1957; Кокшайский, 1980 и др.].

Необходимо подчеркнуть, что функцией в данном смысле обладают любые структурные элементы на любом уровне структурной организации органа, тогда как собственную адаптивную роль имеют далеко не все структурные элементы, по лишь более или менее значительные их комплексы. Так, отдельное мышечное волокно имеет специфическую сократительную функцию, но не обладает биологической ролью, которая присуща целым мышцам и скелетно-мышечным комплексам. Для целой мышцы функцией является ее сокращение (с определенными физиологическими показателями), а биологической ролью — участие в конкретном двигательном акте (например, сгибание или разгибание отдела конечности при определенной форме локомоции); для целой конечности функции — опора, отталкивание от субстрата, вообще приложение определенных сил к внешним объектам, а биологическая роль — конкретные действия, связанные с определенным поведением (например, бег, рытье почвы, нападение или защита и т. п.).

Концепции мультифункциональности и смены функций (а также понятия расширения, сужения, разделения, субституции функций), широко используемые морфологами в анализе филогенетического преобразования органов [Dohrn, 1875; Северцов, 1925, 1939; Шмальгаузен, 1947, 1969], очевидно, относятся в указанном смысле терминов не к функции, а к адаптивной (биологической) роли структур. Было бы целесообразно соответствующим образом заменить эти термины (вместо «мультифункциональности» можно предложить «мультиадаптивность», остальные термины легко перестраиваются). Однако все они прочно вошли в научный обиход и трудно ожидать, что морфологи охотно согласятся сразу от них отказаться (так же как и от привычного использования термина «функция» в значении «биологическая роль»). Но во избежание бесконечных недоразумений совершенно необходимо по крайней мере ясно представлять, в каком смыс-

<sup>1</sup> В. И. Стрелковский [1961, 1973] в близком смысле, но используя несколько неудачную терминологию, говорит о «двойственности» функций: каждая структура обладает «функцией в узком смысле» и «функциональными отношениями» к функциям того органа, куда структура входит.

ле используется тот или иной термин и специально оговаривать это, давая соответствующие определения.

Проблема соотношения формы и функции, таким образом, разделяется на две самостоятельные проблемы: 1) соотношения структуры и биологической (адаптивной) роли того морфологического комплекса, в который данная структура входит на том или ином уровне его организации; 2) соотношение структуры и ее функций, понимаемых как ее специфические действия. По удачной формулировке Бока и фон-Валерта [Bock, von Wahlert, 1965], форма и функция (рассматриваемая в данном смысле) представляют собой два измерения признаков фенотипа, имеющие общую генетическую основу. Следовательно, по самой своей сути они неразделимы и всегда должны рассматриваться вместе. Соотношения же структур и их биологической роли сложны и неоднозначны. Вообще говоря, функция любого структурного элемента должна соответствовать его биологическому назначению в работе структурного комплекса (органа), обладающего определенной биологической ролью. Но любой орган представляет собой сложную систему, включающую несколько иерархических структурно-функциональных уровней организации — от макроструктурных образований до ультраструктурных элементов. И один и тот же биологический результат может быть достигнут разными путями, то есть посредством разных комбинаций свойств структурно-функциональных элементов разных уровней. Например, увеличение линейной скорости движения может быть обеспечено биомеханически — увеличением длины рычага и приближением мест начала и прикрепления мышцы к оси вращения сустава, или особенностями анатомической структуры мышцы, приобретающей в этом случае длинные параллельные волокна, или особенностями ее гистологической структуры — преобладанием в пей мышечных волокон, обеспечивающих более быстрое сокращение (так называемых белых волокон у многих групп позвоночных, или физических волокон у земноводных). Конкретный же морфофункциональный облик данного органа определяется сложными соотношениями целого ряда факторов, включающих, помимо его адаптивной роли, также его историю (то есть ход последовательных преобразований в филогенезе), особенности его морфогенеза, топографические соотношения и другие формы коррелятивных взаимосвязей с другими органами в целостном организме.

Неоднозначность и сложность соотношений структуры, функции и биологической роли ярко проявляется в развитии особой формы структурно-функционального сходства у разных видов организмов, впервые описанной П. П. Гамбаряном [1972] как конвергентность в развитии признаков у животных, приспособленных к разным условиям существования, на примере сходных пропорций конечностей с коротким дистальным сегментом у коз (*Capra*), приспособленных к прыжковой форме бега, и у сайги (*Saiga*), приспособленной к скоростной форме бега, при диа-

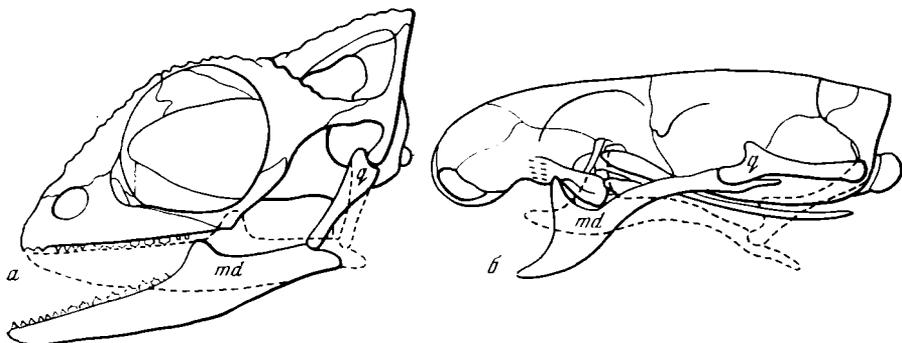


Рис. 1. Движения квадратно-мандибулярной системы в черепе хамелеона (а) и слепозмейки (б)

Сплошной контур — протракция; пунктир — ретракция; *md* — нижняя челюсть; *q* — квадратная кость

метрально противоположных требованиях к механике бега. П. П. Гамбарян говорит о различных функциях, но, может быть, правильнее здесь говорить о различной биологической роли сходных структур у разных видов.

Близкая ситуация наблюдается у таких еще более различных биологически животных, как хамелеоны (*Chamaeleonidae*) и слепозмейки (*Typhlopidae*), в сходстве некоторых особенностей их челюстного аппарата (Иорданский, 1973а, 1981): у тех и других квадратная кость потеряла непосредственный контакт с птеригоидом и двигается относительно черепа вместе с нижней челюстью, но без связи с движениями остальной части максиллярного сегмента (элементы неба, верхней челюсти и др.), характерной для большинства ящериц и змей. Функция квадратно-мандибулярной системы в целом сходна у слепозмеек и хамелеонов: в обоих случаях это независимая от остальных костей черепа повышенная подвижность данной части челюстного аппарата, позволяющая несколько выдвигать нижнюю челюсть вперед за счет поворота квадратных костей вентральным концом вперед и вверх (рис. 1). Но адаптивная (биологическая) роль квадратно-мандибулярной подвижности у хамелеонов и слепозмеек совершенно различна, при резком различии способов питания этих животных: у хамелеонов протракция нижней челюсти наблюдается при выбрасывании языка — нижняя челюсть выдвигается вперед, предоставляя большую свободу движению последнего, тогда как у слепозмеек сходное движение квадратно-мандибулярной системы используется, видимо, для подсовывания беззубой нижней челюсти под схватываемую добычу, при невозможности широкого открывания пасти.

Едва ли такую форму сходства органов можно называть конвергентностью в полном смысле слова. Лучше, вероятно, использовать новый термин. В качестве такового можно предложить

«параконвергентность», определив ее как сходство структур, основанное на сходстве их специфических функций при различной биологической роли и адаптации к разным условиям среды. Настоящая же конвергентность представляет собой сходство структур, основанное на сходстве их биологической роли (при развитии сходных адаптаций) и возникающем в связи с этим функциональном сходстве.

Из сказанного следует, что структурное сходство отнюдь не означает сходства биологической роли (то есть функционального сходства в том смысле, в котором обычно этот термин используют в эволюционной морфологии, зоологии и палеонтологии). Очевидно, другим следствием является невозможность с большой достоверностью вывести биологическую роль структуры из ее морфологии. Следовательно, морфофункциональный анализ должен включать специальное исследование функций и биологической роли органов, а не представлять собою лишь дедукции из особенностей их морфологии, как это уже подчеркивали К. Ганс [Gans, 1966] и Н. В. Кокшайский [1980].

Яркие примеры, подтверждающие эти положения, дают попытки ряда авторов исследовать кинетизм черепа на основе лишь морфологических данных. Даже такие превосходные морфологи, как Лякьер [Lakjer, 1926] и Робинсон [Robinson, 1967], пришли этим путем к совершенно неверным представлениям о возможности в черепе типичных ящеров независимых (и даже противоположно направленных) движений квадратных костей и небных отделов и, вследствие этого, ретракции максиллярного сегмента (верхней челюсти) одновременно с протракцией и отведением вниз нижней челюсти. В действительности у большинства ящеров (за исключением хамелеонов, см. выше) такие движения отделов черепа совершенно невозможны: максиллярный сегмент всегда двигается у них сопряженно с нижней челюстью относительно затылочного сегмента (задней части мозговой коробки), что определяется как характером сочленений между разными отделами черепа, так и возможностями работы мышц [Иорданский, 1966; Iordansky, 1970]. Поэтому неверны и умозрительные схемы движений челюстного аппарата ящеров при схватывании и глотании добычи, предложенные Лякьером [Lakjer, 1926] и Робинсон [Robinson, 1967] для обоснования гипотезы о биологической роли кинетизма черепа и функциональной интерпретации эволюционных преобразований черепа в филогенезе ящеров (см. Иорданский, 1971).

В заключение кратко остановимся на проблеме взаимоотношений формы, функций и биологической роли органов в эволюционном аспекте.

Естественный отбор направляет эволюционные преобразования любого органа по пути совершенствования его биологической (адаптивной) роли, выполнение которой зависит от функций различных структурных компонентов данного органа. В этом процессе структуры и функции, как две неразрывно связанных ка-

теории признаков фенотипа, имеющие общую генетическую основу, изменяются совместно и одновременно. Функции, понимаемые как способ действия структурных элементов, определяются особенностями последних, но в то же время отбор контролирует эволюционные перестройки структур через адаптивные изменения их функций. В сущности, происходят не изменения структур и изменения функций, а единые структурно-функциональные изменения.

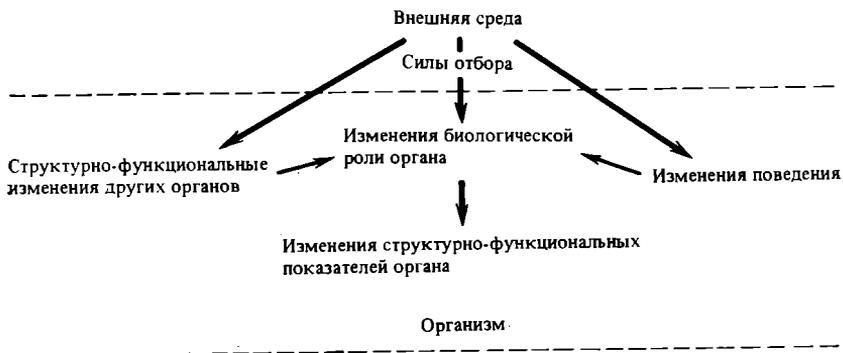
Биологическая роль органа может измениться как на основе структурно-функциональных перестроек его компонентов, так и в связи с какими-либо изменениями его использования в жизнедеятельности организма. Последние у животных могут быть связаны с изменениями поведения<sup>2</sup> — как наследственными (т. е. обусловленными структурно-функциональными преобразованиями компонентов нервной системы), так и адаптивно-модификационными (т. е. основанными на прежней норме реакции), имеющими место при изменении внешних условий. Вероятно, именно такой характер имеют изменения поведения синиц — большой (*Parus major*) и лазоревки (*Parus caeruleus*), связанные с использованием клюва для открывания молочных бутылок [см. Кокшайский, 1980]. Другой широко известный пример такого рода представляет изменение поведения новозеландских попугаев-кеа (*Nestor notabilis*), которые, начиная с 1868 г., стали использовать клюв для нападения на овец [см. Гладков, 1970]. В этом случае допускают распространение в популяциях попугаев мутантного аллеля, контролирующего «хищническое» поведение птиц (поскольку нападают на овец лишь отдельные особи попугаев). В приведенных примерах орган животного, видимо, без каких бы то ни было изменений своей структуры и функций приобрел дополнительную биологическую роль. Оба эти и подобные им случаи являются примерами преадаптивного состояния органа, сформированного механизмом морфофункциональной преадаптации [Бок, 1959, 1965; Иорданский, 1973, 1979].

Попутно отметим, что в работах, посвященных анализу морфофункциональной преадаптации, под функцией, как обычно в эволюционной морфологии, подразумевается биологическая роль органов и структур организма. Именно в этом смысле следует понимать указание Бока [Bock, 1959], что на стадии преадаптационного порога происходит функциональное изменение структуры без ее морфологического изменения. Как раз эту ситуацию мы видим в двух приведенных выше примерах: биологическая роль органа, достигшего в каком-либо отношении преадаптивного состояния, может измениться без его структурно-функциональных изменений.

Изменение биологической роли данного органа может быть также причинно связано с морфофункциональными перестройка-

---

<sup>2</sup> Роль изменений поведения в процессе развития адаптаций животных подчеркнул фон-Валерт [von Wahlert, 1965].



**Рис. 2.** Схема эволюционных изменений структуры, функции и биологической роли органа

Толстые стрелки — действие сил отбора, тонкие стрелки — взаимодействия систем организма

ми других органов и систем в целостном организме (рис. 2). Например, возможность редукции дыхательной роли кожных покровов и совершенствование их защитной роли путем усиленной кератинизации стало возможно у предков амфиот после совершенствования механизма вентиляции легких с использованием работы грудной клетки [см. Иорданский, 1979].

Очевидно, любое изменение адаптивной роли органа, какими бы причинами оно ни было вызвано, должно сказаться на изменении направления естественного отбора, контролирующего наследственные структурно-функциональные перестройки данного органа. Разумеется, возможны и селективно нейтральные структурно-функциональные изменения.

Как мы уже отмечали, в системах организма, построенных по принципу лабильной структурно-функциональной организации (т. е. без жестких связей между компонентами разных структурных уровней), сходные по отношению к изменениям биологической роли результаты могут быть достигнуты разными путями (перестройками компонентов разных уровней). Поэтому лишь вся совокупность свойств данного органа, рассматриваемая в целом, позволяет оценить общую адаптивность его устройства применительно к конкретной биологической роли. Вероятно, принцип лабильной структурно-функциональной организации систем организма представляет несравненно больший простор для действия естественного отбора, нежели жесткие и однозначные связи компонентов разных уровней организации. Можно полагать, что известная лабильность связей структурно-функциональных элементов в данном органе позволяет создавать на разных уровнях его организации своего рода резервы для последующих эволюционных экспериментов.

## ВЫВОДЫ

1. В связи с неоднозначностью использования в биологии термина «функция», необходимо различать собственно функцию и биологическую (адаптивную) роль органов и структур организма.

2. Благодаря отсутствию жестких связей между структурно-функциональными показателями разных уровней организации, сходные по своему адаптивному значению результаты могут быть достигнуты разными путями. В связи с этим соотношения биологической роли данного органа и его различных структурно-функциональных показателей не могут иметь простого и однозначного характера.

3. Структурное сходство органов у разных видов организмов отнюдь не обязательно означает сходство биологической роли этих органов. Это проявляется, в частности, в развитии параконвергентного сходства структур, основанного на сходстве их специфических функций при различной биологической роли соответствующих структурных комплексов.

4. Биологическую роль структуры нельзя с высокой достоверностью вывести из ее морфологии.

5. В эволюции преобразования структур и их функций происходят совместно и одновременно. Естественный отбор действует на структурно-функциональные показатели органа через изменения его биологической роли.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бляхер Л. Я.* Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М.: Наука, 1976, с. 1—360.
- Гамбарян П. П.* Бег млекопитающих. (Приспособительные особенности органов движения). Л.: Наука, 1972, с. 1—334.
- Гладков Н. А.* Отряд попугаи (Psittaci). Жизнь животных (под ред. Л. А. Зенкевича), т. 5. М.: Просвещение, 1970, с. 355—372.
- Иорданский Н. Н.* Кинетизм черепа ящериц. О функциональном значении кинетизма черепа.— Зоол. журн., 1966, т. 45, № 9, с. 1398—1410.
- Иорданский Н. Н.* К функциональному анализу черепа ящериц (Lacertilia). Особенности строения, связанные с кинетизмом.— Зоол. журн., 1971, т. 50, № 5, с. 724—733.
- Иорданский Н. Н.* Морфологические и функциональные особенности челюстного аппарата и кинетизм черепа у хамелеонов.— Зоол. журн., 1973а, № 6, с. 891—901.
- Иорданский Н. Н.* Теория преадаптации и ее значение для понимания расширения и смены функций органов в эволюции.— В кн.: Некоторые проблемы теории эволюции. М., 1973б, с. 11—29.
- Иорданский Н. Н.* Основы теории эволюции. М.: Просвещение, 1979, с. 1—190.
- Иорданский Н. Н.* Кинетизм черепа и функции челюстных мышц *Turphlops vermicularis*. К проблеме происхождения *Turphlopidae*.— Зоол. журн., 1981, т. 60, № 1, с. 97—108.
- Кокшайский Н. В.* О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе.— В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980, с. 37—52.
- Матвеев Б. С.* О преобразовании функции в индивидуальном развитии животных.— Зоол. журн., 1957, т. 36, № 1, с. 4—25.

- Морозов Н. Н. Морфофункциональная организация скелетных мышц земноводных. В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М., 1979, с. 213—214.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во «Думнова», 1925, с. 1—84.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 1—610.
- Стрелковский В. И. Двойственный характер функций как основа филогенетических преобразований органов.— Труды Ин-та палеобиологии АН Груз. ССР, 1961, т. 6, с. 35—55.
- Стрелковский В. И. Проблема соотношения формы и функции в эволюции животных. Тбилиси: Мецниереба, 1973, с. 1—187.
- Сузанов В. Б. Некоторые методологические вопросы функциональной морфологии опорно-двигательного аппарата наземных позвоночных и изучение их аллюров.— В кн.: Локомоция животных и биомеханика опорно-двигательного аппарата. Киев: Наукова думка, 1979, с. 5—14.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М., 1947.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, изд. 2-е, 1969, с. 1—493.
- Vock W. J. Preadaptation and multiple evolutionary pathways.— *Evolution*, 1959, v. 13, N 2, p. 194—211.
- Vock W. J. The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization.— *System. Zool.*, 1965, v. 14, N 4, p. 272—287.
- Vock W. J., Wahlert G., von. Adaptation and the form—function complex.— *Evolution*, 1965, v. 19, N 3, p. 269—299.
- Dohrn A. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig, 1875 (цит. по изданию: Дорн А. 1937. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М.; Л.: Изд-во АН СССР.
- Dullemeijer P. Concepts and approaches in animal morphology. Amsterdam, 1974, p. 1—270.
- Gans C. Some limitations and approaches to problems in functional anatomy.— *Folia biotheor.*, 1966, v. 6, p. 41—50.
- Iordansky N. N. Structure and biomechanical analysis of functions of the jaw muscles in the lizards.— *Anat. Anz.*, 1970, B. 127, H. 4, p. 383—413.
- Lakjer T. Studien über die Trigeminus—versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Copenhagen, 1926, p. 1—154.
- Robinson P. L. The evolution of the Lacertilia.— *Coll. Intern. Centre Nat. Rech. Scient.*, 1967, N 163, p. 395—407.
- Wahlert G., von. The role of ecological factors in the origin of higher levels of organization.— *System. Zool.*, 1965, v. 14, N 4, p. 288—300.

УДК 591.4:576.12

## НЕКОТОРЫЕ ПУТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА В МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЛОГЕНЕТИКЕ

Ф. Я. ДЗЕРЖИНСКИЙ

Биологический факультет МГУ

Возможность построения филогении на основе современного материала многими ставится под вопрос. Но в определенных случаях, например в орнитологии, в связи с бедностью палеонтологических данных нам неоткуда больше ждать подсказок относительно истории дивергенции основных подразделений класса птиц. Для морфобиологического метода [Юдин, 1970, 1974] характерен отказ от использования морфологических особенно-

стей просто как признаков сходства и различия, а потому и от противопоставления филогенезов адаптациям. Интерпретируя конструкцию современных животных в терминах создавшего ее процесса адаптации, этот метод позволяет рассчитывать на получение наиболее адекватного результата.

Удачным модельным объектом для таких исследований представляется челюстной аппарат птиц. Как часть опорно-двигательной системы, он выполняет механические функции, относительно легко доступные пониманию и изучению. А связь с пищевой адаптацией придает его преобразованиям ответственную роль в эволюции. В ходе морфобиологического изучения челюстного аппарата птиц и сложились приводимые далее соображения.

Морфобиологическое исследование по самой своей сути должно быть комплексным, имея в виду сочетание нескольких путей; удельный вес каждого из них может быть различным в разных случаях. Чтобы подойти к этому вопросу, обратимся сначала к структуре взаимосвязи между формой и функцией, которая одновременно представляет значительный самостоятельный интерес. Данные о морфологической конструкции изучаемого узла можно изобразить на схеме (рис. 1) прямоугольником. Эта конструкция задает определенные физические свойства аппарата, в данном случае механические, которые вытекают из формы, взаимного расположения и способов соединения его частей (т. е. костей, связок и мышц). Эти свойства, которые на схеме символизированы кругом, могут быть установлены, так сказать, предсказаны исходя из морфологических данных, причем с большой точностью. Во всяком случае таким путем могут быть интерпретированы особенности конфигурации аппарата и его частей, может быть выяснена механическая специфика, существующая как следствие специфики геометрической. Эти механические свойства образуют важнейшую предпосылку для функционирования аппарата и потому должны быть названы функциональными свойствами. Реальные функции осуществляются при участии нервной системы на основе этих свойств. Совокупность функций данного аппарата взаимодействует с определенными сторонами среды, т. е. биогеоценоза, составляющими экологическую нишу вида. В результате этого взаимодействия решается дальнейшая судьба данной конструкции; таким образом действует естественный отбор, через посредство которого на арене биогеоценоза функция оказывает определяющее влияние на форму в ходе эволюции. Помимо этого, под влиянием естественного отбора сформировался некоторый набор индивидуальных морфогенетических реакций, благодаря которым форма адекватно реагирует на воздействие со стороны функции в ходе онтогенеза, изменяясь в пределах нормы реакции. Это так называемое функциональное приспособление.

Итак, на приведенной схеме (рис. 1) нижние связи обозначают определяющее влияние функции на форму, в основе которого лежит естественный отбор. А верхние стрелки подразумевают ту определяющую роль, которую форма как материальный



Рис. 1. Схема структуры взаимоотношений формы и функции на примере опорно-двигательной системы

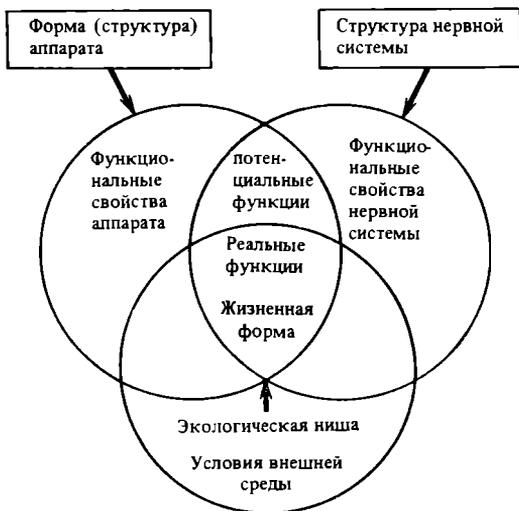


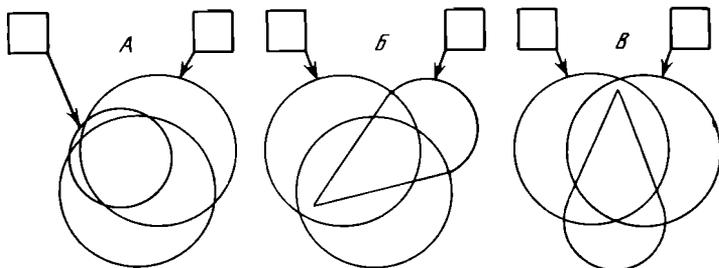
Рис. 2. Схема компонентов морфобиологической специфики частей опорно-двигательной системы

субстрат функции играет по отношению к ней в каждый момент времени в каждом организме, т. е. на уровне физиологии.

Помимо механических свойств аппарата как важнейшей предпосылки осуществления его функций, столь же необходима еще одна предпосылка, образованная функциональными свойствами центральной нервной системы. Скажем, в столярном деле можно отдельно обсуждать вопрос о свойствах и качестве рубанка и отдельно — о технике его применения. Так и в данном случае необходимы управление активными действиями аппарата, реализация определенной техники его использования. Эту задачу и выполняет центральная нервная система, которая задает определенную программу работы аппарата и осуществляет выбор программ, согласно экологическим ситуациям. Все это можно назвать поведенческим аспектом функционирования. На схеме (рис. 2) конструкция аппарата и центральная нервная система изображены прямоугольниками, а их функциональные свойства — кругами. Область перекрытия этих кругов соответствует зоне потенциальных функций, ибо здесь механические свойства аппарата подконтрольны нервной системе и могут быть использованы по программе. Если таким же кругом изобразить свойства биогеноценоза, то получится зона взаимного наложения всех трех кругов, которая включает часть области потенциальных функций аппарата, изображая реальные функции, и характеризует жизненную форму, точнее, один ее аспект, связанный с изучаемым аппаратом. Часть круга свойств среды, занятая этой зоной, представляет собой соответствующий аспект экологической ниши. Функции в этой зоне специфичны не только по отношению к конструкции аппарата и строению нервной системы, но и по отношению к свойствам среды, т. е. адаптивны.

На схеме видны три участка двойного перекрытия кругов, где не хватает лишь одного из трех факторов для реального осуществления функций. Эти области соответствуют наиболее перспективным направлениям и способам дальнейшей адаптации. Освоение верхнего участка предполагает возможность расселения с занятием других биогеноценозов, по сути дела, это зона преадаптации, а два нижних свидетельствуют о существовании давления отбора в направлении определенных преобразований структуры аппарата и нервной системы.

Как ясно из приведенной схемы, морфобиологическое исследование частей опорно-двигательной системы должно включать три компонента — изучение конструкции и ее механических свойств, а также полевое и лабораторное исследование самой феноменологии функций, т. е. программы, задаваемой центральной нервной системой, и особенностей экологической ниши вида. В общем случае, по-видимому, должно соблюдаться равновесие между этими тремя сторонами, однако можно предположить, что при определенных условиях одна из них может приобрести более существенное, критическое значение для становления морфобиологического облика данного узла организма и для его изучения. Например,



**Рис. 3.** Соотношение компонентов морфобиологической специфики частей опорно-двигательной системы при критическом значении функциональных свойств аппарата (*A* — челюстной аппарат птиц), поведенческого аспекта функции (*B* — локомоторная система четвероногих с их походками) и свойств среды (*B* — плавание и полет со сложным строением обтекающего потока)

челюстной аппарат птиц (рис. 3, *A*) обладает весьма четко очерченными механическими свойствами, которые, по-видимому, весьма полно используются в осуществлении реальных функций. В данном случае специфичность функций по отношению к конструкции аппарата представляется наиболее критичным из определяющих их факторов, что можно выразить на схеме путем приближения очертаний зоны реальных функций к контуру механических свойств аппарата. Для функционирования локомоторной системы четвероногих (рис. 3, *B*), гораздо более сложной и подвижной, чем челюстной аппарат птиц, характерен чрезвычайно сложный поведенческий аспект — целая система программ. Их познание через изучение феноменологии функций образует критический компонент в морфобиологическом изучении локомоторной системы. Критичность этого фактора можно изобразить на схеме, придав области функциональных свойств нервной системы некую затейливую форму. Движение животных в сплошных средах (т. е. плавание и полет, рис. 3, *B*) осложнено процессами, развивающимися в воде или воздухе в непосредственной близости от тела животного. Это делает критичным этапом исследования изучение потока, т. е. процессов, развивающихся в среде. В схеме такой ситуации затейливая форма придана контуру свойств среды.

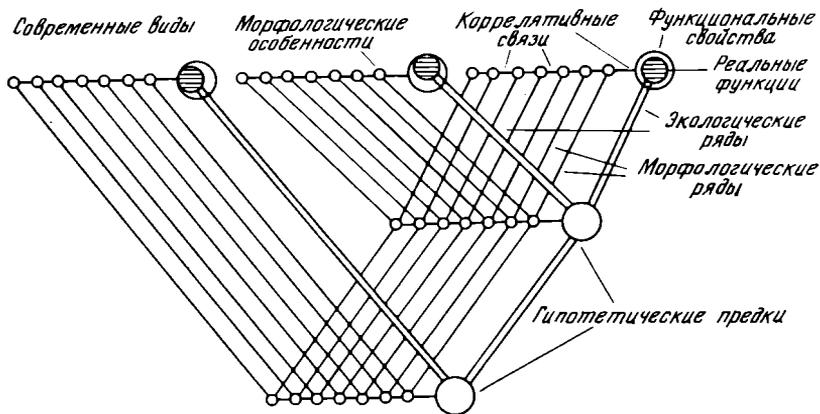
Итак, в морфобиологическом исследовании челюстного аппарата птиц критичным представляется выяснение механических свойств конструкции, т. е. функциональный анализ, исходящий из морфологических данных. Он предоставляет нам материал для биологической интерпретации тех самых особенностей системы костей, связок и мышц, которые составляют предмет традиционного интереса анатомии. Описанный путь функционального анализа доступнее, чем два других, он базируется на представлении о морфофункциональных связях на тех самых объективных предпосылках, которыми обусловлена эта связь у

индивидуума и которые образуют наиболее существенный с интересующей нас точки зрения продукт адаптивной эволюции опорно-двигательной системы. В представлении о морфобиологической специфике вида эта связь, специфичность механической функции по отношению к конструкции может дать наиболее надежный штрих, поскольку функциональные свойства конструкции не менее консервативны, чем соответствующие анатомические особенности. Поведенческий же аспект функции, по-видимому, более лабилен, а потому его видовая специфика более размыта.

Сказанное не дает оснований пренебрегать другими компонентами морфобиологического анализа, полноценный результат может дать лишь комплексное исследование. Просто путь функционального анализа через выяснение механических свойств конструкции, как правило, недооценивается и недостаточно используется в конкретных работах, а потому заслуживает особого акцента.

Теперь попытаемся представить себе ту внутреннюю работу мысли, которая должна быть проделана при реконструкции филогении таксона на основании данных о морфобиологической специфике его современных представителей, и тот арсенал предпосылок, которые помогают построить адекватную филогенетическую версию.

Если пытаться строить филогению на основании одного морфологического ряда, то понятно, что достоверность этой ниточки, протянутой в пустоте, ничтожна и интереса она не представляет. Чем обоснована такая филогения? — Только степенью сходства, да зыбким представлением о примитивности одного из состояний данного признака. Лучше, если таких ниточек две, три и больше. Если эти признаки относятся к одному аппарату, их можно соединить горизонтальной связью, изображающей эргонтические корреляции. В этом случае падает их таксономический вес, но зато они совместно образуют некое единство — конструкцию аппарата и позволяют выяснить специфические для этой конструкции механические свойства, которые изображены на схеме (рис. 4) крупными кружками. Для рецентных представителей, кроме того, существуют конкретные сведения о реальных функциях, а для гипотетических стадий о них можно судить по аналогии с первыми. Соединив эти функции линиями, можно получить экологический ряд, отражающий логику процесса адаптации, подтвержденный представлением о причинности определенных преобразований и позволяющий уверенно ориентировать морфологические ряды. Таким образом, филогенетическая гипотеза (рис. 4) может быть армирована целой сетью логических цепей. Это пучки морфологических рядов, экологические ряды, моделирующие процесс адаптации. Это горизонтальные линии эргонтических корреляций, связывающие воедино элементы аппарата, и линии, определяющие специфичность функциональных свойств по отношению к этим конструкциям. Эти ли-



**Рис. 4.** Схема логической «арматуры» филогенетической гипотезы, построенной морфобиологическим методом

нии, подобно шпалам, укрепляют весь гипотетический путь развития таксона. Оптимальный вариант филогенеза должен быть найден путем перебора версий с детальным анализом каждой из них. В случае удовлетворительной гипотезы, адекватной имеющимся данным, обсуждаемый «кроссворд» должен сойтись. Ясно, что в реальном филогенезе эти условия выполнялись: все морфологические ряды совпадали по направлению между собой и с экологическим рядом, особенности конструкции были четко скоррелированы, а их механические свойства были адаптивны.

Реальные процессы и связи, символизированные этими линиями, были однопнаправленны, мы же можем придать этой логике обратный ход, добиваясь построения согласованной с имеющимися фактами и внутренне непротиворечивой гипотезы. Обсуждаемый подход представляет собой планомерное построение в пустоте филогенетической гипотезы на основании такой обращенной, ретроспективной логики. При этом мы потянем в глубину геологических эпох не тонкую логическую нить, а будем наступать туда широким фронтом, прокладывая пучки таких нитей и скрепляя их шпалами представления о функциональных свойствах конструкций, так чтобы образовалась надежная конструкция из этих логических цепей.

Примеры морфобиологических исследований филогении, которые мы находим в трудах И. И. Шмальгаузена, Е. В. Козловой, Б. К. Штерманна, К. А. Юдина и других, очень близки к обсуждаемой схеме. Предлагаемый подход своеобразен тем особым значением, которое придается в его логической арматуре горизонтальным шпалам, обозначающим связывающие аппарат воедино эргонические корреляции и специфичность функциональных свойств аппарата по отношению к его конструкции.

- Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 4, с. 588—600.
- Юдин К. А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных.— В кн.: Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 53, с. 3—29.

УДК 591.471.274

## **МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ НАСЕКОМОГО**

О. М. БОЧАРОВА-МЕССНЕР

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР

В последнее время все большее число исследователей небиологических дисциплин, в первую очередь математиков, физиков и кибернетиков, обращаются к анализу различных сторон организации и работы отдельных систем жизнеобеспечения у животных и растений, поражающих техников высокой экономичностью и эффективностью решения как работающих систем в целом, так и отдельных составляющих их узлов и механизмов. Конечной целью таких исследований чаще всего является моделирование процессов, подразумевающее выражение языком соответствующей дисциплины самой сущности анализируемого явления.

Легче всего, очевидно, подлежат моделированию процессы и явления, для которых имеется достаточно полное и точное описание конструкции и характера действия отдельных работающих элементов и специфики взаимодействия последних. Однако колоссальное разнообразие видов животных и растений и, соответственно, разнообразие их биологии и экологии, как правило, связано с большим разнообразием конструктивных и функциональных особенностей работающих систем, что для специалиста биолога может создавать определенные трудности при выборе наиболее важных для моделирования прототипов.

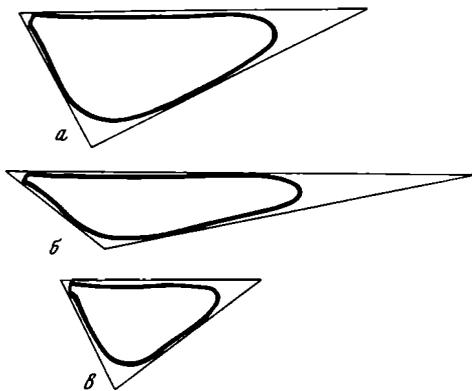
Очевидно, что в целях развития необходимых для осуществления технического прогресса бионических исследований специалисты морфологии должны создать морфологические модели перспективных для бионики систем жизнеобеспечения. Морфологическая модель должна характеризовать ведущие стороны организации и способ действия интересующей биоников системы. Основным методом при построении морфологической модели должен быть сравнительно-морфологический анализ системы у представителей прогрессивных направлений эволюции последней с отбором суммы характеристик, свойственных большинству или

всем представителям, при несомненном большом разнообразии неучитываемых моделью признаков.

В настоящем сообщении сделана попытка создать морфологическую модель машущей поверхности насекомого, обеспечивающей во время полета формирование аэродинамических сил. Причем не случайно речь идет не просто о крыле насекомого, а о всей машущей поверхности, поскольку для построения модели используются закономерности, присущие машущей поверхности, вне зависимости от того, представлена она только одним (передним или задним) крылом или передним и задним крыльями, сцепленными в единое целое.

Полет и работа летательного аппарата насекомых, как одно из высокоэкономичных решений в животном царстве машущего полета привлекает в настоящее время внимание исследователей различной специализации: энтомологов-морфологов [Родендорф, 1949, 1951; Бочаров-Месснер, 1979; Бродский, 1978; Vremond, 1970; Bennett, 1970; и др.], энтомологов-физиологов [Свидерский, 1980; Kammer, Nachtigall, 1973; и др.], математиков [Белоцерковский, 1978; Зайцев, 1976; Швец, 1979; Lighthill, 1973; и др.], механиков-конструкторов [Ахмедов, 1979 и др.] и других. Чаще всего проводимые различными специалистами работы практически не связаны друг с другом и касаются различных сторон организации и работы летательного аппарата. Примером направленного комплексного анализа может быть выявление и анализ механизмов хлопка и броска при полете мелкого паразитического перепончатокрылого: Вейс-Фо [Weis-Fogh, 1973] описал явление, Лейтхилл [Leighthill, 1973] рассчитал, а Кутер и Бэкэр [Cooter, Baker, 1975] смоделировали его. Дальнейшие исследования других авторов показали, что механизмы хлопка и броска, с помощью которых во время полета создаются аэродинамические силы не известными стационарной аэродинамике способами, должны «работать» и у многих других насекомых [Бочарова-Месснер, 1979; Baker-Cooter, 1978], у которых в цикле взмаха машущие поверхности противоположных сторон в верхнем положении сближаются. Создание морфологической модели машущей поверхности, то есть выявление ведущих характеристик, свойственных преобладающему большинству летающих насекомых, будет способствовать выявлению и других способов и механизмов создания в условиях нестационарности положительных аэродинамических эффектов, снижения лобового сопротивления и повышение силы тяги и подъемной силы, т. е. способов максимальной оптимизации взаимодействия машущих поверхностей с воздушным потоком.

Материалом для построения морфологической модели машущей поверхности насекомого послужили результаты сравнительно-морфологического анализа крыльев основных отрядов крылатых насекомых, представляющих независимо развивающиеся с конца палеозоя филетические ряды. При проведении сравнительного анализа основное внимание было обращено на черты сходст-



**Рис. 1.** Форма контура машущей поверхности

- а — наиболее типичная для быстромашущих насекомых (вписывается в прямоугольный треугольник);
- б — обеспечивает преимущественно формирование тяги (вписывается в тупоугольный треугольник);
- в — обеспечивает преимущественно формирование подъемной силы (вписывается в остроугольный треугольник)

ва по всем рассмотренным показателям при колоссальном разнообразии многих отдельных особенностей строения.

Морфологическая модель машущей поверхности насекомого включает следующие характеристики: форму контура, рельеф, микроструктуру, принципы деформации в цикле взмаха, ведущие кинематические параметры и приспособления, определяющие деформацию и выпрямление машущей поверхности в нужных частях траектории.

#### ФОРМА КОНТУРА МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ

Форма контура машущей поверхности у различных насекомых даже в пределах отдельных мелких групп сильно различается, часто характеризуя видовую или родовую принадлежность и в то же время свидетельствуя о различных летних качествах насекомого. В процессе эволюции форма контура претерпела в целом направленные изменения от симметричной относительно продольной средней линии формы до формы, вписывающейся в треугольник с большей стороной по переднему краю. Последняя для быстромашущего крыла и представляется оптимальной, поскольку должна обеспечивать наиболее эффективную работу в цикле взмаха (рис. 1). Передний выпрямленный край машущей поверхности должен быть наиболее удобным для обеспечения управления работающей поверхностью со стороны приводящей ее в движение летательной мускулатуры. Кроме того, именно при такой форме работающей поверхности ось вращения последней проходит по переднему ее краю, что определяет как быстроту активного вращения поверхности в продольной плоскости, так и возможность супинации и пронации ее за счет инерционных сил [Ахметов, 1979]. Для обеспечения создания во время полета большей величины подъемной силы машущая поверхность должна иметь более вытянутую в длину форму (рис. 1, б), а для обеспечения преимущественного создания подъемной силы — более короткую и широкую в основании форму (рис. 1, в).

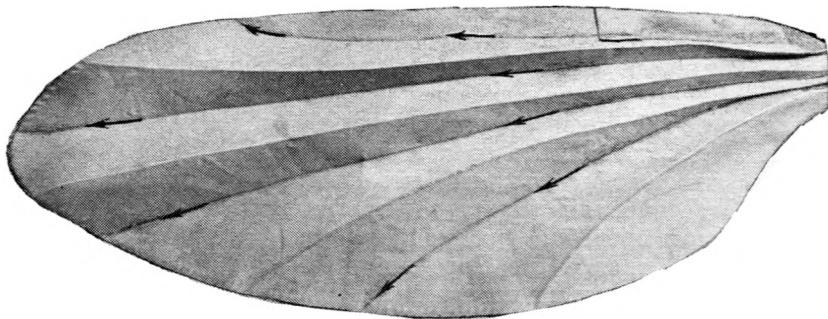
## Рельеф машущей поверхности

Крылья насекомых никогда не имеют совершенно гладкой поверхности — на них всегда более или менее четко выражены определенным образом ориентированные желобки и бороздки. В наиболее простом и легко анализируемом случае на машущей поверхности желобки должны быть распределены следующим образом. От основания машущей поверхности должно отходить 2—3 глубоких желобка, ориентированных сначала в дистальном направлении (рис. 2, 3). Передний край машущей поверхности должен быть несколько погруженным и ориентироваться в горизонтальной плоскости, в результате образуется выходящий в дистальной части переднего края передний желобок, следующий желобок с дорсальной стороны крыльев выходит на вершину машущей поверхности, а следующие последовательно все далее в заднем направлении. Задние желобки все более дугообразно изогнуты. У слабо деформирующейся машущей поверхности все желобки все более расширяясь должны достигать края, равномерно распределяясь по последнему при равных поперечниках на «выходе». У сильно поперечно перегибающейся машущей поверхности (см. ниже) желобки, отходящие от основания, в основной своей массе доходят только до линии перегиба, открываясь свободно на последнем, в этом случае по краевой зоне машущей поверхности должны располагаться желобки или бороздки, начинающиеся от линии перегиба дистально и доходящие до самого края машущей поверхности. Рельеф вентральной поверхности — зеркальное отображение рельефа дорсальной поверхности.

Такой рельеф машущей поверхности свидетельствует об определенной направленности взаимодействия последней с воздушным потоком. И с дорсальной и с вентральной сторон машущей поверхности воздушный поток должен направляться не от переднего края к заднему, как это имеет место у любой летательной конструкции с неподвижным крылом, а от основания сначала в дистальном направлении, в затем косо вперед, к вершине и ко всему боковому и заднему краю. Сплошной поток должен разбиваться на примерно равные по размерам струйки, равномерно распределяться по машущей поверхности и доводиться в виде мелких струек до самого края, по которому обеспечивается его направленное стекание. Такая организация рельефа свидетельствует о динамичных взаимоотношениях поверхности крыльев с потоком и должна способствовать безотрывному стеканию.

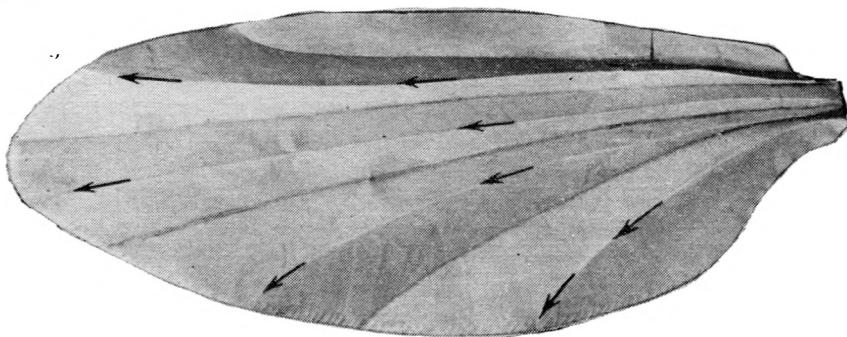
## Микроструктура машущей поверхности

Крылья насекомых, как и у других летающих животных, на своей поверхности несут многочисленные придатки: волоски, чешуйки, шипики или другой формы различные выросты высотой от 1—3 до 120 мкм. Поскольку такие придатки имеются и с дорсальной и с вентральной сторон крыльев общая толщина машущей поверхности может достигать 200 мкм при средней величине



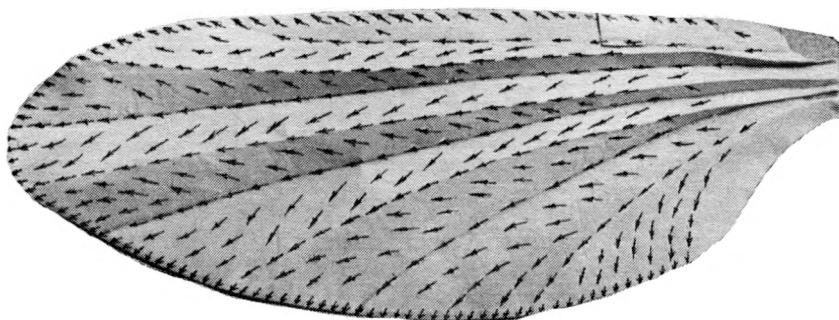
**Рис. 2.** Схема организации рельефа машущей поверхности с вентральной стороны

Стрелки — направление по дну желобков



**Рис. 3.** Схема организации рельефа с дорсальной стороны

Стрелки — направление по дну желобков от основания



**Рис. 4.** Ориентация придатков (волосков, чешуек, шипиков и др.) по рельефу машущей поверхности

Стрелочки — направление ориентации вершин придатков. Наиболее упорядочена и стабильна организация края машущей поверхности

не 30—40 мкм. В оптимальных случаях у наиболее совершенных и исторически наиболее молодых летающих насекомых придатки формируют практически сплошной покров, определенным образом организованный в связи с особенностями рельефа: по наиболее погруженным и по наиболее возвышенным участкам рельефа (в глубине и по гребням желобков) придатки распределяются рядами по длине желобка с ориентацией вершинами по ходу последнего, по «склонам» желобков они распределяются тоже рядами с ориентацией вершинами косо вверх и дистально (рис. 4). Наиболее строго упорядочена микроструктура краевой, определяющей стекание потока зоны работающей поверхности. По переднему краю последней структуры ориентированы косо вперед и дистально, примерно под углом 50—60° к кромке крыла, по остальному краю короткими рядами, в сумме составляющими своеобразный поперечно исчерченный бортик, со строгой ориентацией вершинами сходной с ориентацией «дна» соответствующего желобка. Такая организация микроструктур, формирующими в сумме своеобразные распределительные коридорчики с поперечником максимум несколько микрон, может свидетельствовать о том, что непосредственно у поверхности крыльев создаются условия рассеяния и определенного распределения струек на микроструйки с доведением их при поддержании их равных размеров до самого края работающих поверхностей. Подтверждается вывод о динамичных направленных взаимодействиях потока с машущей поверхностью, имеющих интимнейшие характеристики.

### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЗОНЫ МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ

Машущая поверхность насекомого должна перегибаться по трем основным линиям (рис. 5): передней продольной, задней продольной и неправильно поперечной. По передней продольной

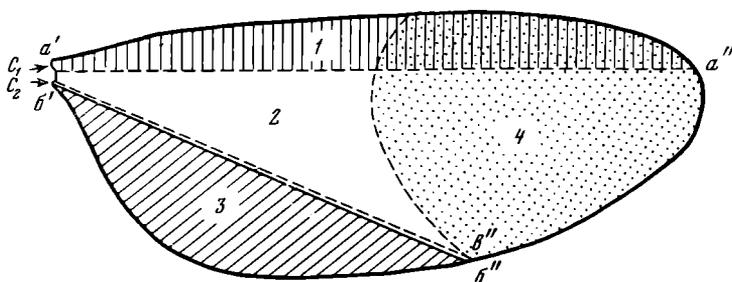


Рис. 5. Линии перегиба на машущей поверхности и функциональные зоны. Пунктир — линии перегиба:  $a' - a''$  — передняя продольная линия перегиба,  $b' - b''$  — задняя продольная линия перегиба,  $v' - v''$  — неправильно поперечная линия перегиба; сплошная линия — укрепление переднего края задней функциональной зоны; 1 — передняя функциональная зона; 2 — средняя функциональная зона; 3 — задняя функциональная зона; 4 — дистальная функциональная зона; стрелка  $C_1$  — место переднего приложения мышечных усилий; стрелка  $C_2$  — место заднего приложения мышечных усилий

линии самый передний край машущей поверхности может отгибаться вниз (сильнее) и вверх (слабее). По задней продольной линии и вверх и вниз может отгибаться задняя часть машущей поверхности. По неправильно поперечной линии, в основном вниз, может отгибаться большая или меньшая часть машущей поверхности. На машущей поверхности соответственно можно выделить 4 функциональные зоны (рис. 5): переднюю, среднюю, заднюю и дистальную. Оптимально наличие всех четырех функциональных зон. Без третьей зоны полет может осуществляться, но ограничен по своему разнообразию и интенсивности, отсутствие четвертой зоны всегда связано с редукцией способности к полету. Перегибы по линиям отгиба в разной степени и сочетаниях приводят к сложной деформации машущей поверхности. Перегиб по передней линии осуществляется активно мышцами, имеющими точку приложения сил в основании передней зоны, перегиб по задней линии осуществляется тоже активно за счет мышц с точкой приложения сил в основании задней зоны, перегиб по поперечной линии осуществляется, в основном, под действием встречного потока, без использования мышечных усилий. Активно насекомое может изменить угол атаки машущей поверхности, отогнуть вниз или вверх передний край, отогнуть вверх или вниз заднюю часть, комбинацией усилий, прилагаемых одновременно к основанию передней и к основанию задней зон может менять и угол наклона средней зоны.

#### ДЕФОРМАЦИЯ МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ В ЦИКЛЕ ВЗМАХА

Во время полета форма машущей поверхности закономерно меняется. Наиболее выпрямлена она в крайне верхнем и крайне нижнем положениях перед началом соответственно опускания и подъема по траектории. В начале опускания в вентральном направлении отгибается передняя зона, при одновременном некотором перекручивании передней кромки на границе между передней и дистальной зонами, дистальная зона может незначительно отгибаться в дорсальном направлении. В средней части нисходящей траектории машущая поверхность максимально куполообразно выпукта. В это время краевая эластичная часть машущей поверхности может эластично изгибаться. После выпрямления в крайне нижнем положении происходит супинация машущей поверхности, после чего передняя функциональная зона перегибается в дорсальном направлении. В это время в вентральном направлении отгибается вся дистальная функциональная зона, причем у наиболее быстро машущих насекомых она может занимать более  $\frac{2}{3}$  всей машущей поверхности и отгибаться вентрально более чем на  $90^\circ$ . К средней части восходящей траектории машущая поверхность перегибается, кроме того, по задней линии перегиба в дорсальном направлении, в результате чего поверхность приобретает винтообразную форму, а ее сечение становится z-образным. Процесс выпрямления машущей поверхно-

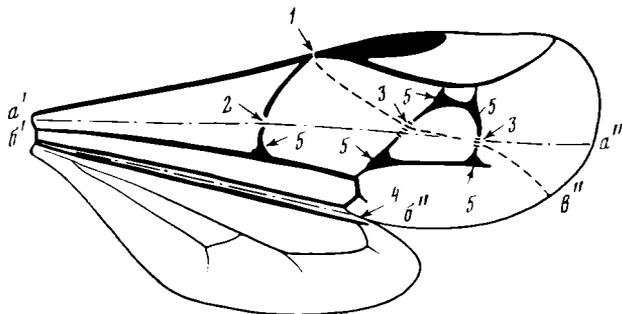
сти чаще всего связан с волнообразным изгибанием или всей машущей поверхности или только ее краевых эластичных частей.

Таким образом, машущая поверхность насекомого, благодаря ее конструктивным особенностям в цикле взмаха, непрерывно изменяет свою форму, что создает наиболее оптимальные взаимоотношения с пабегающим на нее потоком воздуха, с одной стороны в плане ситуаций для формирования дополнительных аэродинамических сил, с другой стороны для максимального снижения лобового сопротивления. Супинация и пронация машущей поверхности — важнейший принцип работы машущей поверхности насекомого.

### **СПОСОБЫ ОБЕСПЕЧЕНИЯ ДЕФОРМАЦИИ МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ**

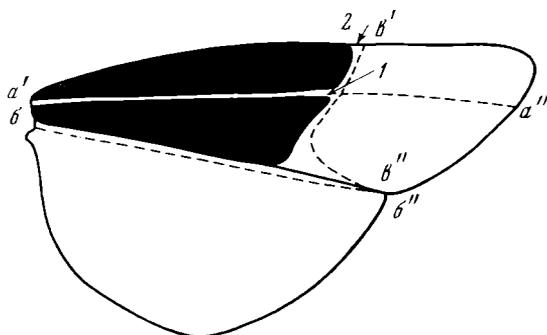
Крылья насекомых, будучи построены из высокоэластичного белка, в отдельных участках инпрегнированного уплотнителями, представляют собой сложную жестко-эластичную систему, характеризующуюся в различных участках различными физическими свойствами. Система жилок (сильно уплотненных трубчатых образований), обеспечивая жесткость и прочность конструкции машущей поверхности (что чрезвычайно важно при больших нагрузках, испытываемых последней во время полета), создает предпосылки и возможности для ее деформации и выпрямления благодаря схеме организации (продольные жилки, поперечные жилки, замкнутые ячейки). В тех же случаях, когда схема организации как бы препятствует необходимой деформации (сплошные уплотненные участки или поперечные жилки на пути следования линии перегиба), последняя обеспечивается рядом специальных приспособлений. На сильно уплотненной продольной жилке могут иметься шарнирные сочленения, на поперечных жилках — перерывы или неуплотненные гофрированные участки (рис. 6), на сильно уплотненных участках крыльев щелевидные неуплотненные полосы (рис. 7). Кроме того, локальный отгиб может осуществляться на границе между жестким и высокоэластичным участками (рис. 7).

Важнейшим условием перегиба машущей поверхности является накопление в перегнутой поверхности упругих сил как благодаря упругости всех равномерно уплотненных частей крыльев, так и расположению в зоне перегиба особо плотных участков и сильно уплотненных частей на стыке нескольких жилок (рис. 6 и др.). Накопление упругих сил должно определять степень отгиба отгибаемой части, которая в значительной степени может определяться величиной прилагающихся извне сил, например сопротивления воздушного потока, и, кроме того, способствовать выпрямлению деформированной поверхности, когда силы, вызвавшие деформацию, перестают действовать. То есть, наряду с приспособлениями, обеспечивающими определенным образом организованную деформацию машущей поверхности, должны суще-



**Рис. 6.** Способы обеспечения деформации машущей поверхности

Стрелка 1 — шарнир по переднему краю; стрелка 2 — перерыв в жилке; стрелка 3 — неуплотненные гофрированные участки; стрелка 4 — линии перегиба на границе переднего и заднего крыльев; стрелки 5 — сильно уплотненные, высокой упругости участки на стыке крепящих жилок, которые способствуют выпрямлению машущей поверхности. Остальные обозначения — см. рис. 5



**Рис. 7.** Способы обеспечения деформации машущей поверхности

Стрелка 1 — щель в уплотненной зоне, стрелка 2 — по границе между уплотненной и эластичной зонами машущей поверхности. Остальные обозначения — см. рис. 5

ствовать приспособления, способствующие выпрямлению последней.

В простейшем случае выпрямление машущей поверхности может осуществляться в силу освобождения накопленных при перегibe упругих сил во всей машущей поверхности (в том случае, когда деформация происходит в силу постепенного истончения продольных жилок). При локальном перегibe по шарнирам, перерывам в жилках или гофрированным зонам упругие силы могут накапливаться или в соседних сплошных продольных жилках (в этом случае при перегibe одной продольной жилки соседняя или соседние изгибаются в виде натянутого лука) или благодаря развитию в зоне перегiba локальных уплотнений, в которых на чрезвычай-

но ограниченной площади могут накапливаться упругие силы больших значений. Очевидно, что чем большей упругостью обладают деформирующиеся участки машущей поверхности, тем быстрее может осуществляться их выпрямление.

### КИНЕМАТИКА МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ

Движение машущей поверхности по траектории в цикле взмаха имеет свои закономерности, в первую очередь определяемые принципом нестационарности ведущих параметров (рис. 8). Непрерывно в цикле взмаха изменяются скорость движения: скорость поднимания всегда несколько меньше скорости опускания, максимальных значений она достигает в последних четвертях нисходящей и восходящей частей траектории. По траектории работающая поверхность всегда перемещается передним, наиболее укрепленным краем вперед. Непрерывно в цикле взмаха изменяется угол атаки машущей поверхности: при опускании он имеет положительное значение с последовательным увеличением значений, а при подъеме — отрицательное значение с неуклопным уменьшением значений. Следует подчеркнуть, что при опускании со встречным потоком контактирует вентральная сторона машущих поверхностей, а при подъеме — дорсальная сторона. Вершина крыльев в цикле взмаха в стоячем режиме описывает неправильную восьмерку или овал, а в потоке — неправильной формы зазубренную синусоидальную кривую.

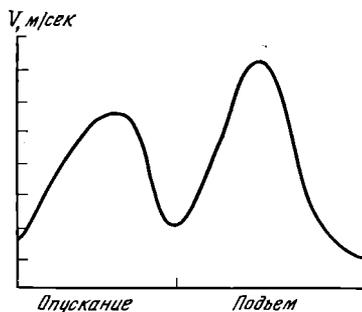


Рис. 8. Кривая изменения скорости передвижения вершины машущей поверхности в цикле взмаха

Ось ординат — скорость (в м/с); ось абсцисс — части траектории за один взмах

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного сравнительно-морфологического анализа крыльев различных отрядов крылатых насекомых, имеющих различные конструктивные решения летательного аппарата, выявлены ведущие морфологические характеристики для машущей поверхности насекомого, сумма которых представляется как морфологическая модель.

Морфологическая модель машущей поверхности насекомого включает в основном следующие характеристики: вписывающуюся в треугольник форму контура, желобчатость поверхности, ориентированную от основания в дистальном и заднем направлениях, микрожелобчатость края и возвышенных участков рельефа, наличие трех липий перегиба, по которым закономерно в цикле взмаха

машущая поверхность перегибается, наличие приспособлений, определяющих возможность быстрого выпрямления деформированной поверхности с использованием упругих сил, накапливающихся при деформации, закономерное изменение ведущих кинематических параметров.

В целом морфологическая модель машущей поверхности насекомого, хотя она отражает далеко не все многообразие конструктивных и функциональных особенностей работающих крыльев живого насекомого, оказывается достаточно сложной для математического, физического и тем более механического моделирования как единое целое. Машущая поверхность, судя по приведенным выше характеристикам, должна очень сложно взаимодействовать во время полета с воздушным потоком, и вряд ли адекватно может быть описана существующими в современной аэродинамике способами. Например, она свидетельствует о направлении контактов не от передней кромки назад, а от основания к краю; о динамичных контактах со средой, осуществляемых непосредственно у самой поверхности крыльев, которые должны приводить к рассеянию потока воздуха на струйки и микроструйки сходного поперечника и доведение последних до самого края. Деформация машущей поверхности обуславливает закономерное изменение направления стекания струек то в дорсальном, то в вентральном направлениях, волнообразную стекающую форму потока и создает условия для направленного вихреобразования. Нестационарность всех характеристик в цикле взмаха не позволяет в полной мере использовать существующие в современной аэродинамике способы определения формирующихся аэродинамических сил, поскольку сам факт нестационарности отдельных параметров должен создавать положительные, не предусмотренные законами аэродинамики аэродинамические эффекты.

Учитывая все сказанное, кажется чрезвычайно важным на первом этапе математического и физического анализа машущего полета насекомых рассмотреть и рассчитать отдельно каждую из предложенных характеристик, в плане поиска для каждой принципов и способов как создания дополнительных аэродинамических сил, так и снижения тем или иным способом лобового сопротивления.

Только после всестороннего анализа каждой из предложенных характеристик рационально переходить к усложнению рассчитываемых задач путем объединения двух и более характеристик и принципов действия. Конечным этапом такого ступенчатого анализа столь сложного явления, как аэродинамическое взаимодействие с потоком нестационарно машущих поверхностей, должно быть математическое и механическое моделирование всего процесса. Но даже и без последнего этапа для целей бионики могут быть использованы отдельные рассчитанные характеристики с использованием самых различных отраслей техники, требующих создания высокоэкономичных контактов любым способом работающих поверхностей со средой.

- Ахмедов Т. Х.* Механизм супинации и пронации крыльев насекомых в цикле взмаха. Чтения памяти Н. А. Холодковского.— Доклады на тридцатом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского 8 апреля 1977 г. Л.: Наука, 1979.
- Белоцерковский С. М., Ништ М. И.* Отрывное и безотрывное обтекание тонких крыльев идеальной жидкостью. М.: Наука, 1978.
- Белоцерковский С. М., Гуляев В. В., Ништ М. И.* О механике образования нормальной силы при взмахе крыльев.— В кн.: Избр. пробл. прикл. механики. М.: 1974, с. 97—102.
- Бочарова-Месснер О. М.* Крылья насекомых как органы полета. Чтения памяти Н. А. Холодковского.— Доклады на тридцатом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского 8 апреля 1977 г. Л.: Наука, 1979.
- Бродский А. К.* О роли гофрировки крыльев насекомых.— Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 1970, т. 6, № 4, с. 470—471.
- Бродский А. К.* Экспериментальное изучение полета поденки *Ephemera ouïgata* L.— Энтомол. обозр., 1971, т. 50, № 1, с. 43—50.
- Зайцев А. А.* Несущая поверхность при больших деформациях.— В кн.: Аэромеханика и газовая динамика. М.: Наука, 1976.
- Свидерский В. Л.* Основы нейрофизиологии насекомых. Л.: Наука, 1980, 279 с.
- Швец А. П., М. Н. Захаренков, П. К. Осминин.* Аэродинамика полета насекомых. МГУ, 1979.
- Bennett L.* Insect flight: life and rate of change of incidence.— *Science*, 1970, v. 167, N 3915, p. 177—179.
- Bremond J.* Contribution à l'étude de la géométrie alaire du genre *Callopteryx* (Odonates).— *Bull. Inst. catalana hist. natur. Sec. zool.*, 1978, N 2, p. 33—81.
- Baker P. S., Cooter R. J.* The natural flight of the migratory locust. *Locusta migratoria* L. I. Wing movements.— *J. Comp. Physiol.*, 1979, A 131, N 1, p. 79—87.
- Cooter R. J., Baker P. S. Weis* — Fong clap and fling mechanism in *Locusta*.— *Nature*, 1977, v. 269, N 5623, p. 53—54.
- Kammer A. E., Nachtigal W.* Changing phase relationships among motor units during flight in a Saturniid Moth.— *J. Comp. Physiol.*, 1973, v. 83, N 2, p. 17—24.
- Weis-Fong T.* Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production.— *J. Exp. Biol.*, 1973, v. 59, p. 169—230.

УДК 591.181:591.48

## СООТНОШЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ С ЭВОЛЮЦИОННОЙ НЕЙРОЛОГИЕЙ

Ю. Б. МАНТЕЙФЕЛЬ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР

Нервная система — самый сложный компонент организма, обеспечивающий его адаптивность как целого и организующий наиболее лабильные адаптации — поведенческие. Сложность объекта исследования во многом определяет специфику нейрологии как самостоятельной науки, особенно при решении традиционной проблемы соотношения структуры и функции. В классической морфо-

логии при рассмотрении этой проблемы в первую очередь изучались функции «высшего порядка», непосредственно связывающие организм с внешней средой и подверженные прямому действию естественного отбора. Для большей части нервной системы эти функции определяются структурой и элементарными функциональными свойствами посредством весьма длинной цепи причинно-следственных отношений, взаимосвязанных друг с другом и плохо познанных в настоящее время. Анализ этих отношений способствовал развитию комплексных исследований и конвергенции морфологических и физиологических проблем, вследствие чего многие исходно чисто нейрофизиологические лаборатории и институты разных стран мира развернули собственные морфологические исследования; результаты морфологических исследований регулярно публикуются многими нейрофизиологическими журналами. В результате целостного подхода к исследованию нервной системы интересы нейроморфологов и нейрофизиологов переплетаются в некоторых случаях до такой степени, что физиологи занимаются преимущественно морфологическими проблемами. В первую очередь, сказанное относится к так называемой электрофизиологической анатомии, которая особенно важна при изучении нервных связей, осуществляемых с синаптическим переключением (например, афферентных связей конечного мозга).

В нейроморфологии под функциональным подходом в основном подразумевается аналитико-механистическое изучение, при котором функция понимается как «способ действия структуры» [Иорданский, 1979]. Несмотря на множественность уровней организации нервных функций от ионных мембранных механизмов до деятельности групп нейронов и отделов нервной системы, на этом пути достигнуты значительные успехи. В качестве примера можно привести объяснение свойств нейронов сетчатки на основе морфологического изучения межнейронных связей с учетом специфики действия синапсов. В последнее время эти исследования значительно развили высказанную в 1892 г. мысль Рамон-и-Кахала [Ramón y Cajal, 1972] о возможности проследивания связей рецепторов разных типов с определенными биполярными клетками и через ветвления отростков биполяров — с определенными уровнями ветвления дендритов ганглиозных клеток сетчатки, причем особенности этих связей отражаются в функциональных характеристиках ганглиозных клеток [Famiglietti et al., 1977; Nelson et al., 1978].

Оценивая перспективу этой интересной и необходимой работы в целом, можно предположить, что она все же никогда не увеличивается построением полной структурно-функциональной модели нервной системы позвоночного животного со всеми межнейронными связями, так как сложность детального устройства нервной системы практически бесконечна. В настоящее время неизвестны многие принципы деятельности мозга, а изменение аналогий между мозгом и техническими достижениями в области передачи и обработки информации (телефонная станция — ЭВМ — гологра-

фия) отражает в большей степени успехи техники, чем возрастающую глубину понимания этих принципов. Сказанное в значительной степени относится и к кибернетическим схемам организации деятельности мозга.

Несмотря на преобладание комплексного мышления в неврологии, подавляющее большинство нейроморфологических исследований нельзя отнести к истинно функциональной морфологии, понимая последнюю в соответствии с методологией классической морфологии, отработанной в основном в результате изучения опорно-двигательной системы позвоночных [Суханов, Гамбарян, 1979]: в нейроморфологии обычно не удается выполнить «низшую» задачу функциональной морфологии, т. е. функционально объяснить все конкретные особенности исследуемых структур. На современном этапе развития неврологии задачи многих исследований ограничены установлением морфофизиологических корреляций (под термином «корреляция», употребляемом в статистическом смысле, понимается выявление связи между степенью выраженности признаков без установления причинно-следственных отношений).

Каково соотношение функциональной морфологии нервной системы и сравнительной неврологии? Значение последней шире, чем это часто приписывается. Онтогенетические исследования центральной нервной системы высших позвоночных выявляют рекапитуляцию признаков низших в филогенетическом отношении таксонов и, вероятно, предковых форм, позволяя делать эволюционные выводы [Карамян, 1979]. Очевидно, эволюционное развитие центральной нервной системы осуществлялось в основном в результате изменений, происходящих на поздних стадиях ее онтогенеза. Несмотря на то что в онтогенетическом развитии нервной системы позвоночных имеют место адаптивные гетерохронии в соответствии с принципом системогенеза [Анохин, 1968], они, по-видимому, относительно незначительны. Причиной этого является сложность центральной нервной системы, вследствие которой сохраняющаяся при последующем естественном отборе перестройка морфогенетических коррелятивных связей на ранних стадиях онтогенеза — значительно менее вероятное событие, чем аналогичное изменение менее сложных морфофункциональных систем организма [Шмальгаузен, 1938].

Филогенетический уровень определяет общую схему конструкции мозга, т. е. набор и связи нервных центров [Agiens Kappers et al., 1936]. В сочетании с консервативностью признаков отдельных крупных систематических групп животных это способствует тому, что рассмотрение центральной нервной системы в так называемом сравнительно-эволюционном ряду ныне живущих позвоночных довольно четко выявляет общее направление эволюционных изменений, начиная с общего предка, нервная система которого была близка к таковой круглоротых (энцефализация, телэнцефализация, кортиколизация). Отдельные группы позвоночных, например пластинчатожаберные [Bauchot et al., 1976], су-

щественно нарушают постепенность изменений первой системы в сравнительном ряду, который для выяснения общих направлений макроэволюционных изменений обычно «выравнивают», подбирая объекты по принципу от более простого к более сложному, что в общем соответствует додарвиновской методологии «лестницы существ».

Несмотря на демонстративность основных направлений эволюционных изменений первой системы позвоночных, гомологизация отдельных образований мозга животных, относящихся к различным крупным систематическим группам этого подтипа (классы, иногда отряды), представляет в ряде случаев значительные трудности, отчасти в связи с возможностью топографических аналогий и конвергентного сходства некоторых структур.

Известно, что отношения морфологии и физиологии изменялись в ходе развития научного познания. Основной физиологии животных явилась физиология человека, выделившаяся из анатомии. Сравнительная нейроморфология позвоночных сформировалась значительно раньше, чем нейрофизиология, и соответственно раньше стала эволюционной наукой, больше отойдя от медицины и приблизившись к зоологии. Уже руководство Ариенс-Каппера и др., вышедшее в англо-язычном издании 45 лет назад, показало, сколь велики, разносторонни и систематичны накопленные этой наукой сведения [Ariens Kappers et al., 1936]. Примерно в то же время А. Н. Северцов [1934] и Х. С. Коштойнц [1934] отмечали, что эволюционная физиология еще не сформировалась, и подчеркивали, что, только опираясь на данные эволюционной морфологии, сравнительная физиология может развиваться как эволюционная наука.

Эволюционная нейрофизиология, развивавшаяся в нашей стране в значительной степени благодаря целенаправленным усилиям Л. А. Орбели [1961], в своем развитии не только подтягивалась к эволюционной нейроморфологии, но, выдвигая новые проблемы, дала нейроморфологии новый толчок. В сочетании с новыми нейроморфологическими методами, позволяющими расширить критерии гомологии первых образований [Campbell, Hodson, 1970], это способствовало ренессансу сравнительной нейроморфологии и пересмотру ставших классическими представлений, включая принципиальные вопросы общей нейрологии. Так, подвергнут сомнению канонизированный тезис о коре больших полушарий как области мозга, определяющей индивидуально приобретенную деятельность у всех позвоночных, и отвергнуты представления о чисто обонятельной функции коленного мозга на ранних стадиях эволюции позвоночных. Более детально эти вопросы рассмотрены в другой статье [Мантейфель, 1977].

Развитие сравнительной и эволюционной нейрологии настоятельно требует обсуждения методологических проблем этих наук с определением точности и границ приложимости выводов, делаемых в рамках отдельных направлений исследований. Например, изучаемые во многих сравнительно-анатомических исследованиях

абсолютные размеры и вес мозга и его отделов являются слишком общими характеристиками развития центральной нервной системы. При этом неясно, что выявляет анатомическое сравнение величины мозга в широком ряду позвоночных. Возможно, что в первую очередь относительная величина мозга определяется той частью структурно-энергетического «бюджета», которую животное с определенными особенностями конструкции, обмена веществ и экологии может отвести на «систему управления». Особенно важна биологическая задача обеспечения достаточной скорости реагирования: у позвоночных с разными размерами тела, но с примерно равным временем реагирования относительная величина мозга могла бы значительно различаться только за счет большего диаметра нервных волокон у крупных животных, так как площадь поперечного сечения волокон разного диаметра различается в 10 000 раз и более. Можно предположить, что сбалансирование столь противоречивых тенденций, как повышение скорости реагирования и ограничение размеров мозга, само по себе представляет значительную техническую задачу, постоянно решаемую в ходе эволюции. Степень миелинизации нервных волокон периферических нервов и проводящих путей мозга повышается в сравнительном ряду позвоночных, и в эволюции эта миелинизация должна была сопровождаться уменьшением числа нервных волокон. В связи с этим необходимо напомнить об относительности каждой адаптации, о суммарной адаптивности как результате баланса разных, зачастую противоречивых более частных адаптаций.

Сравнение относительных размеров мозга животных различных крупных систематических групп, у которых общая организация мозга заметно различается, с целью определения функциональных достоинств (или степени развития) напоминает сравнение разных приборов по их размеру, при котором априори предполагается, что больший прибор лучше меньшего. Это соображение существенно ограничивает ценность и без того слишком океанатомических палеонейрологических данных.

Однако отмеченное направление исследований дает хорошие результаты при сравнении близко родственных животных сходного размера, позволяя умозрительно устанавливать корреляции между относительным развитием органов чувств и определенных отделов нервной системы, — с одной стороны, и особенностями образа жизни животных — с другой (экологическая морфология нервной системы). Необходимость сходства размеров тела сравниваемых животных определяется тем, что у крупных животных относительно хуже, чем у мелких, развиты органы чувств могут иметь большие абсолютные размеры и содержать больше рецепторных и нервных элементов, а это способствует большей абсолютной чувствительности и разрешающей способности. Общая масса мозга также имеет какое-то значение — большинство исследователей сходятся, например, в том, что высшая нервная деятельность крупных животных сложнее, чем у близких в систематическом отношении мелких животных.

Несмотря на отмеченные ограничения, сравнительно-экологические пейрологические исследования выгодно отличаются от большинства эволюционно-нейрологических работ значительным числом сравниваемых видов, что позволяет выявить диапазон изменений внутри изучаемого таксона и установить видо-, родо- и т. д. специфические особенности. Последнее способствует преодолению типологического мышления, характерного для многих эволюционно-нейрологических исследований, особенно физиологических, и обусловленного в основном трудоемкостью и большой длительностью изучения первой системы животных отдельного вида. Это типологическое мышление основано на молчаливом предположении, что топкие видоспецифические особенности организации первой системы не улавливаются современными методами исследования. Однако разрешающая способность этих методов не изучалась систематически. В нашей лаборатории проведено сравнительное изучение некоторых отделов зрительной системы сухопутных и амфибионтных черепах и выделен ряд видовых особенностей ретинотекстальной системы на уровне электронной и световой микроскопии [Давыдова, 1979; Гончарова, 1980]. Обнаружены также различия набора пейронов тектума разных черепах с различными особенностями реакций на диффузные и оформленные зрительные стимулы, причем эти различия лучше коррелируют с особенностями образа жизни животных, чем с их систематическим положением [Бойко, 1979].

Сравнительно-эволюционная пейроморфология разработала весьма стройную систему конкретных детальных представлений об эволюционных преобразованиях системы первых центров позвоночных и связей этих центров [Карамян, 1970, 1976]. Несмотря на широко распространенные представления о неизменности межнейронных синапсов в эволюции позвоночных, в нашей лаборатории выявлены ультраструктурные различия синапсов в сравнительном ряду первых центров, связываемые к тому же со способностью к модификации постсинаптических участков при изменениях функциональной нагрузки [Дьячкова, 1979]. Следует отметить, что именно такого рода исследования функциональных изменений структуры пейронов в нейрологии обычно считаются функционально-морфологическими.

Данным о возрастании относительного объема головного мозга и о развитии конечного мозга в эволюции позвоночных в общем виде соответствуют результаты сравнительной физиологии, показывающей усложнение высшей нервной деятельности в сравнительном ряду позвоночных, т. е. выделены два конца сложной цепи морфофизиологических корреляций. Основные функции центральной нервной системы позвоночных познаны весьма фрагментарно, зачастую в очень общем виде, и в различной степени распределены по иерархически взаимосвязанным первым образованиям; поэтому конкретные причины определенных эволюционных преобразований системы нервных центров и движущие силы этих изменений неизвестны [Смирнов, 1968].

Для разработки этой проблемы необходимо изучить функциональное значение морфофизиологических особенностей нервной системы в связи с организацией различных поведенческих реакций (так называемые первные основы поведения). Развитие таких исследований в значительной степени связано с формированием системы этологических представлений. Этология — зоологическая наука, изучающая поведение как систему адаптивных признаков, непосредственно подлежащих давлению естественного отбора; для сенсорной физиологии, устанавливающей наиболее конкретные морфофизиологические корреляции, очень важна этологическая концепция ключевых стимулов — релизеров определенных форм поведения и отдельных поведенческих реакций [Lorenz, 1950]. Эта концепция и исследования коммуникации и ориентации животных способствовали развитию так называемых зоофизиологических исследований, обращающих особое внимание на периферические отделы сенсорных систем. Вместе с тем нейробиология имеет большие возможности анализа строения и функционирования центральных отделов нервной системы, и в настоящее время разворачиваются широкие исследования более конкретных корреляций между особенностями строения нервной системы и специфическими поведенческими реакциями посредством изучения у разных животных, входящих в сравнительные ряды, участия различных отделов нервной системы и групп нейронов в осуществлении отдельных поведенческих реакций на экологически адекватные стимулы. Это направление можно назвать сравнительной нейроэтологией. В первую очередь исследуются также морфофизиологические корреляции, которые условно называются механизмами выделения ключевых стимулов и организации соответствующих поведенческих реакций, причем эти работы успешнее проводятся на животных, у которых последствием обусловленной нервной деятельности имеет относительно большее значение.

В качестве примера такого аналитического изучения можно привести результаты проведенного в нашей лаборатории комплексного исследования корреляций между некоторыми морфологическими особенностями организации зрительной системы лягушек и поведенческими реакциями этих животных на зрительные стимулы. При изучении регенерации перерезанного зрительного нерва и восстановления ретиноцентральных связей и поведенческих реакций на зрительные стимулы подтверждена и развита гипотеза детекторной организации зрительно направляемого поведения лягушек, предложенная И. Н. Пигаревым с соавторами [1971]: выявлена важная роль отдельных функционально специализированных групп ганглиозных клеток сетчатки и установлено дифференцированное участие разных первичных зрительных центров головного мозга в организации определенных биологически различных форм поведения [Бастаков, Мантейфель, 1976, 1980].

По-видимому, дальнейший прогресс эволюционной нейрологии будет определяться развитием комплексных междисциплинарных (в первую очередь морфофизиологических) исследований нервной системы.

Такой комплексный подход позволяет углубить представления, до недавнего времени основывавшиеся в основном на морфологических исследованиях; изолированные морфологические исследования нередко выявляют только количественные различия в степени относительного развития органов чувств и нервных центров и не улавливают тонких качественных особенностей организации сенсорных систем, сенсорно-двигательной координации и общей организации поведения как целостной функции.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
- Бастаков В. А., Мантейфель Ю. Б.* Восстановление поведенческих реакций лягушки *Rana esculenta* L. при регенерации зрительных волокон.— Журн. эвол. биохим. физиол., 1976, т. 12, № 5, с. 489—490.
- Бастаков В. А., Мантейфель Ю. Б.* Роль проекций сетчатки в ростральный таламус в восприятии неподвижных объектов у лягушек.— Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, № 1, с. 28—33.
- Бойко В. П.* Функциональная характеристика нейронов тектума пяти видов черепах.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979.
- Гончарова Н. В.* Сравнительный анализ цито- и нейропоархитектоники крыши среднего мозга четырех видов черепах.— Зоол. журн., 1980, т. 59, № 5, с. 728—736.
- Давыдова Т. В.* Сравнительная характеристика синаптической организации мезенцефалического зрительного центра водных и сухопутных черепах.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979.
- Дьячкова Л. Н.* Некоторые ультраструктурные характеристики эволюционно развития межнейронных синапсов позвоночных.— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 5, с. 772—783.
- Порданский Н. Н.* Функциональный анализ в эволюционной морфологии.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979.
- Карамян А. И.* Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л.: Наука, 1970.
- Карамян А. И.* Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976.
- Карамян А. И.* Закон рекапитуляции и его значение в морфофункциональной эволюции головного мозга позвоночных.— В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, 1979.
- Коштоянц Х. С.* Некоторые пути разработки проблем истории развития функций.— В кн.: Некоторые вопросы сравнительной физиологии (Сб. работ Лаб. сравн. физиол. животных Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева). М.; Л.: Медгиз, 1934.
- Мантейфель Ю. Б.* Проблемы эволюции морфофункциональной организации нервной системы позвоночных.— Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 6, с. 805—821.
- Орбели Л. А.* Вопросы эволюционной физиологии. Избранные труды в пяти томах. М.; Л.: Изд-во АН СССР, т. 1, 1961.

- Пигарев И. Н., Зенкин Г. М., Гирман С. В. Активность детекторов сетчатки у лягушек в условиях свободного поведения.— Физиол. журн. СССР, 1971, т. 57, № 10, с. 1448—1453.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Биомедгиз, 1934.
- Смирнов Г. Д. Функциональная организация нервных центров.— Вестн. АН СССР, 1968, № 1, с. 48—59.
- Суханов В. Б., Гамбарян П. П. Состояние и задачи морфологии позвоночных и роль эволюционного, экологического и функционального подхода в их решении.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 27—33.
- Шмальгаузен И. П. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Изд-во АН СССР, 1938.
- Ariens Kappers C. U., Huber G. C., Grosby E. C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. New York: Macmillan, 1936, v. 1, p. 2. 1845 p.
- Vauchot R., Platel R., Ridet J.-M. Brain-body weight relationships in Selachii.— *Corpeia*. 1976. N 2, p. 305—310.
- Campbell C. B. G., Hodos W. The concept of homology and the evolution of the nervous system.— *Brain Behav. Evolut.*, 1970, v. 3, N 5—6, p. 353—367.
- Famiglietti E. V., Kaneko A., Tachibana M. Neuronal architecture of on and off pathways to ganglion cells in carp retina.— *Science*, 1977, v. 198. N 4323, p. 1267—1269.
- Lorenz K. The comparative method in studying innate behavior patterns.— *Sympos. Soc. Exper. Biol.*, v. 4. Physiological mechanisms in animal behaviour, Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1950, p. 221—268.
- Nelson R., Famiglietti E. V., Kolb H. Intracellular staining reveals different levels of stratification for on- and off-center ganglion cells in cat retina.— *J. Neurophysiol.* 1978, v. 41, N 2, p. 472—483.
- Ramon y Cajal S. The structure of the retina. Springfield, Thomas C. C., 1972. 196 p.

УДК 612.82:

## ЭВОЛЮЦИЯ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА ПОЗВОНОЧНЫХ

А. И. КАРАМЯН

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова  
АН СССР, Ленинград

В возникновении и развитии эволюционной физиологии важную роль сыграли взгляды трех выдающихся представителей отечественной науки: И. М. Сеченова, А. Н. Северцова, Л. А. Орбели.

В классическом труде «Кому и как разрабатывать психологию» И. М. Сеченов [1873] говорил о том, что все физиологические процессы должны быть рассмотрены с точки зрения «великого учения Дарвина». Рассматривая вопрос о природе и движущих факторах эволюционного процесса И. М. Сеченов подчеркивал, что тип эволюции, начиная от ранних этапов онтогенеза человека и животных и филогенеза, протекает по следующим законам:

во-первых, происходит расчленение и дифференциация слитного на части и обособление их в группы различных специализированных отделений и координация этих функциональных систем, обеспечивающих приспособление целостного организма к условиям существования; во-вторых, рассматривая значение взаимодействия и взаимообусловленности организма с внешней средой И. М. Сеченов писал, что «...внешние влияния не только необходимы для жизни, но представляют в то же время факторы, способные видоизменять материальную организацию и характер жизненных отделений» [1878, с. 288]. Эти два принципа, выдвинутые И. М. Сеченовым, и легли в основу современных представлений об интегративной деятельности мозга.

Важную роль в развитии эволюционной психологии сыграли взгляды А. Н. Северцова. Ему принадлежит честь, как писал об этом Л. А. Орбели [1961], обнаружения самого термина «эволюционная физиология». А. Н. Северцов высказал точку зрения о необходимости создания эволюционной физиологии наряду с эволюционной морфологией и сформулировал принцип морфофункциональной координации, имеющий большое значение для понимания основ интегративной деятельности мозга, ее общепсихологической трактовки. В своей известной статье «Эволюция и психика» А. Н. Северцов [1945], разбирая важнейшую проблему эволюционной психологии — соотношение врожденных и приобретенных форм нервной деятельности, выделил три стадии развития рефлекторной деятельности: безусловнорефлекторную, условнорефлекторную и «деятельность разумного типа», приобретаемую высокоорганизованными животными и человеком. Нет сомнения в том, что высказанные несколько десятилетий тому назад идеи А. Н. Северцова только за последние годы приобрели важное значение для творческого развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Однако все эти взгляды и высказывания смогли стать лишь базой для создания эволюционной физиологии как самостоятельной дисциплины среди других наук.

Новую концепцию на основании большого фактического материала развивает Л. А. Орбели [1961 а, б]. В отличие от всех предыдущих исследований в области сравнительной и онтогенетической физиологии он поставил вопрос о необходимости параллельного использования основных методов познания эволюционного процесса: а) сравнительно-физиологического, б) онтогенетического, включая стадии эмбрионального и постэмбрионального развития, в) клинико-патологического и экспериментально-патологического, позволяющих выяснить соотношение филогенетически древних и новых форм функционирования. В 1933 г. Л. А. Орбели писал, что «...только путем сопоставления данных всех трех рядов исследований возможно построение истинной эволюционной физиологии» [1961, с. 132]. В одной из последних статей в 1958 г. «Основные задачи и методы эволюционной физиологии» Л. А. Орбели ставит целый ряд вопросов относительно путей

развития эволюционной нейрофизиологии. В частности, развивая идеи эволюции функций и функциональной эволюции, Л. А. Орбели писал, что в основе эволюционной физиологии «...будет лежать определенное стремление понять каузальную зависимость развития функций от внешних и внутренних факторов и понять те основные линии, по которым протекает эволюция функций...» [1961 в, с. 65].

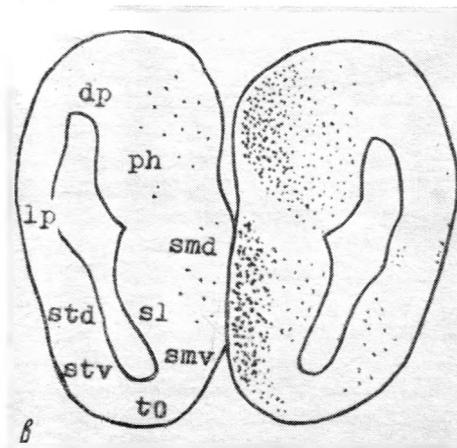
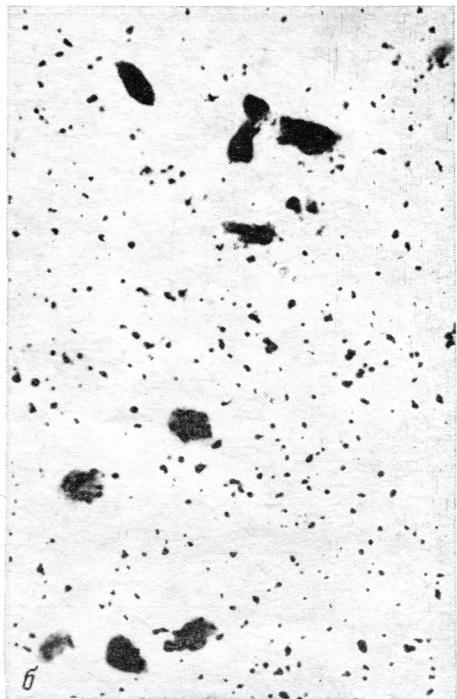
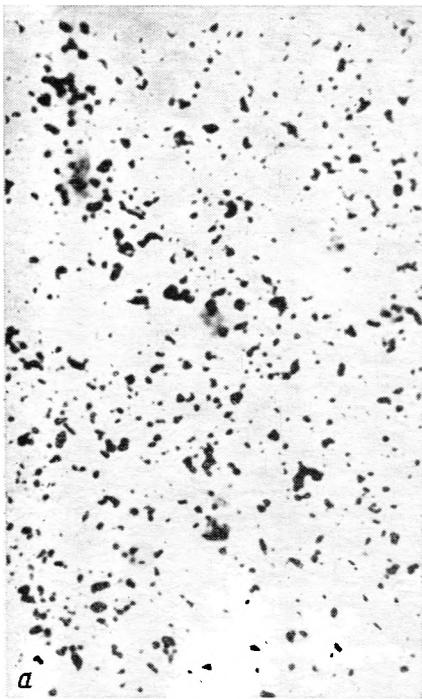
Говоря о необходимости использования достижений эволюционной физиологии для практики, Л. А. Орбели специальное внимание обращал на прикладное значение эволюционной нейрофизиологии. В частности, развивая задачи изучения эволюции функций и функциональной эволюции, он писал: «...венцом эволюционной физиологии должно явиться и до известной степени уже является стремление к изучению высшей нервной деятельности человека в процессе ее формирования, в процессе ее развития» [1961в, с. 67].

В лаборатории сравнительной физиологии центральной нервной системы Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР в течение последних 25 лет проводятся интенсивные экспериментальные исследования организации межцентральных и внутрицентральных связей и функциональных взаимоотношений различных отделов мозга у представителей круглоротых, поперечнополосатых и костистых рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих (насекомоядные, грызуны, приматы). Основными методическими подходами были следующие: а) морфологические методы Наута и его модификации, в том числе метод Финк—Хеймера, Гольджи, б) гистохимический метод выявления антеро- и ретроградного транспорта пероксидазы хрена, в) электрофизиологический метод (регистрация ВП и реакций отдельных нейронов, г) условнорефлекторный метод изучения врожденных и приобретенных форм нервной деятельности. В результате проведенных нами исследований установлены следующие закономерности: 1) принцип развития от диффузных, неспециализированных форм нервной деятельности к специализированным формам, 2) этапность развития центральной нервной системы в направлении энцефализации и кортиколизации. На основании этих исследований в морфофункциональной эволюции мозга позвоночных было выявлено несколько критических этапов развития [Караян, 1970, 1976]. Согласно нашей точки зрения, критическим считается такой этап развития, когда вследствие всей совокупности движущих внешних и внутренних факторов эволюции происходят коренные преобразования структуры мозга, результатом которых является приобретение мозгом новых прогрессивных признаков, направленных на повышение его интегративной деятельности.

Основные характеристики критических этапов развития мозга даны в опубликованных нами монографиях «Функциональная эволюция мозга» [1970] и «Эволюция копечного мозга позвоночных» [1976]. Поэтому нет необходимости подробного освещения

этого вопроса. Предметом данного сообщения является выяснение генезиса различных формаций коры головного мозга: архи-, палео- и неокортекса, источниками которых, как будет видно из дальнейшего изложения, являются таламические и гипоталамические ядерные образования.

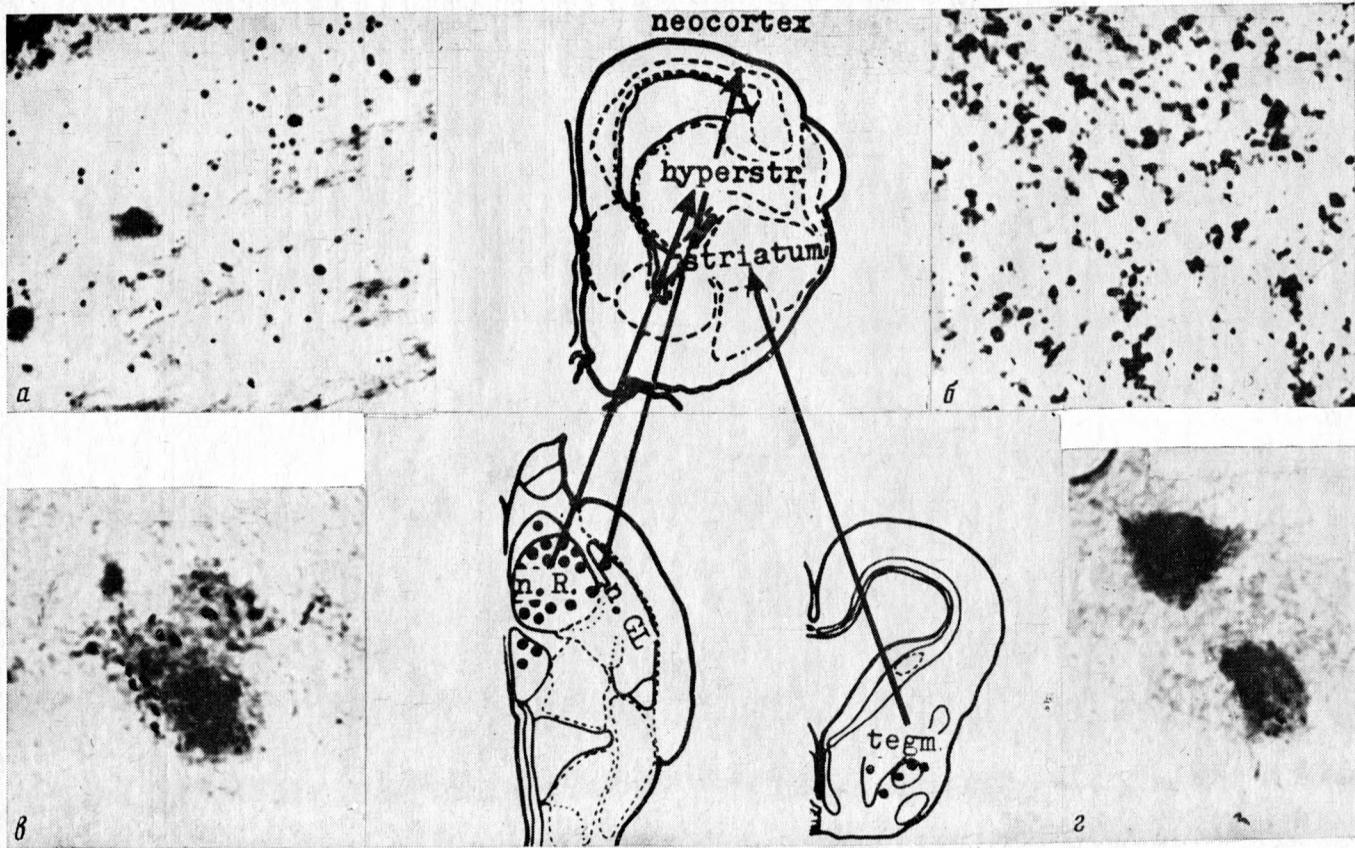
Амфибии составляют важный критический этап в развитии позвоночных, так как в связи с переходом от водного образа жизни к наземному у них произошли значительные изменения в структурной организации мозга. С одной стороны, у них наблюдается чрезвычайное упрощение мозжечка и межцентральных связей. С другой стороны, отмечается тенденция к вычленению, хотя и в примордиальном состоянии, трех основных паллиальных формаций головного мозга — архи-, палео- и неопаллиума. В экспериментально-морфологических исследованиях Л. М. Номоконовой [1976, 1978] было показано, что гиппокампальная формация у амфибий является основным проекционным путем для восходящей афферентации из гипоталамических и таламических образований. Так, с помощью метода серебрения Финк—Хеймера, Эбессона и Бильшовского было установлено, что после электролитического разрушения переднего гипоталамуса лягушек (преоптическая область) массивная терминальная дегенерация наблюдается во всех подразделениях примордиального гиппокампа: парагиппокампальной зоне, примордиальном Аммоновом роге и зубчатой фации (рис. 1,а, в). При этом особенно высокая концентрация расплавленных частиц отмечается в медиальной половине примордиального гиппокампа. При разрушении заднего гипоталамуса дегенеративные изменения обнаруживались в основном в тех же структурах переднего мозга, что и при разрушении преоптической области. Следует отметить, что как при разрушении переднего, так и заднего гипоталамуса не было выявлено дегенеративных изменений в дорсальном паллиуме, т. е. в примордиальной новой коре амфибий. Дегенеративные изменения в примордиальном гиппокампе амфибий были выявлены и после разрушения различных отделов таламуса: каудальные отделы дорсального таламуса, передние отделы дорсального таламуса, постеролатеральное и постероцентральное ядра (рис. 1,б). В следующей серии опытов гистохимическими методами, путем инъекции в примордиальный гиппокамп лягушек 30%-ного раствора пероксидазы хрена — (Сигма VI) был выявлен ретроградный аксональный транспорт пероксидазы хрена как в ядерных образованиях передней области гипоталамуса (преоптическое ядро), так и в клетках заднего гипоталамуса. Таким образом, у амфибий основным источником афферентного снабжения гиппокампальной формации являются таламические и гипоталамические ядерные образования. Восходящие проекции от этих отделов промежуточного мозга к дорсальному паллиуму — новой коре — еще не сформированы, хотя от латерального оптического таламуса здесь имеются незначительные проекции. Это морфологическое заключение получило подтверждение в электрофизиологических (электроанатомических) исследова-



*a* — после разрушения переднего гипоталамуса (преоптическая область); *б* — то же, передних отделов таламуса (оптический таламус, постеролатеральное и постероцентральное ядра); *в* — схема распределения терминального распада (точки) в структурах переднего мозга лягушки после разрушения преоптической области гипоталамуса: *ph* — примордиальный гиппокамп, *dp* — дорсальный паллиум, *lp* — латеральный паллиум, *smd* — дорсомедиальное, *smv* — вентромедиальное, *sl* — латеральные септальные ядра; *std* — дорсальный, *stv* — вентральный стриатум; *to* — обонятельный бугорок

Финк-Хеймер II. Ув. 40 × 10

**Рис. 1.** Терминальный распад в примордиальном гиппокампе озерной лягушки



дованиях нашей лаборатории [Соллертинская, 1970; Vesselkin et al., 1971]. Так, методом регистрации ВП и нейропальной активности было показано, что при раздражении гипоталамических и таламических ядерных образований лягушек в гиппокампальной формации регистрируются коротколатентные ВП и нейрональные ответы. Дорсальный же паллиум (примордиальная новая кора) лягушек является практически свободным от таламической и гипоталамической афферентации. Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что у амфибий гиппокампальная формация является основной воспринимающей системой для всей восходящей из таламуса и гипоталамуса афферентации. Гипоталамо-неокортикальные связи только намечаются и по своим электрофизиологическим критериям характеризуются как функционально незрелые.

Рептилии составляют важнейший критический этап эволюции. Во-первых, потому, что на этом уровне филогенеза формируются три формации коры головного мозга — палео-, архи- и неокортекс. Эти структурные изменения приводят к принципиально новой организации таламогипоталамо-кортикальных взаимоотношений. Во-вторых, у рептилий отмечается более четкая специализация ядерных образований как таламуса, так и гипоталамуса. Из них нам хотелось бы отметить, что в таламусе у черепах более четко выделено круглое ядро, которое, по последним литературным данным, может быть рассмотрено как гомолог ассоциативных ядер таламуса (заднелатерального и подушки).

В морфологических экспериментах, выполненных нашей лабораторией с помощью метода антероградной дегенерации и пероксидазной техники, было установлено, что в отличие от лягушек, у черепах таламические ядерные образования проецируются в филогенетически более поздно сформированные формации конечного мозга [Косарева, 1974; Белехова и др., 1978].

Так, методом Финк-Хеймера было показано, что после разрушения коленчатого тела дегенеративные изменения обнаруживаются в новой коре (рис. 2, *a*). После же разрушения круглого ядра массивная терминальная дегенерация выявлялась в латеральном отделе гиперстриатума (рис. 2, *b*). В опытах с использованном

---

**Рис. 2.** Восходящие связи конечного мозга черепахи с таламусом и средним мозгом

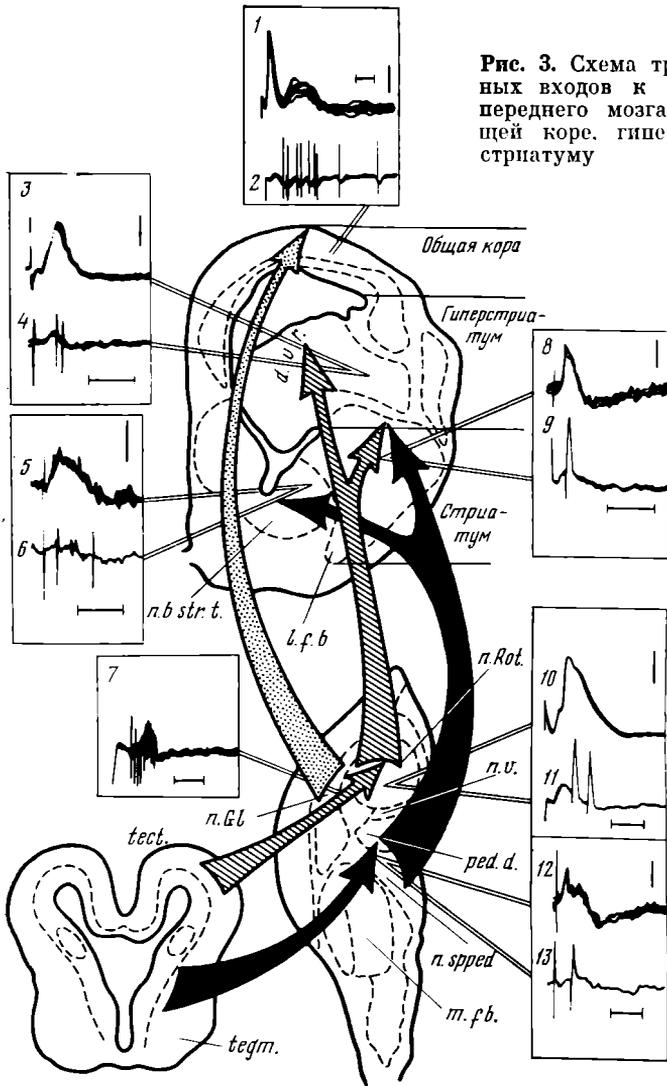
*a* — термальный распад в общей коре (neocortex) при повреждении наружного коленчатого тела (п. GL); *b* — то же, в дорсальном вентрикулярном крае (hyperstriatum) при повреждении круглого ядра (п. R.), Финк-Хеймер П. Ув. 40 × 10; *в* — клетки п. R. — маркированные в результате ретроградного транспорта пероксидазы хрена после ее введения в hyperstriatum; *г* — аналогичные клетки в сегменте среднего мозга (tegm.) после введения пероксидазы хрена в striatum. Ув. 40 × 3.2. Вверху — полушария конечного мозга, внизу слева — половина таламуса, справа — половина среднего мозга. Точки — маркированные пероксидазой клетки после ее введения в структуры конечного мозга, указанные стрелками

пероксидазы хрена было показано, что при введении этого фермента только в дорсальный вентрикулярный край ретроградный транспорт пероксидазы наблюдается в таламусе: маркированные клетки содержались в значительном количестве в круглом ядре (рис. 2, в). Если введение пероксидазы распространялось в общую кору, то маркированные клетки находили в наружном коленчатом теле. При введении же пероксидазы хрена в подлежащий стриатум транспорт ее обнаруживался в структурах претектума и тегмента среднего мозга (рис. 2, г). Наличие трех афферентных входов к трем уровням переднего мозга черепах было подтверждено и в электрофизиологических опытах М. Г. Белеховой [1978] с регистрацией ВП и нейрональных ответов. В результате этих исследований обнаружена определенная иерархическая организация афферентных систем конечного мозга. Было установлено, что наиболее древний стриатальный отдел конечного мозга основной афферентный приток получает из тегмента среднего мозга. Расположенный над ним дорсальный вентрикулярный край является основным местом восходящих проекций круглого ядра таламуса. Филогенетически же наиболее молодой кортикальный уровень конечного мозга (общая кора) черепах получает восходящую афферентацию от наружного коленчатого тела (рис. 3). Как видно, при раздражении этого ядерного образования черепах в новой коре выявляются коротколатентные ВП и нейрональные реакции. Иная картина афферентного снабжения конечного мозга черепах отмечается со стороны гипоталамуса. Так, в морфологических исследованиях Л. М. Номоконовой [1979] было установлено, что разрушение структур переднего и заднего гипоталамуса черепах сопровождается дегенеративными изменениями в гиппокампальной коре (рис. 4). В новой коре черепах при этом дегенеративных изменений не обнаружено. Результаты морфологических исследований полностью коррелируют с электрофизиологическими данными [Джангиров, 1978]. Так, было показано, что у черепах гиппокампальная кора является основным проекционным полем для всей восходящей из заднего и переднего гипоталамуса афферентации. Новая кора практически лишена гипоталамической афферентации.

Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что у рептилий функциональная организация афферентных связей таламуса и гипоталамуса различна. Таламические ядерные образования имеют четкое представительство в новой коре и в структурах стриарной области, в то время как гипоталамические ядерные образования проецируются преимущественно в гиппокампальную кору.

Из всех зон новой коры у млекопитающих наибольший интерес вызывает ассоциативная кора, так как именно эта область переднего мозга претерпевает наиболее интенсивное развитие в ряду млекопитающих. Согласно данным Кэмбла [Cambell, 1965], у крыс ассоциативная кора составляет 11% общей массы новой коры, у кроликов 22, у обезьян 64, у человека 36. Выявление вос-

**Рис. 3.** Схема трех афферентных входов к трем уровням переднего мозга черепах: общей коре, гиперстриатуму и стриатуму



В центре — схемы фронтальных срезов сверху вниз: полушарие переднего мозга, половина промежуточного мозга, средний мозг. Стрелки — три системы: черная — тегментоталамостриальная, штриховая — текторотундогоиперстриальная, с точками — геншикокортикальная. В. п. и пейрональные реакции: 1, 2 — в общей коре на раздражение п. Gl; 3, 4 — в гиперстриатуме на раздражение п. Rot.; 5, 6 — в медиальном отделе стриатума на раздражение медиального отдела тегмента; 7 — на вспышку света; 8, 9 — в латеральном отделе стриатума на раздражение латерального отдела тегмента; 10, 11 — на раздражение тегмента; 12, 13 — на раздражение тегмента. Калибровка: 200 мкВ, 40 мс (1—9), 20 мс (10—13); *d. v. r.* — дорсальный вентрикулярный край; *l. f. b.* — латеральный пучок переднего мозга; *m. f. b.* — медиальный пучок переднего мозга; *n. b. str. t.* — ядро ложа stria terminalis; *n. Gl* — *n. geniculatus lateralis*; *n. Rot.* — *n. rotundus*; *n. spped.* — *n. suprapeduncularis*; *n. v.* — *n. ventralis*; *ped. d.* — дорсальная пед. в. — вентральная ножки латерального пучка переднего мозга; *tect.* — тектум; *tegm.* — тегментум

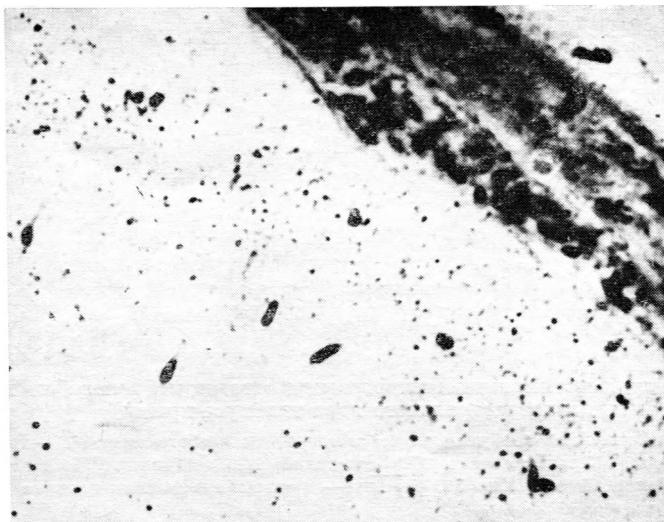
ходящих связей таламуса и гипоталамуса крыс с новой корой с помощью метода ретроградного транспорта пероксидазы хрена показало следующее. При введении пероксидазы хрена в 29-е поле меченые клетки обнаруживались в ассоциативных (заднелатеральное ядро), неспецифических (центромедиальное) и в ядрах передней группы таламуса (рис. 5). Меченые клетки в гипоталамических образованиях были единичны. Инъекция же фермента пероксидазы в гиппокампальные структуры — поле СА1 (Аммонов рог) выявили ретроградный транспорт пероксидазы в гипоталамические ядерные образования переднего гипоталамуса (паравентрикулярное ядро) и в задний гипоталамус.

В ассоциативных ядрах таламуса меченые клетки не были обнаружены.

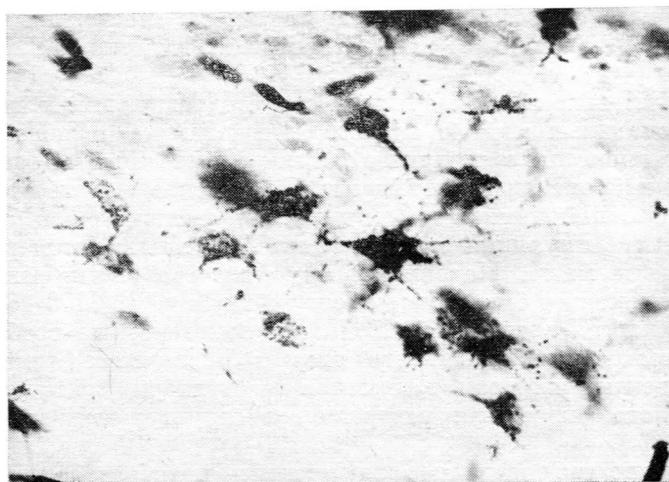
Исследования восходящих проекций заднелатерального ядра таламуса в поле 7 ассоциативной коры у грызунов показало следующее: при одиночной стимуляции этого ядра в поле 7 были зарегистрированы позитивные ВП [Загорюлько, Луканищина, 1978]. При послойном погружении отводящего электрода, начиная с глубины 0,2 мм от поверхности полушарий, отмечалось уменьшение амплитуды позитивной волны (с 1 по 3-й слой). На глубине 0,4 мм (3—4 слой) наблюдалась полная риверсия потенциала на негативно-позитивный ответ. Эти данные о тесных функциональных связях заднелатерального ядра с полем 7 были подтверждены в следующей серии исследований с регистрацией вызванной нейрональной активности [Карамян и др., 1979]. Установлено, что отвечающие на одиночную стимуляцию заднелатерального ядра таламуса нейроны локализованы преимущественно в глубоких слоях поля 7 (от 1 до 1,6 мм). Клеточные элементы на стимуляцию этого ядра реагировали формированием реакций как возбудительного, так и тормозного типа фазического и тонического характера. Однако большинство нейронов (80%) имели фазический тип реакций. На рис. 6 представлены перипостстимульные гистограммы ответов двух нейронов поля 7 при стимуляции заднелатерального ядра, реагирующих фазическим и тоническим типами реакций.

Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что еще у рептилий таламические ядерные образования являются одним из основных источников афферентного снабжения новой коры. У грызунов же таламические афференты адресуются к зонам старой и новой ассоциативной коры.

Исследования Т. Н. Соллертинской [1968] восходящих проекций гипоталамуса к новой коре у кроликов показали, что в сенсомоторной зоне новой коры (поле 4,4+6,5, 7 по классификации Бродмана) ВП с наиболее коротким латентным периодом (6—8 мс) и отсутствием истощения при ритмическом раздражении имели место при стимуляции заднего гипоталамуса. Изучение же восходящих проекций заднегипоталамической области кролика к более фронтальным и латеральным отделам новой коры (ассоциативная зона) выявило, что ВП при раздражении гипоталамуса



**Рис. 4.** Терминальный распад в гиппокампальной коре болотной черепахи после разрушения структур заднего гипоталамуса (перивентрикулярное ядро, область латерального гипоталамуса и медиальное мамиллярное ядро). Финк-Хеймер II. Ув. 25×5



**Рис. 5.** Маркированные клетки в антеровентральном ядре таламуса крысы через 36 час после введения пероксидазы хрена в 29-е поле коры. Докраска кармином. Ув. 40×10

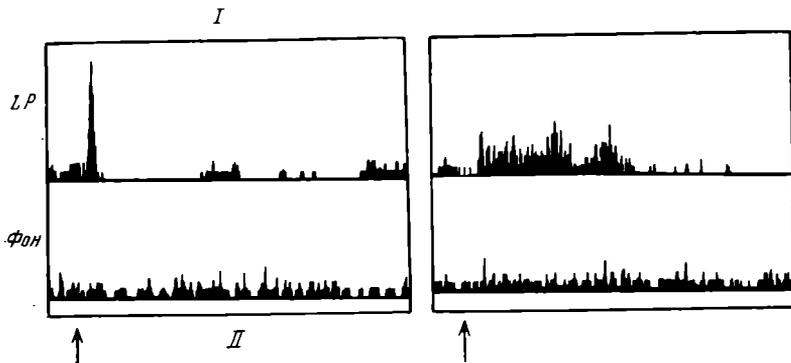


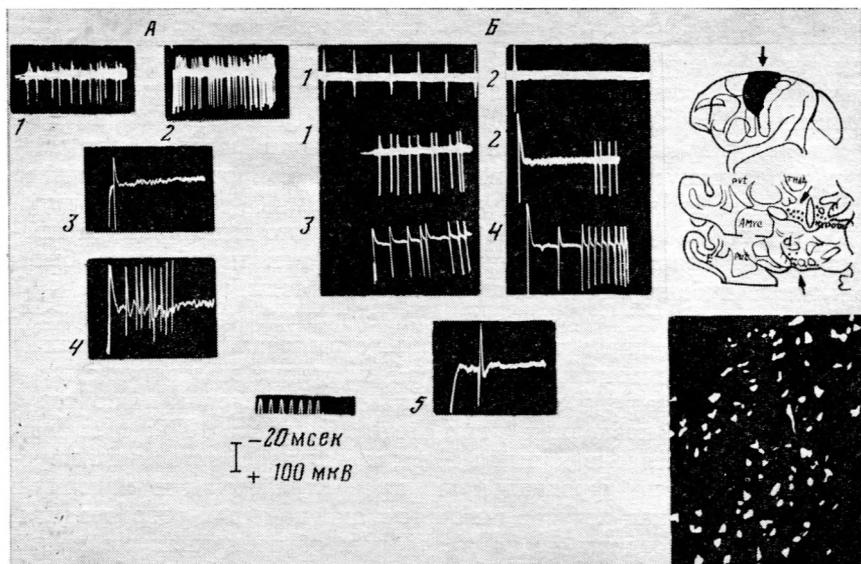
Рис. 6. Перипостстимульные гистограммы ответов нейронов 7-го поля коры на раздражение заднелатерального ядра таламуса крысы

*I* — нейрон, имеющий возбудительную реакцию фазического типа; *II* — то же, тормозного типа. Эпоха анализа ПСГ составляет 1 с. Ширина бина равна 2 мс. Число накоплений (*n*) равно 50. Стрелка — время предъявления стимула

имеют длинные латентные периоды от 18 до 26 мс и обладают высокой степенью истощения при ритмическом раздражении уже при частоте 1 гд. Послойный анализ ВП в ассоциативной коре кроликов при раздражении гипоталамуса выявил, что гипоталамические афференты адресуются преимущественно к поверхностным слоям этой коры. Наиболее коротколатентные ВП при стимуляции заднего гипоталамуса имели место на глубине от 0 до 200 мкм от поверхности полушарий [Джангиров, 1979].

Аналогичные закономерности, свидетельствующие о характере функциональных связей заднего гипоталамуса с новой корой, были установлены в следующей серии опытов с регистрацией вызванной нейрональной активности. Было показано, что преимущественной зоной генерации импульсной активности в ответ на одипочные стимуляции заднего гипоталамуса являются ростральные отделы мозга. Максимальное количество реагирующих клеточных элементов было обнаружено на глубине от 2200 до 500 мкм от поверхности полушарий. При этом показано, что возбудительный характер нейронального ответа фазического типа может быть идентифицирован как основной паттерн клеточной реакции в новой коре при раздражении структур заднего гипоталамуса.

Особенно интенсивные эволюционные преобразования в организации гипоталамо-неокортикальных систем связей отмечаются у приматов. Так, исследования, проведенные в нашей лаборатории на обезьянах — макаках-резусах [Джангиров, Соллертинская, 1978], показали, что при раздражении структур заднего и латерального гипоталамуса в новой коре регистрируются наиболее коротколатентные вызванные ответы (до 2 мс). Фокус максимальной выраженности этих ВП локализован в фронталь-



**Рис. 7.** Паттерны клеточных реакций (слева) в ассоциативной коре обезьян при стимуляции заднего (А) и латерального (Б) гипоталамуса

Справа — ретроградный транспорт фермента пероксидазы хрена в ядерных образованиях заднелатерального гипоталамуса (фрагмент из работы Kievit, Kuipers, 1975); А: 1, 2 — спонтанно работающая клетка (1 — фон, 2 — ответ); 3, 4 — нейрональные реакции молчащих клеток;

Б: 1, 2, 3, 4 — спонтанно работающие клетки 1 (1, 3 — фон); 2, 2, 4 — ответ тормозного, тормозно-активационного и смешанного типов в новой коре в ответ на стимуляцию латерального гипоталамуса; 5 — нейрональный ответ молчащей клетки: справа (вверху) — место введения фермента пероксидазы. В центре — ядерные образования гипоталамуса — точки скопления *n*-позитивных клеток. Внизу — меченые клетки в заднелатеральном гипоталамусе

ной ассоциативной области по классификации Снайдера и Ли [Snider, Lee, 1961]. В отличие от других млекопитающих ВП в новой коре обезьян выявлялись в виде простых негативных высокоамплитудных колебаний (рис. 7). При продвижении регистрирующего электрода в каудальном направлении (прецентральная область) в ответ на стимуляцию заднего гипоталамуса ВП регистрировались в форме полифазных позитивно-негативных колебаний с более длинным латентным периодом по сравнению с ВП во фронтальной ассоциативной коре. Послойный анализ восходящей афферентации гипоталамуса в новую кору выявил, что в отличие от грызунов у приматов зона окончаний гипоталамических афферентов в новой коре более обширна и обнаруживается в двух ее слоях: на уровне плексиморфного слоя — 1-й фокус ВП, в котором ВП представлен в виде простого негативного колебания. 2-й фокус ВП обнаружен на глубине более чем 1000 мкм от поверхности полушарий (внутренний слой пирамидальных клеток), где ВП представлен в виде простого позитивного ответа.

Изучение гипоталамо-неокортикальных связей на нейрональном уровне показало (рис. 7), что максимальное количество реагирующих клеточных элементов локализовано в средней фронтальной области на глубине от 500 до 1500 мкм от поверхности полушарий. Было обнаружено, что при раздражении заднего гипоталамуса доминирующей формой нейронального ответа в новой коре являются активационные реакции фазического типа, в то время как при раздражении латерального гипоталамуса преобладающей формой нейронального ответа в новой коре были тормозные либо тормозно-активационные ответы.

Полученные нами физиологические данные о прямых восходящих связях заднего и латерального гипоталамуса обезьян с фронтальной и ассоциативной корой получили подтверждение в нейроморфологических и гистохимических исследованиях зарубежных авторов последних лет [Kievit, Kuypers, 1975; Mesulam, Garey, 1975]. Согласно данным Киви и Кюперса шизедкие пероксидазы хрена во фронтальную, прецентральную и височную кору обезьян макак-резусов выявляют аксональный ретроградный транспорт пероксидазы хрена в ядерных образованиях заднего и латерального гипоталамуса. Меченых клеток не было обнаружено при введении раствора пероксидазы в другие зоны коры [Kievit, Kuypers, 1975].

Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что в восходящем ряду млекопитающих отмечается прогрессивное формирование олиго- и моносинаптических связей гипоталамуса с вновь формирующимися зонами фронтальной и ассоциативной коры и наблюдается увеличение количества клеточных слоев в новой коре, воспринимающих гипоталамическую афферентацию.

В настоящем сообщении я не хотел бы останавливаться на особенностях функциональной организации таламокортикальной системы у высших млекопитающих. Этот вопрос хорошо изучен в литературе и имеется много работ в этом аспекте. Следует лишь подчеркнуть, что, как показали эти исследования у высших млекопитающих, ассоциативные ядра таламуса имеют тесные связи с фронтальной ассоциативной корой [Адрианов, 1976; Хохрякова, 1971; Толчопова, 1971].

Поведенческие опыты показали, что на всех критических этапах имеется строгая корреляция между структурной организацией и поведенческой деятельностью. Если на самых ранних этапах в условиях диффузной (неспециализированной) организации центральной нервной системы вырабатываются временные связи типа суммационных рефлексов (родственные связи), то в условиях более специализированной структурной организации мозга у рептилий вырабатываются и более сложные формы условных рефлексов типа ассоциативных временных связей. У более же высокоорганизованных животных, по мере возникновения и развития ассоциативной коры, вырабатываются сложные формы условнорефлекторной деятельности типа «примитивного дума-

ния» [Павлов, 1906] и «деятельности разумного типа» [Северцов, 1945] или же типа «рассудочной деятельности» [Крушинский, 1977].

Из изложенных экспериментальных данных следует, что на ранних этапах формирования кортикальных формаций основным полем восходящей афферентации является архикортекс (гиппокамп). Начиная от рептилий имеется вычленение этих систем связи, таламические ядерные образования имеют афферентные связи с новой корой. Гипоталамические же образования как по афферентным, так и эфферентным проекциям связаны преимущественно с гиппокампальными структурами. По мере возникновения и развития фронтальной и ассоциативной коры отмечается конвергенция афферентов не только из таламических, но и из гипоталамических ядер в ассоциативную кору. Таким образом, старые представления о том, что гипоталамус не эволюционирует в процессе онто- и филогенеза животных являются не обоснованными. Такая конвергенция двух основных систем интеграции в ассоциативной коре высших млекопитающих, систем, несущих различную информацию, имеет важное биологическое значение. Можно предполагать, что формирование таламокортикальной системы обеспечивает преимущественно интеллектуальные сферы деятельности животных. Что же касается гипоталамокортикальной системы интеграции, то она преимущественно обеспечивает эмоциональную сторону жизненных процессов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М.: Медицина, 1976.
- Белехова М. Г. Электрофизиологическое изучение восходящих проекций тентума среднего мозга черепахи *Emys orbicularis*.— Докл. АН СССР, 1978, № 2, т. 242, с. 461—464.
- Белехова М. Г., А. А. Косарева, Н. П. Веселкин, Т. В. Ермакова. Выявление афферентных связей переднего мозга черепахи *Emys orbicularis* пероксидным методом.— Журн. эвол. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 2, с. 123—131 (Л.: Наука).
- Джангиров П. Л. Электрофизиологическое исследование функциональных связей гипоталамуса с передним мозгом у черепахи *Emys orbicularis*.— Журн. эвол. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 1, с. 95—97.
- Джангиров П. Л. Исследование функциональной организации гипоталамокортикальной системы интеграции. Л., 1979.
- Джангиров П. Л., Соллертинская Т. Н. Электрофизиологическое исследование гипоталамо-неокортикальных связей у обезьяны *Macaca mulatta*.— Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 2, с. 140—143.
- Загоруйко Т. М., Луканидина В. И. Исследование древнего текто-таламокортикального пути зрительной системы у крыс.— Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 2, с. 132—139.
- Карамян А. П. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л.: Наука, 1970.
- Карамян А. П. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976.

- Карамян А. И., Соллертинская Т. Н., Загоруйко Т. М., Сологуб Н. Я.* Системная организация восходящих функциональных связей гипоталамуса и таламуса с ассоциативными зонами коры у млекопитающих.— В кн.: *Интегративная деятельность нейрона*. М., 1979.
- Косарева А. А.* Аfferентные и эfferентные связи круглого ядра черепахи.— *Журн. эвол. биохим. и физиол.*, 1974, т. 10, с. 395—401.
- Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционный и генетический аспект поведения. М.: Изд-во МГУ, 1977.
- Номоконова Л. М.* Связи латерального оптического таламуса и прилежащих ядерных образований с конечным мозгом у лягушки *Rana ridibunda*.— В кн.: *Сравнительная нейрофизиология и нейрохимия*. Л.: Наука, 1976.
- Номоконова Л. М.* Гипоталамо-таламические связи у лягушки *Rana ridibunda*.— В кн.: *Морфологические основы функциональной эволюции*. Л.: Наука, 1978.
- Номоконова Л. М.* О гипоталамо-гиппокампальных связях у болотной черепахи.— *Материалы Всес. совещ. «Состояние и перспективы развития морфологии»*. М.: Наука, 1979.
- Орбели Л. А.* Об эволюционном принципе в физиологии. Избр. труды, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961а.
- Орбели Л. А.* Основные задачи и методы эволюционной физиологии.— Избр. труды, т. 1, 1961б.
- Павлов, И. П.* Естественнонаучное изучение так называемой душевной деятельности высших животных.— *Полн. собр. соч.*, т. 3. М.; Л.: Изд-во Импер. Акад. наук, 1906.
- Северцов А. И.* Собр. соч., т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1945.
- Сеченов И. М.* Кому и как разрабатывать психологию.— Избр. произв., т. 1 (1873). М.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Сеченов И. М.* Элементы мысли.— Избр. произв., т. 1 (1878). М.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Соллертинская Т. Н.* О структурно-функциональных взаимоотношениях фоллопетических различных отделов гипоталамуса с новой корой у кроликов.— *Физиол. журн. СССР*, 1968, т. 54, № 4, с. 426—435.
- Соллертинская Т. Н.* Электрофизиологическое исследование гипоталамо-таламических взаимоотношений у лягушки *Rana temporaria*.— В кн.: *Электрофизиологическое исследование центральной нервной системы позвоночных*. Л.: Наука, 1970.
- Толченова Г. А.* Структура нейронной и межнейронных связей поля 7 коры мозга кошки.— В кн.: *Нервная система*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1971.
- Хохрякова И. М.* О таламических проекциях в теменную область коры кошки.— В кн.: *Эволюция функций темных долей мозга*. Л.: Наука, 1971.
- Vessclkin A., Agayn L., Nomoconova L. M.* A study of thalamotelencephalic afferent systems in frogs.— *Brain, Behav. Evol.*, 1971, vol. 4, p. 295—306.
- Cambell C. B. G.* *Correlative Physiology of the nervous System*. London: Acad. Press, 1965.
- Kievit J., Kuypers H. C. M.* Basal Forebrain and Hypothalamic Connections to Frontal and Parietal Cortex in the Rhesus Monkey.— *Science*, 1975, vol. 187, p. 660—662.
- Mesulam M.-M., Garey H., von.* Acetylcholinesterase rich projection from the basal forebrain of the rhesus monkey to neocortex.— *Brain Res.*, 1975, vol. 109, N 1, p. 152—157.
- Snider R. S., Lee J.* *Stereotaxic atlas of the monkey brain (Macaca mulatta)*.— Univ. Chicago Press, 1961.

## О МЕХАНИЗМАХ МОРФОГЕНЕЗОВ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Ю. С. МИНИЧЕВ

Биологический НИИ Ленинградского государственного  
университета

При анализе особенностей морфогенеза беспозвоночных животных мы исходили из следующих теоретических положений. Развитие многоклеточного организма определяется, с одной стороны, генетическими, а с другой — физиологическими факторами. Нам приходится, несколько утрируя сущность проблемы, подчеркнуть значение именно второй группы факторов; отмечая значительную автопомощность физиологических (эмбриологических) процессов, мы не поддерживаем широко распространенное мнение о закодированности всех этапов морфогенезов в геноме развивающегося организма.

Развитие любого многоклеточного организма — многоступенчатый процесс, направляемый в основном двумя классами детерминант: индукторами-организаторами и морфогенетическими полями. Открытие эмбриональной индукции — одно из важнейших достижений механики развития [Светлов, 1978]. По нашему мнению, индукторами у низших беспозвоночных являются определенные клеточные агрегаты, в структуре, топографии и химизме которых и кодируется последовательность стадий морфогенезов. Не меньшую роль в процессах развития играют морфогенетические поля. Морфогенетическое поле — обобщенное понятие, и оно отражает результаты взаимодействия клеточных и тканевых структур в рамках определенных топографически фазных (пространственно-временных) границ. Эмбриональные и клеточные поля А. Г. Гурвича [1944], силовые поля Н. К. Кольцова [1936], физиологические градиенты Чайлда [Child, 1917] — важнейшие факторы морфогенезов, однако конкретное их проявление, взаимосвязь и соподчиненность при развитии беспозвоночных животных остаются не ясными. Не исключено, что они представляют собой разные стороны единого процесса взаимодействия структурных комплексов. Мы подчеркиваем ведущую роль в распределении полей структурных, морфологических компонентов, хотя и сознаем, что очень часто индуцирующее воздействие имеет химический (физиологический, обменный) характер. Выделяя морфогенетические поля в самостоятельный фактор морфогенеза, мы должны подчеркнуть их тесную связь с индукторами. В некоторых случаях, а именно в развитии низших беспозвоночных, разделение эмбриональной индукции и морфогенетических полей теряет смысл, и можно говорить о едином индукторе-градиенте.

Любой отрезок морфогенеза характеризуется определенным клеточным составом, определенным набором и взаимодействием индукторов и полей. Но фактором, ответственным за формирова-

ние тканей, отделов тела и других морфологических характеристик (создающих объект-индивидуальность), является двигательная активность клеток. Автономная и зависимая (прежде всего, от распределения градиентов-полей) подвижность клеток и клеточных пластов — основной формообразовательный фактор.

Прежде чем привести несколько примеров для иллюстрации высказанных общих положений, необходимо подчеркнуть, что, на наш взгляд, именно выяснение морфогенетических механизмов — первоочередная задача эволюционной морфологии вообще и механики развития в частности. Изучая какую-либо группу животных, морфологи обычно детально восстанавливают этапы, фазы как исторического, так и индивидуального развития. Но причины превращения тканей, органов, механизмы морфогенеза остаются вне поля зрения исследователей. Что такое организм с точки зрения описательной морфологии? Упрощенно: это совокупность определенных структур, закономерно реагирующих на внешние и внутренние раздражители; в этом определении подчеркивается равноценность и взаимообусловленность функции и формы. Но такое определение отражает статику организма, который функционирует, но не развивается. Для того чтобы организм развивался (в оптогенетическом и филогенетическом смыслах), определенные механизмы должны постоянно, направленно переводить одно состояние «морфы» в другое.

#### ОСОБЕННОСТИ ДРОБЛЕНИЯ

Можно постулировать, что не существует какого-либо значительного отрезка морфогенеза, в котором бы клеточная активность (подвижность) не играла существенной роли. Первичный тип активности, свойственный blastomeres при дроблении, отражает, по-видимому, исходные, метазойные отношения, которые наблюдались у одноклеточных предков. Окраска дробящихся яиц сцифоидной медузы *Aurelia aurita* vitalными красителями обнаружила широкую вариабельность расположения физиологических градиентов, совпадающих по направлению с апикально-вегетативными осями отдельных blastomeres. Автономные движения отдельных клеток постепенно приводят к регуляции градиентов, которые принимают радиальное расположение по отношению к формирующейся бластуле. В этот момент появляется отчетливая полярность и целого организма, которая характеризуется морфологическими признаками и физиологическим градиентом. У гидридных полипов формирование независимой от градиентов яйца метазойной полярности осуществляется лишь в процессе гаструляции [Остроумова и Белоусов, 1971]. Полученные данные убедительно подтверждают отмеченную А. А. Захваткиным [1949] независимость формирования blastomeres и бластульной полярностей. Активность blastomeres у низших беспозвоночных в значительной мере есть проявление протозойной подвижности и полярности. Между двумя интегрированными системами — яйце-

клеткой и личинкой — существует переходная дезинтегрированная стадия. Мы подчеркиваем эту особенность морфогенеза низших беспозвоночных в связи с ее важностью для установления проморфологических отношений в различных группах. По нашему мнению, некоторые из современных авторов, высказавшихся по данной проблеме [например: Светлов, 1970; Свешников, 1972], оказались в плену идеи о преемственности морфологических осей на всех ранних стадиях развития. В природе такой закономерности не существует. Вполне понятно, что при последовательном формировании нескольких независимых градиентов их векторы могут совпасть. Преемственность физиологических и морфологических осей яйцеклетки и гастролы возникает вторично и есть следствие более рационального расположения градиентов дробящегося яйца. В этой связи имеют особое значение классические исследования Ру [Roux, 1888] по экспериментальному воздействию на дробящееся яйцо амфибий; они с определенностью показали, что направления первых борозд дробления, которые якобы должны совпадать с анимально-вегетативной осью протаксонных животных, не имеют никакого отношения к проморфологии взрослого организма. К сожалению, подобные исследования на представителях низших беспозвоночных практически отсутствуют.

Осевые отношения, наблюдаемые на ранних стадиях дробления, могут иметь филогенетическое значение только при решении одного вопроса, а именно — о происхождении Metazoa. Наоборот, особенности изменения градиентов и осей при переходе гастролы к последующим стадиям чаще всего отражают этапы исторического развития группы. В частности, не вызывает сомнений, что большинство Turbellaria — протаксонные животные; ни одна стадия их морфогенеза не сопровождается изменениями в осевых отношениях. Однако в Polyclada существуют принципиальные различия в направлениях градиентов и морфологических осей у личинок и взрослых организмов; и эта гетераксонность — характерное и первичное состояние группы. Проморфологический барьер, разделяющий Turbellaria и Polyclada, отражает независимое происхождение двух групп. Эти черви относятся к животным паренхиматозным (без эпителизованной мезодермы), и это единственная общая морфогенетическая характеристика. Впрочем, проблема полярности и дифилетического происхождения ресничных червей заслуживает специального рассмотрения.

Регулятивные перемещения blastomerov — характернейшая особенность дробления представителей примитивных групп. В этой связи особо следует подчеркнуть значение этого явления для возникновения спирального типа дробления [анализ см. Иванова-Казас, 1959]. Дело в том, что при выделении микромеров веретена деления очень часто не имеют наклонного положения, борозды дробления располагаются экваториально, при этом микромеры оказываются строго над выделившими их макромерами. Такая ситуация наблюдается у бескишечных турбеллярий [Богу-

та, 1972], немертии [Wilson, 1900, кольчатых червей [Светлов, 1923]; при развитии примитивной заднежаберной улитки *Asteocina insignis* микромеры также выделяются без наклона веретей (наши наблюдения). Во всех подобных случаях очень скоро, благодаря подвижности клеток, происходит «докрутка» и микромеры оказываются в бороздках между макромерами, точно в том положении, какое они и должны занимать при «типичном» спиральном дроблении. Передвижения микромеров наблюдаются только у довольно примитивных представителей групп (в частности, они не наблюдаются уже у специализированных заднежаберных моллюсков *Nudibranchia*). Такая закономерность может свидетельствовать о том, что спиральное дробление сохраняет атавистические черты: исходную подвижность продуктов палинтомического деления предков и механику дробления радиального типа. Радиальное дробление — более простая и, в некоторых отношениях, более примитивная форма дробления.

### ОСОБЕННОСТИ ГАСТРУЛЯЦИИ

Давно уже установлено, в результате каких способов гастрюляции формируются зародышевые листки в разных группах животных. Мы в общих чертах представляем эволюционную преемственность между различными формами гастрюляции. Но причины и интимные механизмы этих процессов чаще всего остаются не ясными. Действительно, почему для создания двухслойности в одних случаях требуются особые деления клеток кинобласта, а в других — эти же клетки должны целиком погрузиться в бластоцель? Несомненно, наиболее существенную роль в процессах гастрюляции играет подвижность клеточных элементов. Если в цитотипическом периоде активность клеток ограничивалась изменениями формы, поворотом или незначительным смещением бластомеров, то в последующие периоды наблюдается перемещение клеток или клеточных пластов на значительные расстояния. В ряде случаев направление и скорость миграции клеток зависят от деятельности окружающих тканей. Так, у гидроидных при формировании зооидов пульсирующее смещение клеточного пласта в значительной степени обусловлено сокращениями мышечных элементов [Белоусов, 1961]. Примечательно поведение клеточных элементов при гастрюляции путем инвагинации у иглокожих. Например, у *Strongilocentrotus* sp. из стенок бластулы выклиниваются веретеновидные клетки, часть из которых свободно лежит в бластоцеле; некоторые клетки сохраняют связь с вегетативной областью бластулы, но другим концом прикрепляются к боковым, а позднее и к анимальной стенкам личинки. Сокращение этих прикрепленных мезенхимных клеток способствует впячиванию внутрь всей вегетативной области (энтодермально-мезодермального пласта). Мезенхимные клетки обладают характерным «шагающим» способом передвижения: плазматический отросток клетки утрачивает связь с формирующимся кишечником, но одно-

временно устанавливаются новые связи с другими участками архентерона. Подобные механизмы, способствующие гастрюляции, характерны, по-видимому, для многих иглокожих [Ивапова-Казас, 1978], и других групп с инвагинационной гастролой.

Основная и первичная «цель» дробления — получение определенного количества формативного материала. Постепенно в ходе эволюции вырабатывались механизмы, обеспечивающие все более раннюю дифференцировку клеток, участвующих в построении определенных зачатков, пластов, тканей. По-видимому, одновременно формируются и другие механизмы, которые обеспечивают деструкцию клеточного материала. Гибель клеток — широко распространенное явление в морфогенезах животных. Можно даже сказать, что морфогенезы не могут осуществляться без постоянного разрушения отдельных клеток или их агрегатов. Морфогенетические редукции являются формообразовательным фактором, они могут выполнять роль индукторов и, по мнению П. Г. Светлова [1978], служат предпосылкой при формировании в филогенезе гормональной активности и желез внутренней секреции. Существенную роль могут играть деструктивные процессы в физиологических отправлениях организма. В частности, у бескишечных турбеллярий разрушение клеток центральной паренхимы — необходимое условие для внеклеточного переваривания пищи [Мамкаев, 1979]. Этот же процесс обеспечивает первые этапы формирования кишечника в филогенезе. Примечательно, что формирование этого органа у большинства турбеллярий не связано непосредственно с процессами дробления и гастрюляции. Возникновение энтодермального зародышевого пласта произошло в филогенезе позднее в результате эмбрионизации процесса физиологической дифференциации пищеварительной паренхимы.

В некоторых группах животных разрушение обширных субопуляций клеток является механизмом, который приводит к обособлению зародышевых листков. Рассмотрим с этой точки зрения морфогенез гидроидных и круглоротых мшанок. У представителей обеих групп в результате сложных и различных по механизмам процессов гастрюляции формируется двуслойный зародыш, состоящий из эпителизованного кишобласта и паренхимного фагоцитобласта. Следует особо отметить, что фагоцитобласт (по-видимому, во всех группах с примитивными способами гастрюляции) разнокачествен и подразделяется на периферический и центральный слои. Различия этих слоев паренхимы у бескишечных турбеллярий обеспечиваются различиями в клеточном составе [Мамкаев, Маркосова, 1979]. При отсутствии морфологических различий эти слои могут отличаться по восприимчивости к красителям и перспективному значению. У ряда гидроидных, в частности у *Serulariella* sp., центральная паренхима содержит многочисленные нематобласты, которые практически отсутствуют в периферическом слое паренхимы. У гидроидных и мшанок формирование двухслойного зародыша с паренхиматозным фагоцитобластом означает завершение первого этапа гастрюляции. Второй

этап начинается с дегенеративных изменений центральной части паренхимы и приводит к дифференциации энтодермального листка у гидроидных и мезодермального у мшанок. Первые признаки разрушения проявляются в пикнотических изменениях ядер, вакуолизации протоплазмы, разрушении клеточных стенок. Эти процессы затрагивают вначале одну—две клетки. Дегенерация паренхимы распространяется по радиусам во всех направлениях, и на месте разрушенных клеток остаются пространства, которые постепенно сливаются в общую центральную полость. Запуск процесса дегенерации осуществляется, по-видимому, при достижении определенной плотности соприкосновения клеток, что может играть значительную роль при любых морфогенезах [Поликар, 1975; Евгеньева, 1976]. Разрушение хотя бы нескольких клеток вызывает нарушение креаторных связей [Косляцкий и Ревич, 1975] в окружающих тканях, что, в свою очередь, вызывает цепь новых деструктивных изменений. У гидроидных запуск этого процесса может осуществляться и миграцией первых и одиночных нематоцитов из центральной паренхимы в эктодерму [Bodo, Bouillon, 1968; Tardent, 1978]. В любых случаях свойства клеточной поверхности, степень клеточной адгезии должны играть ведущую роль в деструктивных морфогенезах.

Деструктивным изменениям не подвергается только слой самых периферических клеток фагоцитобласта. Наоборот, эти оставшиеся клетки выравниваются и формируют однослойный эпителиальный пласт, примыкающий к эктодермальному. Таким образом, в двух перодетивных группах проявляются сходные особенности морфогенеза: разрушение центрального фагоцитобласта, дифференциация периферической паренхимы в эпителиальный слой. Несмотря на сходство конечных результатов, сформированные зародыши имеют и принципиальные различия. У гидроидных эпителизация периферической паренхимы означает завершение второго этапа гастрюляции и образование энтодермы (кишечника); у мшанок этот процесс приводит к формированию мезодермы (целома). Причины редукции энтодермы у мшанок мы уже рассмотрели [Лутов, Мишичев, 1979]. Что касается кишечнополостных, то представляется возможным дать следующую трактовку особенностям морфогенеза у представителей этой группы.

#### **ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ГАСТРЮЛЯЦИИ У КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ**

Как уже отмечалось, деструктивные явления у гидроидных наблюдаются только в центральном фагоцитобласте. Формирование энтодермы за счет периферической паренхимы свойственно, по-видимому, всем кишечнополостным с примитивными типами гастрюляции (мультиполярной и униполярной иммиграцией). При более продвинутых способах гастрюляции (например, при клеточной деляминации или инвагинации) формируются сразу

два эпителиальных пласта, и редукции клеточного материала не происходит.

Кишечнополостные представляют собой, по нашему мнению, трехслойных животных. По-видимому, редукция центрального фагоцитобласта произошла у них очень рано в ходе филогенеза в связи с особенностями биологии. Мы допускаем, что у пелагических предков кишечнополостных было функциональное разделение фагоцитобласта на два пласта, и рекапитуляцию этого состояния мы наблюдали у ряда современных форм. Активное передвижение, питание крупной добычей вызвало появление полостного пищеварения и редукцию центрального фагоцитобласта. Переход к прикрепленному образу жизни способствовал тому, что периферический слой сохранил за собой опорную, камбиальную, пищеварительную и другие функции.

У билатеральных животных перитрофический фагоцитобласт — основа формирования мезодермы, которая сохраняет первичный паренхимный характер или эпителизуется. У радиальных животных (*Cnidaria* и *Stenophora*) периферический фагоцитобласт расходуется на построение энтодермы. И эта особенность обуславливает, в частности, необычные черты морфогенеза гребневиков. По нашему мнению, эта группа имеет общее со стрекающими происхождение от плавающих предков с частично или полностью редцированными центральным фагоцитобластом. На том отрезке филогенеза, когда потребовалось обеспечение мускулатурой возникшие руки-щупальца, у гребневиков появилась мезодерма. Но механизм формирования и положение этого нового пласта не имеют аналогов у других животных. Во-первых, мезодермальные клетки отделяются от макромеров на полюсах, противоположных тем, на которых только что обособились эктодермальные микромеры. Во-вторых, мезодермальные клетки имеют признаки энтодермального пласта большинства билатеральных животных: они формируются на blastoporeальном полюсе зародыша, а затем образуют выстилку гастральной полости; в конце концов, они оказываются (отчасти благодаря перемещению амёбидным способом) между покровным и пищеварительным листками.

Таким образом, мы приходим к выводу, что у радиальных животных происходит извращение зародышевых листков по сравнению с листками билатеральных. Радиальные животные с «мезодермальной» кишкой и «энтодермальной» мезодермой. Аналогичное извращение листков наблюдается у губок. Однако причины и механизмы этого процесса различны у *Radialia* и *Parazoa*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В области биологии, которая изучает причины и механизмы развития, сложилась парадоксальная ситуация. Во-первых, большинство представлений о механизмах складывалось на основе данных, полученных при изучении развития «высших» групп жи-

вотных. Перенос выработанной информации на низших беспозвоночных неоднократно приводил к антиэволюционным выводам (например, о первичности инвагинационной гастрюлы, о вторичной природе паренхимы бескишечных турбеллярий и др.). Это происходит в связи с тем, что сами морфогенезы эволюционируют, и основные их закономерности сложились на первых этапах становления многоклеточности. Особенности эволюции эпителиальных тканей не могут быть правильно оценены без понимания филогенетических и оптогенетических изменений в паренхиме губок и турбеллярий. Особенности взаимодействия структур высокоинтегрированных нервных систем нельзя полностью понять, не установив особенности нейрогенезов примитивных плексусных систем турбеллярий, кольчатых червей, полухордовых.

Во-вторых, значительные достижения молекулярной биологии и генетики создали эйфорическую уверенность в том, что в ближайшее время будут установлены все закономерности морфогенезов. Однако эту проблему можно решить, если мы признаем, что: а) большая часть морфологических дифференцировок в любом эмбриогенезе остается еще не установленной, б) большинство процессов тканевых дифференцировок закодировано в самих морфогенезах, в последовательностях смены клеточных взаимодействий. Не рассматривая вопроса о соотношении «генетического» и «морфогенетического» в эмбриогенезах, который был недавно проанализирован Г. П. Коротковой и Б. П. Токиным [1977], отметим лишь значительную степень независимости, недетерминированности промежуточных этапов морфогенезов. Эта независимость проявляется, в частности, в широком спектре «разрешенных» направлений дифференциации, которые, однако, приводят к единому конечному результату. Эта независимость наблюдается на стадиях дробления, гастрюляции, при формировании тканей и органов. Для кишечнополостных характерно наличие различных форм дробления у одного и того же вида [Metschnikoff, 1886; Rittenhouse, 1910; Tardent, 1978]. При наличии у низших турбеллярий дуэтного или четвертого типов дробления в состав одного и того же органа входит различный клеточный материал [Богомолов, 1960; Seilern-Aspang, 1957]. По нашим данным, у заднежаберного моллюска *Acreocina insignis* гастрюляция осуществляется или путем инвагинации или (при наличии в яйце большего количества желтка) благодаря эпиболлии; этим процессам может предшествовать униполярное выселение одиночных клеток, но чаще формирование мезенхимы начинается после завершения гастрюляции. По нашему мнению, подобные отношения, отмечающие значительную свободу в последовательности и содержании морфогенетических событий, пронизывают развитие всех низших групп животных и заслуживают пристального внимания.

Наиболее перспективным направлением в области казуальной механики развития представляются исследования по клеточным взаимодействиям в сравнительном (экспериментальном) аспекте с привлечением материала по развитию представителей низших

групп. При этом следует помнить, что любой вид есть продукт эволюции, немаловажную часть которой составляют изменения в способах и механизмах морфогенезов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Белоусов Л. В.* Клеточные перемещения и рост гидроидных полипов.— Журн. общ. биол., 1961, т. 22, № 2, с. 283—291.
- Богомолов С. И.* История развития *Convoluta* в связи с морфологией ресничных червей.— Труды об-ва естествоиспыт., 63, Уч. зап. Казанск. ун-та, 1960, т. 120, № 6, с. 155—208.
- Богуа К. К.* Ранний онтогенез *Aparerus biaculeatus* (*Turbellaria Acoela*).— Зоол. журн., 1972, т. 51, 13, с. 332—340.
- Гурвич А. Г.* Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944.
- Евгеньева Т. П.* Межклеточные взаимодействия и их роль в эволюции. М.: Наука, 1976.
- Захваткин А. А.* Сравнительная эмбриология пизших беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1949.
- Иванова-Казас О. М.* К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления.— Вестн. ЛГУ, 1959, т. 9, с. 56—67.
- Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных. М.: Наука, 1978.
- Кольцов Н. К.* Генетика и физиология развития.— В кн.: Организация клетки. М.; Л.: Биомедгиз, 1936.
- Короткова Г. П., Токин В. П.* Эмбриология и генетика. Дискуссионные вопросы.— Труды Ленингр. об-ва естествоисп., 1977, т. 79, № 4, с. 1—64.
- Косицкий Г. И., Ревич Г. Г.* Креаторная связь и ее роль в организации многоклеточных систем.— В кн.: Молекулярная биология и физиология целостного организма. М.: Наука, 1975.
- Лугов Н. П., Милицев Ю. С.* Некоторые особенности развития круглоотверстных мшанок (*Bryozoa, Cyclostomata*).— Зоол. журн., 1979, т. 58, № 6, с. 789—796.
- Мамжаев Ю. В.* О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий.— Труды Зоол. ин-та, 1979, т. 84, с. 13—24.
- Мамжаев Ю. В., Маркосова Т. Г.* Электронно-микроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий.— Труды Зоол. ин-та, 1979, т. 84, с. 7—12.
- Остроумова Т. В., Белоусов Л. В.* Детерминация морфологической полярности в эмбриогенезе гидроидных полипов.— Журн. общ. биол., 1971, т. 3, с. 323—331.
- Поликар А.* Поверхность клетки и ее микросреда. М.: Мир, 1975.
- Светлов П. Г.* Ранние стадии развития *Bimastus constrictus*.— Изв. Биол. п.-и. ин-та Пермск. ун-та, 1923, т. 1, № 7, с. 101—103.
- Светлов П. Г.* Морфологические осей кольчатых червей и других животных.— В кн.: Вопросы эволюц. морфологии и биоценологии. Казань, 1970.
- Светлов П. Г.* Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978.
- Свешникова В. А.* Соотношение морфологических осей в онтогенезе аннелид. Значение проморфологического критерия в сравнительной анатомии.— Журн. общ. биол., 1972, № 2, с. 157—165.
- Bodo F., Bouillon J.* Etude histologique du développement embryonnaire de quelques hydroméduses de Roscoff.— Cah. Biol. Mar., 1968, vol. 9, p. 69—104.
- Child C. M.* Differential susceptibility and differential inhibition in the development of polychaete annelides.— J. Morphol., 1917, vol. 30, N 1, p. 1—64.
- Gurwitsch A.* Die histologischen Grundlagen der Biologie: Jena, 1930.
- Metschnikoff E.* Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitive — Organe. Wien, 1886.
- Rittenhouse S.* The embryology of *Stomatoca apicata*.— J. exp. Zool., 1910, vol. 9, p. 333—349.
- Roux W.* Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo.— Virchow's Arch., Bd. 114, p. 113—154, 1888.

- Seilern-Aspang F.* Die Entwicklung von *Macrostomum appendiculatum*.— Zool. Jahrb. Anat., 1957, vol. 76, p. 311—330.
- Tardent P.* Morphogenese der Tiere. Coelenterata, Cnidaria. 1978.
- Wilson B. C.* The habits and early development of *Cerebratulus lacteus*.— Quart. J. micr. Sci., 1900, vol. 43, p. 97—198.

УДК 597:591.9

## О НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТАХ ЭМБРИОЛОГИИ РЫБ

Т. С. РАСС

Институт океанологии АН СССР, Москва

В строении икринок многих видов рыб имеются особенности, отчетливо свидетельствующие о специальных адаптациях к специфическим условиям среды, при которых происходит развитие икринок. Одним из примеров является наличие большого перивителлинового (кругожелткового) пространства в икринках многих речных и морских видов сельдевых, карповых, сарановых, камбаловых рыб, нерест которых происходит на быстром течении. Именно понимание большого перивителлинового пространства в качестве специальной адаптации представляется правильным при сопоставлении строения икринок близких видов и родов указанных групп, различающихся по условиям нереста и развития.

Примеры различий величины перивителлинового пространства развивающихся в разных условиях икринок близких подвидов, видов и родов сельдевых (*Clupeidae*) и камбаловых (*Pleuronectidae*) рыб представлены в таблице.

В таблице сопоставлены характеристики развивающихся в разных условиях икринок сельдевых рыб родов *Alosa* и *Clupeonella*, а также двух видов камбаловых рыб (*Pleuronectidae*). Можно видеть, что икринки разных видов рода *Alosa*, развивающиеся на стремных течениях, имеют, как правило, большее перивителлиновое пространство, чем развивающиеся в более спокойных водах. Таковы, например, икринки черносипки и волжской сельдей (*Alosa kessleri kessleri* и *A. k. volgensis*) на Волге, и американской сельди — шэд (*A. sapidissima*), поднимающихся для нереста на сотни километров по рекам, — в верхнее и среднее течение Волги и Урала и до 800 км вверх по рекам Америки, а также долгинской брашниковской сельди (*A. brashnikovi brashnikovi*), выметывающей икру на течение в открытых водах восточной части Северного Каспия. Диаметр икринок этих видов рода *Alosa* составляет 2,4—4,5 мм, при диаметре желтка от 33 до 48(50) % (таблица). Икринки близких видов, откладываемых икру в более спокойных водах племей, предустьевой зоны рек и заливов, например, каспийского и племениго пузанков, агра-

Строение икринок и условия нереста некоторых сельдевых и камбаловых рыб

Название вида	Особенности строения икринок, диаметр			Местоположение нерестилищ и характеристика условий нереста и развития икринок
	икринки, мм	зародыша (желтка), мм	желтка, в % диаметра икринок	
<b>Clupeidae</b>				
<i>Alosa kessleri kessleri</i> <sup>6</sup>	2,87—3,93	(0,98) 1,15—1,80 (1,88)	40,3—47,8	Среднее течение Волги от Волгограда до Горького; (9)12—15(22)°.
<i>kessleri volgensis</i> <sup>2,4a</sup>	(2,62) 2,80—4,50 (4,75)	(0,94) 1,08—1,50 (1,62)	44,2—33,3	Нижнее течение Волги от Астрахани до Волгограда; (12,7)15—19(24)°.
<i>caspia caspia</i> <sup>3,4a</sup>	(1,64) 1,70—3,00	(0,90) 0,94—1,40 (1,47)	53,0—46,6	Приустьевое пространство и низовья Волги; 14,7—21,5°.
<i>c. c. aestuarina</i> <sup>2,4a</sup>	1,36—1,99	0,70—1,00	51,8—52,6	Ильмени дельты Волги
<i>brashnikovi brashnikovi</i> <sup>4a</sup>	(2,21) 2,40—3,50	0,90—1,23	35,4—32,8	Вост. половина Сев. Каспия; 14—19°; 8—11 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>
<i>br. agrachanica</i> <sup>4a</sup>	1,26—1,67	0,94—1,15	69,2—74,1	Юго-западный угол Сев. Каспия; 20—24°; 1,5—5,1 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> .
<i>sapidissima</i> <sup>7,8</sup>	2,5—3,8	1,2—1,9	ок. 50	Преимущественно в пределах приливной зоны рек и в среднем течении от 0,3 до 0,9 мс, Сев. Америка; 12—20°. В пресной воде.
<i>pseudoharengus</i> <sup>7,8</sup>	0,80—1,27	0,70—0,85	67—74	В реках, обычно в медленной воде глубиной 15—30 см; 10,5—21,6°. Над заросшим растением дном. В пресной воде.
<i>Clupeonella abrau</i> <sup>1</sup>	1,0—1,1	0,42 <sup>1</sup>	42	Пресное оз. Абрау; 22°. В пресной воде.
<i>Cl. engrauliformis</i> <sup>5</sup>	0,82—1,02	0,37	41	Средняя часть Каспийского моря; 16—22°; 12—13 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> .
<b>Pleuronectidae</b>				
<i>Hippoglossoides dubius</i> <sup>4б,в</sup>	2,02—2,94	0,61—0,97	30—33	Японское море; 2—3°; 34—35 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> .
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i> <sup>4б,в</sup>	0,86—1,03	0,60—0,83	70—81	Японское море; 1,9—2,2°; 34—35 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> .

Примечание. <sup>1</sup> Водяницкий [1930]; <sup>2</sup> Казанова, Халдинова [1940]; <sup>3</sup> Перцева [1940]; <sup>4а, б, в</sup> Перцева-Остроумова [1951, 1961, 1963]; <sup>5</sup> Расс, Халдинова [1939]; <sup>6</sup> Сомова [1940]; <sup>7</sup> Jones et al. [1978]; <sup>8</sup> Mansueti, Hardy [1967].

ханской брашниковской сельди, американской алевайф (*A. caspia caspia*, *A. caspia aestuarina*, *A. brashnikovi agrachanica*, *A. pseudoharengus*) имеют меньшую величину (0,80—3,00 мм) и относительно больший желток (47—74% диаметра икринки), т. е. меньшее перивителлиновое пространство, чем икринки соответствующих близких видов (рис. 1).

Подобное же строение, характеризующееся наличием большого перивителлинового пространства, имеют икринки палтусовидных камбал (род *Hippoglossoides*). Размеры икринок дальневосточных видов этого рода (*H. robustus*, *H. dubius*, *H. elassodon*) колеблются от 2,02 до 3,67 мм, размеры желтка — от 0,82 до 1,53 мм, т. е. от 34,8 до 45,0% величины икринки рис. 2. Нерест этих видов происходит над глубинами от 20 до 550 м, преимущественно в пределах материковой отмели, от 25 до 230 м [Перцева-Остроумова, 1961]. Таксономически близкие палтусовидным камбалам [Norman, 1934], но размножающиеся преимущественно в заливах дальневосточных морей на глубине от 15 до 105 м, колючая камбала и остроголовая камбала (*Acanthopsetta nadeshnyi*, *Cleisthenes herzensteini*) имеют икринки меньшей величины (0,76—1,03 мм, диаметр желтка 0,60—0,87), с малым перивителлиновым пространством: размеры желтка составляют 70,0—84,5% величины икринки [Перцева-Остроумова, 1961, 1963б]. Можно видеть, что как в пресных, так и в солоноватых, и в полносолевых морских водах большое перивителлиновое пространство в икринках (при размерах желтка 30—50% диаметра икринки) свойственно преимущественно реофильным видам и подвидам, размножающимся в условиях быстрых вод, а малое (при величине желтка от 52 до 80% диаметра икринки) — стагнофильным, размножающимся преимущественно в тихих пресных и морских водах. Наряду с этими примерами можно указать, что у целого ряда реофильных видов карповых рыб, мечущих полупелагическую икру в быстрых стрежневых водах рек Европы и восточной Азии (*Pelecus*, *Hypophthalmichthys*, *Stenopharyngodon*, *Sarcophilichthys*, *Elopichthys*, *Parabramis*, *Hemiculter* и др.) [Макеева, Соин, 1963], у полупроходных и речных серрановых рыб *Roccus saxatilis* (рис. 3) и *Siniperca chua-tsi*, а также у многих морских видов сельдевых рыб группы сардин, опистонем и менхэден (*Sardina*, *Sardinops*, *Opisthonema*, *Brevoortia*, *Clupeonella*, *Harengula* и др.), икринки имеют большое перивителлиновое пространство [Mito, 1960; Jones et al., 1978]. Наличие большого перивителлинового пространства, очевидно, не связано с развитием в пресной или морской воде, поскольку таковое имеется как у видов, размножающихся в пресной воде, так и в солоноватой и морской воде.

Таким образом, большое перивителлиновое пространство имеется у полупелагических и пелагических икринок рыб разных перодственных друг другу отрядов и групп сельдевых (*Clupeidae*), карповых (*Cyprinidae*), серрановых (*Serranidae*), камбаловых (*Pleuronectidae*). Общим для большинства имеющих икринки с

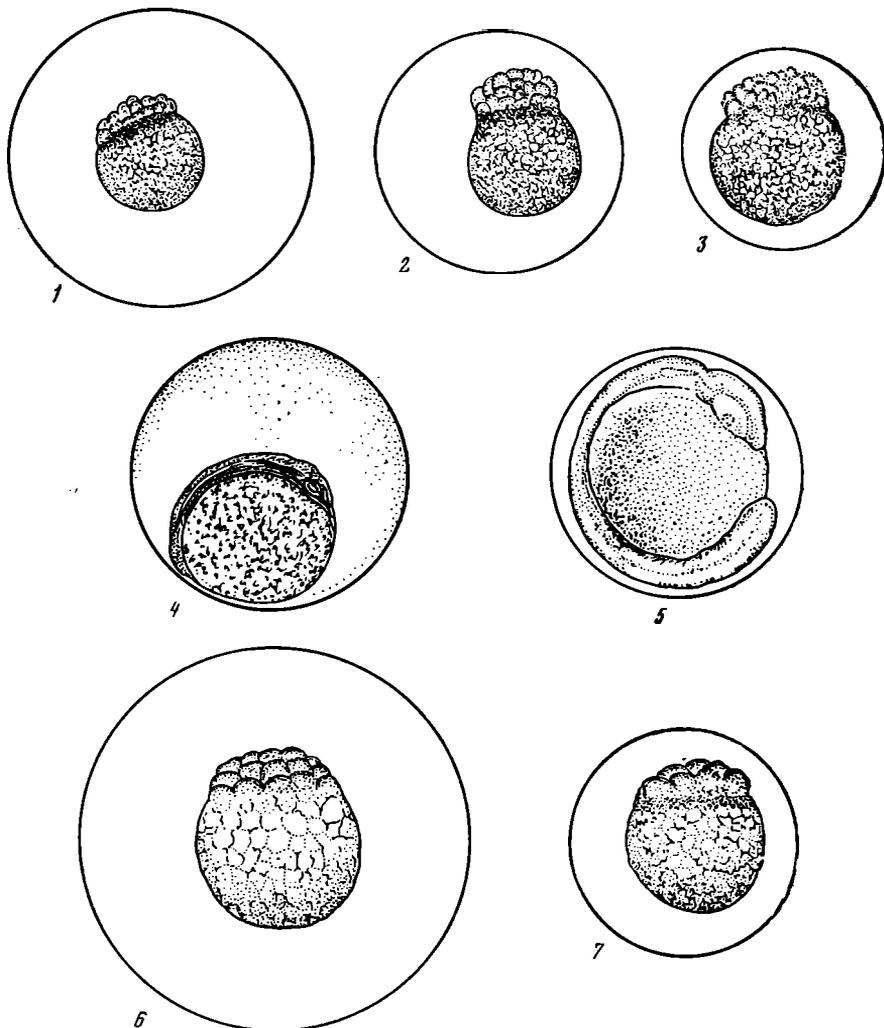


Рис. 1. Икринки проходных сельдей рода *Alosa* (Clupeidae)

1 — волжская сельдь — *A. keessleri volgensis* [1—3 — Казанова, Халдинова, 1940];  
 2 — каспийский пузанок — *A. caspia caspia*; 3 — ильменный пузанок — *A. caspia aetuarina*; 4 — шад — *A. sapidissima*; 5 — алейф — *A. pseudoharengus* [4, 5 — Mansueti, Hardy, 1967]; 6 — долганская сельдь — *A. brashnikovi brashnikovi*; 7 — аграханская сельдь — *A. brashnikovi agtchanica* [Щерцева-Остроумова, 1951]

большим первителлиновым пространством неродственных видов разных таксономических групп является то, что они выметывают икринки на быстром течении в реках или в открытом море, причем сносимые течением икринки подвергаются встряхиванию струями воды и волнением. Близкие виды, икринки которых

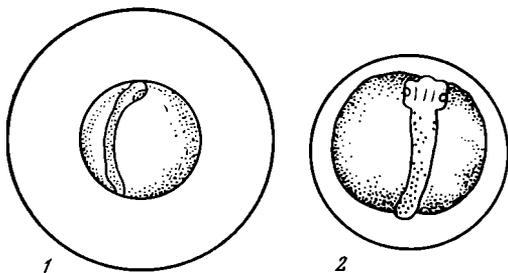


Рис. 2. Икринки большеротых правоглазых камбал (Pleuronectidae)

1 — япономорская палтусовидная камбала — *Hippoglossoides dubius*; 2 — колючая камбала — *Acanthopsetta nadeshnyi* [Перцева-Остроумова, 1961]

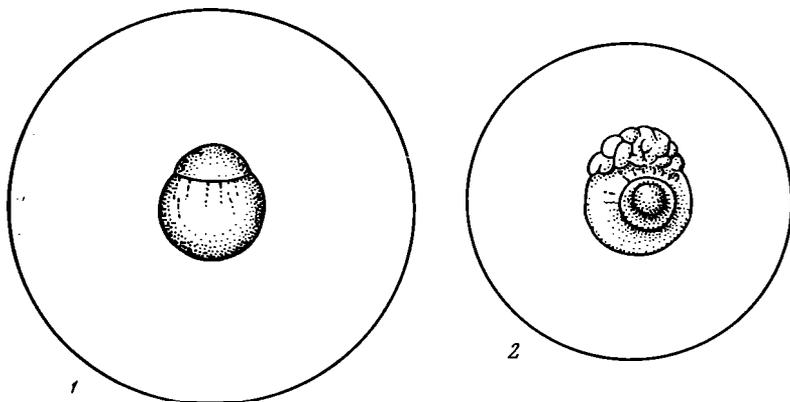


Рис. 3. Икринки реофильных рыб

1 — толстолобик — *Hyporhamphichthys molitrix* (Cyprinidae) [Соин, 1968]; 2 — полозатый лаврак — *Roccus saxatilis* (Serranidae) [Mansueti, 1958]

имеют малое перивителлиновое пространство, напротив, мечут икру в медленно текущих или застойных пресных, солоноватых или морских водах. Малое перивителлиновое пространство вообще свойственно подавляющему большинству икринок морских рыб.

Специальные опыты Роллефсена [Rollefsen, 1932] над имеющими малое перивителлиновое пространство пелагическими икришками атлантической трески (*Gadus morhua*) показали, что встряхивание икринок на начальных стадиях развития приводит к разрыву желточной оболочки и гибели эмбриона. Изменения численности молоди трески, отрождающейся на основных нерестилищах в открытом на юго-запад Вест-фьорде, у Лофотенских островов, показали значительное снижение в годы преобладания юго-западных ветров во время сезона переста трески. Увеличенное перивителлиновое пространство представляет, по-видимому, своеобразную гидростатическую подушку, ослабляющую сотрясения окруженного этой «подушкой» зародыша в перекачиваемой и бросаемой быстрым течением или волнением икринке. Физическая основа такого значения перивителлиновой жидкостной про-

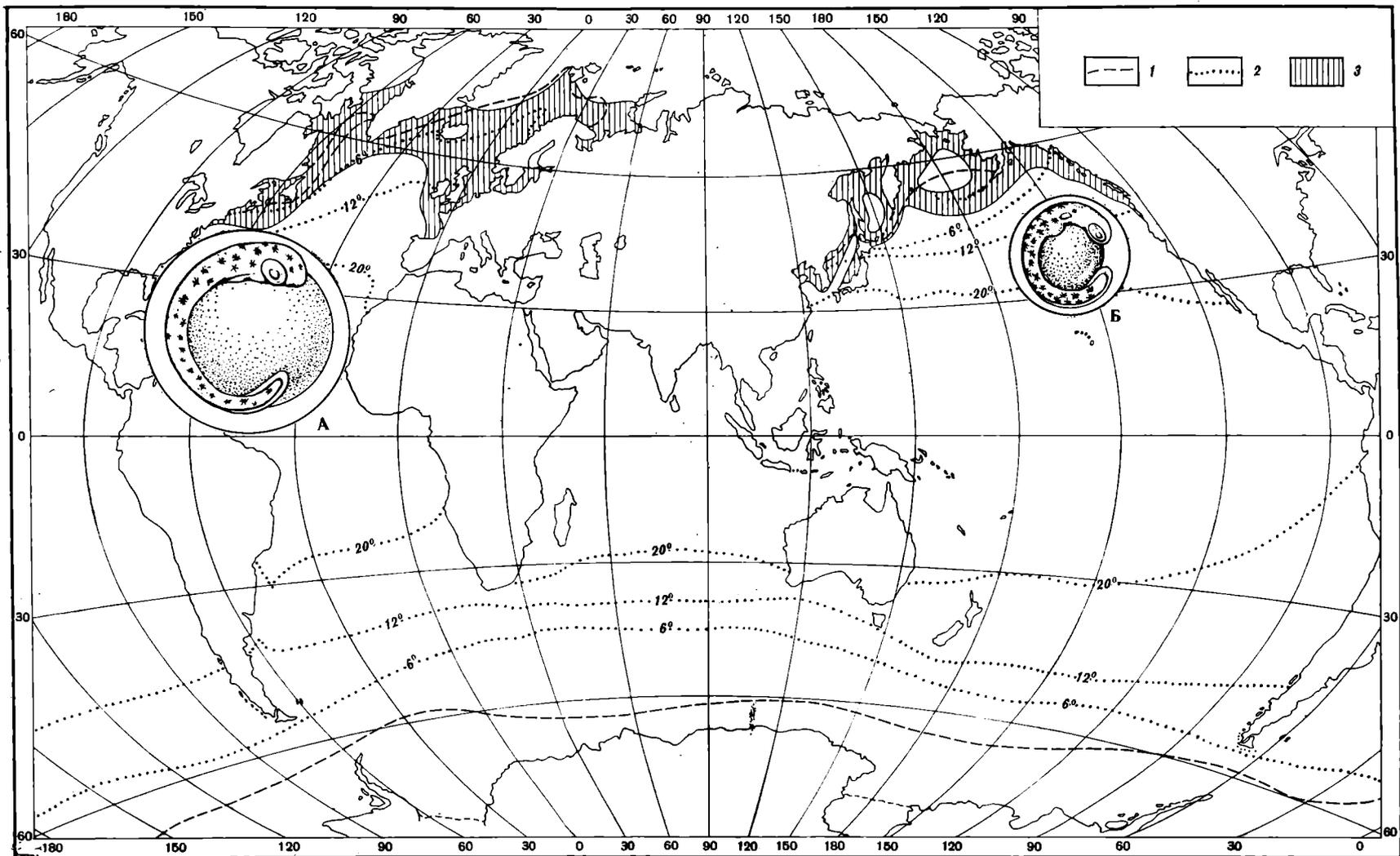
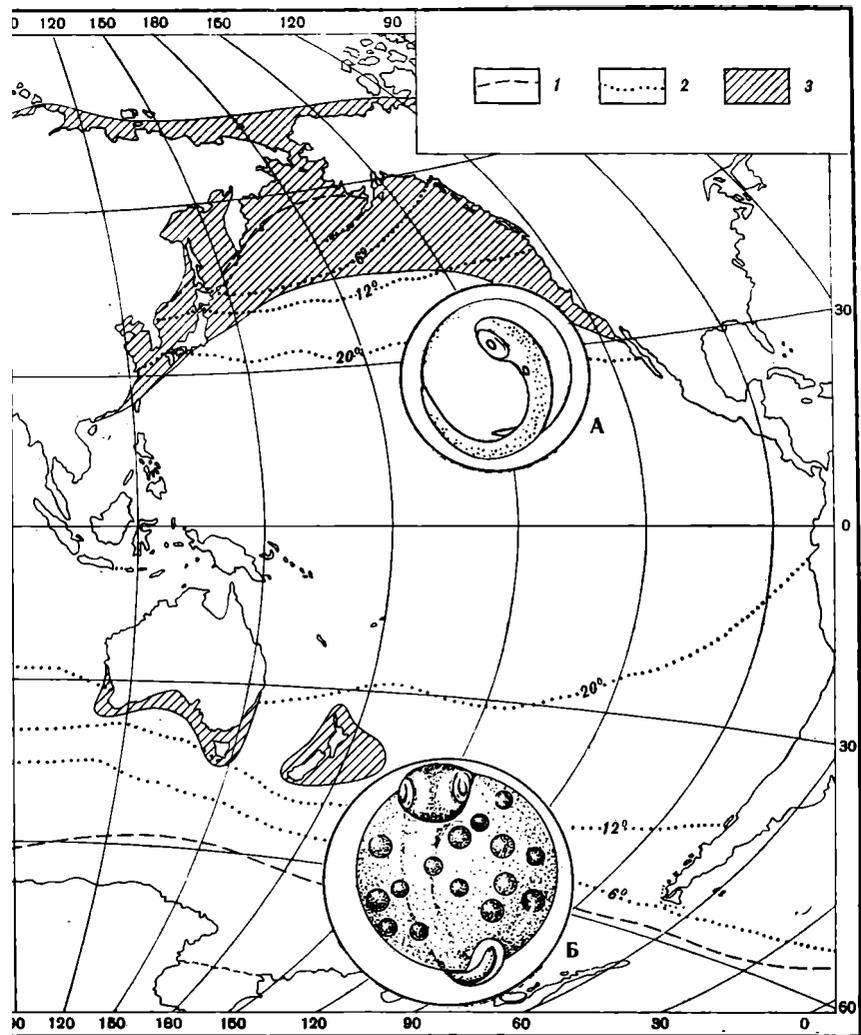
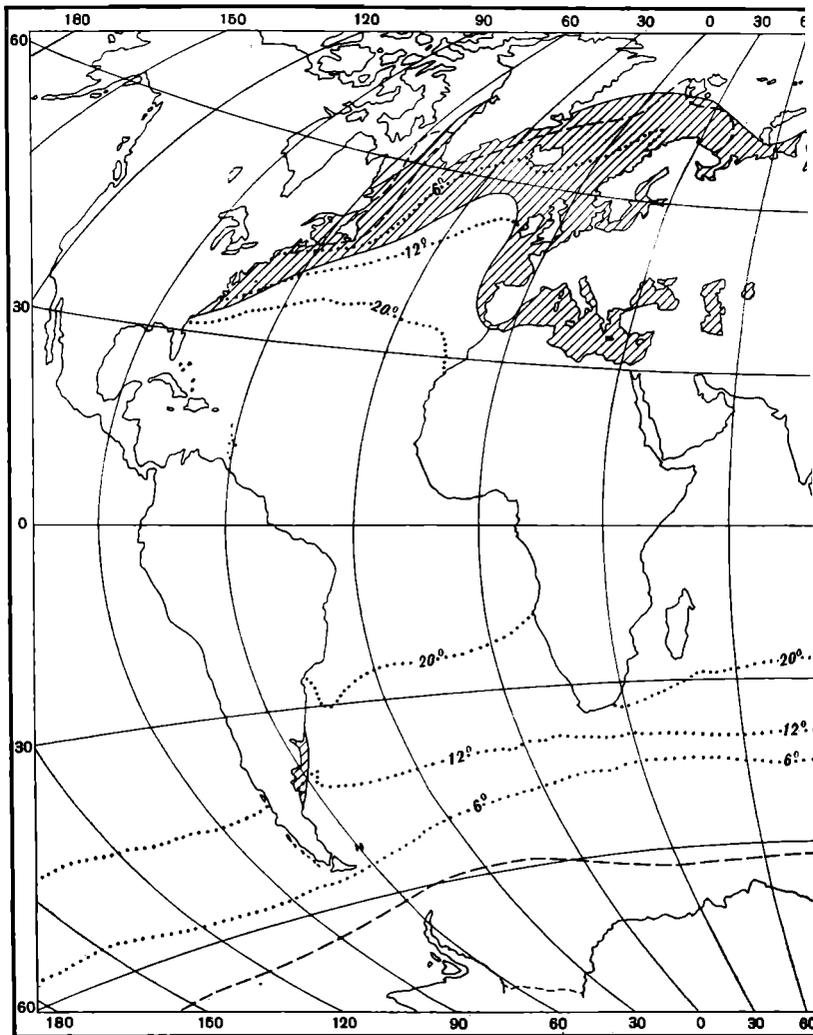


Рис. 4. Ареалы и икринки атлантической и тихоокеанской тресок

А — икринка *Gadus morhua* [Перцева, 1936]; Б — икринка *G. macrocephalus* [Мухачева, Звягина, 1960];

1 — летняя граница льдов; 2 — среднегодовые изотермы приповерхностного слоя моря; 3 — ареалы [Световидов, 1948]



**Рис. 5.** Ареалы и икрятки северных и южных правоголазых камбал  
 А — икринка дальневосточной желтоперой камбалы — *Limanda aspera* (Pleuro  
*Pelotretis flavilatus* (Rhombosoleidae) [Robertson, 1975] и собственным даяням;  
 1 — летняя граница льдов; 2 — среднегодовые изотермы приповерхностного слоя

idae [Перцева-Остроумова, 1961]; Б — икринка новозеландской камбалы-пелотреты  
 1 — летняя граница льдов; 2 — среднегодовые изотермы приповерхностного слоя; 3 — ареалы

слойки между зародышем и оболочкой икринки вполне обоснована. Можно считать, по-видимому, увеличенное перивителлиновое пространство признаком, имеющим специальное адаптивное значение.

К такому толкованию значения большого перивителлинового пространства мы пришли при сравнительном анализе морфологии икринок сельдевых рыб Каспийского моря [Расс, 1939]. Мэрримен [Merriman, 1941] — при изучении икринок *Roccus saxatilis* (Serranidae), Т. А. Перцева [1949] — при изучении икринок маринки (*Schizothorax intermedius*, Cyprinidae).

Адаптивное значение имеет, по-видимому, также пигментация темени и спины, защищающая головной и спинной мозг эмбриона в пелагических икринках от повреждающего облучения солнечным светом. В семействе сельдевых рыб (*Clupeidae*) есть как роды и виды, имеющие пелагические, развивающиеся у поверхности моря «фаопланктонные» икринки (роды *Sardina*, *Sardinella*, *Brevoortia*, *Clupeonella*, *Sprattus*), так и имеющие полупелагическую икру, опускающуюся в спокойной воде на дно, но легко взмываемую течениями (*Alosa*), а также роды, имеющие донные икринки (*Clupea*). У эмбрионов и предличинок из пелагических икринок темя и спина пигментированы; у видов, имеющих полупелагические икринки, пигмент вначале располагается рассеяно по всему телу, группируясь затем в ряды вдоль боков и брюха; у видов, имеющих донные икринки, пигмент с самого начала располагается в ряды вдоль боков и брюха [Расс, 1937]. Подобная же картина наблюдается и в других группах. Так, в семействе смаридовых (*Centranchidae*) у эмбрионов и предличинок имеющих донные икринки видов рода *Spicara*, по-видимому, нет черного пигмента вдоль спины и имеются только единичные меланофоры на голове, а у имеющего пелагические икринки *Centranchus* имеется черный пигмент вдоль спины и на голове [Салехова, 1979]. Темя и спина эмбрионов и предличинок кефалей (*Mugil spp.*), икринки которых держатся непосредственно у поверхностной пленки [Зайцев, 1960], пигментированы особенно интенсивно [Дехник, 1973].

В то же время, наряду с адаптивным к современным условиям развития значением отдельных черт строения икринок, наблюдаются и своеобразные атавистические черты, свидетельствующие о возможности сохранения в эмбриональной фазе развития некоторых элементов филогенеза.

В этом отношении интересно сопоставить характер развития атлантического и тихоокеанского видов трески, а также северных и южных правоглазых камбал. Треска рода *Gadus* представлена близкими видами (принимаемыми некоторыми исследователями в качестве подвидов) в северных водах Атлантического и Тихого океанов [Schultz, Welander, 1935]. Ареалы атлантической (*G. morhua* L.) и тихоокеанской (*G. macrocephalus* Tilesius) тресок разобщены в настоящее время материками Евразии и Северной Америки и водами Северного Ледовитого океана, слишком

холодными для существования трески (рис. 4). Они представляют непреодолимую в настоящее время преграду, разделяющую атлантический и тихоокеанский виды. Треска вселилась в Тихий океан из Атлантического океана, пройдя вдоль северных берегов Америки перед или во время ледникового похолодания [Шмидт, 1936; Световидов, 1948].

Икринки атлантической и тихоокеанской тресок существенно различаются. Икринки атлантической трески пловучие (пелагические), с тонкой бесструктурной оболочкой, с бесцветным оводненным желтком, диаметр икринок 1,11–1,68 (1,89) мм [Перцева, 1936; Расс, 1953; Russell, 1976]. Выметываемые в толще воды, икринки всплывают в приповерхностный слой. Нерест атлантической трески и развитие икринок происходят при температуре от  $(-1)^{\circ}$  до  $10,2(14)^{\circ}$ , преимущественно от 3 до  $9^{\circ}$ , выше и ниже которых наблюдается повышенная смертность икринок. Оптимальная температура для развития икринок атлантической трески  $4-8^{\circ}$  [Расс, 1949; Russell, 1976]. Икринки тихоокеанской трески донные (демерсальные), слабо прилипающие к субстрату. Оболочка икринок толстая, плотная, волнисто-исчерченная, желток плотный компактный. Диаметр икринок  $(0,8)0,95-1,11(1,45)$  мм. Нерест тихоокеанской трески и развитие ее икринок прослежены при температуре воды от  $0,1$  до  $11^{\circ}$ , оптимальная температура  $5,0-7,0^{\circ}$  [Мухачева, Звягина, 1960; Forrester, 1964].

Таким образом, икринки тихоокеанской трески существенно отличаются от икринок атлантической тем, что их строение характерно для донных икринок, и развитие происходит на дне. Такой характер развития является для рыб семейства тресковых (Gadidae) вторичным, поскольку подавляющее большинство, вернее почти все виды этого семейства, имеют пелагическую икру. Демерсальную икру имеют только ледовитоморская и тихоокеанская наваги (*Eleginus navaga* E. *gracilis* (Tilesius)). Икринки наваг имеют плотную матовую или прозрачную оболочку и плотный компактный желток желтого цвета. Диаметр икринок  $(1,38)1,45-2,08$  мм у беломорской наваги,  $0,97-1,6$  мм у дальневосточной. Нерест наваг и развитие их икринок в природе происходит при температуре от  $-1,8$  до  $+2^{\circ}$  [Халдинова, 1936; Богаевский, 1951; Козлов, 1951, 1952; Мухачева, 1957].

Особенности строения икринок тихоокеанской трески весьма схожи с характерными чертами строения икринок наваг, существенно отличая их от пелагических икринок всех других видов тресковых рыб, кроме замещающих наваг в северных американских водах томкод (*Microgadus tomcod* Walbaum). Нерест и развитие томкод, как и у наваг, происходит при низкой температуре, от 0 до  $5^{\circ}$  [Jones et al., 1978].

Характер ареалов, условия обитания, экология нереста и развития, тип строения икринок наваг и томкод характеризуют этих рыб как прибрежные холодноводные преимущественно субарктические и нижнеарктические виды. Наличие сходного типа строения икринок у обитающей в севернобореальных водах тихоокеан-

ской трески может быть понято только как адаптация к развитию в более холодных водах, чем обитаемые ею в настоящее время. Условия нереста и развития атлантической и тихоокеанской тресок весьма сходны (оптимальные температуры 3—9° и 5—7°, при амплитудах 0—10,2° и 0,1—11°), а строение икринок тихоокеанской трески изменено относительно строения икринок исходной формы. Адаптация к развитию в холодных субарктическо-арктических водах не соответствует условиям существования и нереста в современном ареале тихоокеанской трески, и может рассматриваться, как атавизм, не препятствующий в то же время существованию этого вида.

Разобщенные непреодолимым для них в настоящее время барьером холодных арктических вод Северного Ледовитого океана близкие атлантический и тихоокеанский виды амфибореального умереннохолодноводного рода *Gadus* имеют в своих ареалах по обе стороны барьера довольно сходные условия развития, хотя тихоокеанский вид занял современный ареал, пройдя через воды Северного Ледовитого океана. Изменение икринок тихоокеанского вида в сторону адаптации к условиям развития в холодных водах Арктики свидетельствует, по-видимому, о наличии в свое время подобной необходимости в филогенезе, отражая имевший некогда место этап истории формирования этого вида.

Расселение тресковых рыб из северных вод Атлантического океана через Северный Ледовитый океан в северную часть Тихого океана, отраженное в особенностях их географического распространения и экологии, обусловило необходимость адаптаций расселявшихся форм к условиям Полярного бассейна [Берг, 1918; Зенкевич, 1933].

Большой интерес представляют соотношения таксонов правоглазых камбал северного и южного полушарий, приписываемых Норманом [Norman, 1934] в качестве подсемейств одного семейства *Pleuronectidae*. Три подсемейства из пяти, различаемых Норманом в этом семействе: *Poecilopsettinæ*, *Paralichthodinae* и *Samarinae*, распространены в тропических и субтропических морях. Развитие их не изучено. Два подсемейства, *Pleuronectinae* и *Rhombosoleinae*, распространены в умеренно-холодных и холодных морях. Эмбриональное развитие этих групп существенно различается, что в свое время не могло быть учтено Норманом. Обративший внимание на их значительные различия Шабано [Chabanaud, 1949] считает их достаточным основанием для обособления этих групп как особых семейств — *Pleuronectidae* и *Rhombosoleidae*.

Семейство *Pleuronectidae* — северные камбалы, распространенное в бореальных и нижеарктических морях севернее параллели 30° с.ш. (рис. 5), содержит 27 родов с 60 видами. Икрилки *Pleuronectidae*, как правило, не содержат жировой капли в желтке, что отмечается и в качестве характерного признака этого таксона [Норман, 1934; Расс, 1936]. Такое строение икринок вообще характерно для рыб холодных и умереннохолодных вод [Расс, 1977]. Только у нескольких видов одного—двух родов

(*Pleuronichthys*, *Hypsopsetta*), занимающих южный край ареала семейства в водах Калифорнии и Японии, обнаружено наличие жировой капли [Orton, Limbaugh, 1953; Takita, Fujita, 1964].

Семейство *Rhombosoleidae*, южные камбалы или ромбосолеевые, распространяемое в умереннохолодных полярных водах южного полушария, от 30 до 45° ю.ш., содержит 8 родов с 18 видами. Икринки южных камбал содержат, как правило, от 2—4 до 26—28 жировых капель в желтке [Anderton, 1907; Thomson, Anderton, 1921; Robertson, 1975]. Такой тип строения икринок характерен для обитающих в тропических и субтропических водах солеевых и языковых камбал (*Soleidae*, *Cynoglossidae*), а также для многих обитающих в тропических морях родов и видов разных семейств (*Clupeidae*, *Engraulidae*, *Scombridae*) и несвойствен, как правило, таксонам, обитающим в умереннохолодных и холодных водах [Расс, 1977]. Пелагические икринки большинства видов костистых рыб в теплых морях содержат в желтке одну жировую каплю, формирующуюся передко в процессе созревания икринок из рассеянных многих мелких жировых капель, сливающихся в одну к моменту вымета икринок, или, у некоторых видов, после вымета и оплодотворения икринок, на начальных стадиях эмбриогенеза. Наличие необычного для обитающих за пределами области тропических вод таксонов типа строения икринок у ромбосолеевых камбал представляет, по-видимому, сохранение в онтогенезе признака обитавших в тропических водах предковых форм, своего рода атавизм, свидетельствующий об этапе истории формирования этой группы рыб.

Все изложенное приводит к заключению о возможности наличия в эмбриогенезе рыб как адаптаций к современным условиям среды, в которой происходит развитие, так и атавизмов, отражающих адаптации к минувшим условиям, не имеющим адаптивного значения в современных ареалах в настоящее время, но и не препятствующим существованию сохраняющих их таксонов.

У близких таксономически форм, каковы подвиды и виды проходных сельдей рода *Alosa*, адаптации к различиям условий среды, выражающиеся в различиях величины перивителлинового пространства, относительно невелики. У прошедшего через холодные воды в процессе формирования тихоокеанского вида трески, *Gadus macrocephalus*, отличия строения икринок от сохраняемого у близкой исходной формы, атлантической трески, *Gadus morhua*, типа строения икринок значительно больше, отражая адаптацию к более существенному отличию среды в истории становления вида. У икринок семейства ромбосолеевых камбал *Rhombosoleidae* отличия от развивающихся в сходных условиях икринок северных камбал, *Pleuronectidae*, также весьма существенны, атавистически сохраняя характер строения икринок предковых форм, обитавших в тропических водах (или прошедших через теплые воды). В этих случаях довольно отчетливо просматривается отражение филогенеза в онтогенезе.

- Берг Л. С.* О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов.— Изв. Росс. Акад. наук. 1918, с. 1835—1842.
- Богачевский В. Т.* О нересте дальневосточной наваги.— Изв. Тихоок. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. (ТИНРО), 1951, т. 34, с. 260—261.
- Водяницкий В. К.* Познанию фауны озера Абрау.— Работы Новорос. биол. ст., 1930, вып. 4, с. 131—162.
- Деллик Т. В.* Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наукова думка, 1973. 236 с.
- Зайцев Ю. П.* Особенности размножения кефалей (*Mugilidae*) Черного моря.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 10, с. 1538—1543.
- Зенкевич Л. А.* Некоторые моменты зоогеографии Северного Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом.— Зоол. журн., 1933, т. 12, вып. 4, с. 17—34.
- Казанова И. П., Халидинова Н. А.* Места и условия нереста каспийских сельдей в дельте Волги (по распределению их икры и личинок).— Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. (ВНИРО), 1940, т. 14, с. 77—108.
- Козлов Б. М.* Наблюдения над развитием икры наваги.— Изв. ТИНРО, 1951, т. 34, с. 261—262.
- Козлов Б. М.* Наблюдения над развитием икры и личинок наваги в лабораторных условиях.— Изв. ТИНРО, 1952, т. 37, с. 255.
- Макеева А. П., Соин С. Г.* Значение верхнего и среднего Амура в воспроизводстве промысловых пелагофильных рыб (по материалам изучения ската икры).— Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 4, с. 688—697.
- Мухачева В. А.* Материалы по развитию дальневосточной наваги (*Eleginus gracilis Tilesius*).— Труды ин-та океанол., 1957, т. 20, с. 356—370.
- Мухачева В. А., Звягина О. А.* Развитие тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus Tilesius*.— Труды ин-та океанол. АН СССР, 1960, т. 31, с. 145—165.
- Перцева Т. А.* Определитель пелагических икринок рыб Баренцева моря. М.: Пищепромиздат, 1936. 36 с.
- Перцева Т. А.* Нерест каспийских сельдей в Северном Каспии по распределению их икринок и личинок. Часть I. Каспийский пузапок [*Caspialosa caspia* (Fischw.)].— Труды ВНИРО, 1940, т. 14, с. 109—148.
- Перцева Т. А.* Размножение и развитие обыкновенной маринки в бассейне р. Мургаб.— Труды Таджикск. фил. АН СССР, 1949, т. 19, с. 73—92.
- Перцева-Остроумова Т. А.* Систематика икринок и предличинок сельдевых северной части Каспийского моря.— Труды ВНИРО, 1951, т. 18, с. 33—64.
- Перцева-Остроумова Т. А.* Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 486 с.
- Перцева-Остроумова Т. А.* Места и условия нереста сельдей рода *Alosa* в Северном Каспии в 1934—1937 гг.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1963а, т. 12, с. 28—48.
- Перцева-Остроумова Т. А.* Некоторые новые данные о распределении икринок камбал в водах Приморья.— Там же, 1963б, т. 12, с. 13—27.
- Расс Т. С.* О типах строения икринок и их значения для классификации рыб.— Докл. АН СССР, 1936, т. II (XI), № 7 (93), с. 299—302.
- Расс Т. С.* Пигментация эмбрионов и личинок сельдевых (сем. Clupeidae) как приспособление к пелагическому образу жизни.— Бюл. Моск. общ. исп. природы, отд. биол., 1937, т. 46, вып. 3, с. 155—164.
- Расс Т. С.* Размножение и развитие рыб в Северном Каспии.— Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 3, с. 469.
- Расс Т. С.* Материалы о размножении трески *Gadus morhua morhua* L. и о распределении ее икринок, личинок и мальков в Баренцовом море.— Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. (ВНИРО), 1949, т. 17, с. 67—156.
- Расс Т. С.* Значение строения икринок и личинок для систематики рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 183—198.

- Расс Т. С.* Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах.— Труды Ин-та океанол., 1977, т. 109, с. 7—41.
- Расс Т. С., Халдинова Н. А.* Икришки и мальки рыб, собранные в Каспийском море в октябре 1932 г.— Сб., посв. научн. деят. Н. М. Книповича (1885—1939). М.: Пищепромиздат, 1939, с. 300—315.
- Салехова Л. П.* Смаридовые рыбы морей Средиземноморского бассейна. Киев: Наукова думка, 1979. 170 с.
- Светогридов А. Н.* Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы, т. 9, вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 222 с., 72 табл.
- Смирнов А. И.* Материалы по развитию аухи *Siniperca chuatsi* (Basilewsky).— Изв. ТИНРО, 1947, т. 25, с. 220—226.
- Соин С. Г.* Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 1968. 90 с.
- Сомова С. Г.* Развитие сельди-черпоспинки *Caspialosa kessleri* Gr.— Труды ВНИРО, 1946, т. 14, с. 149—170.
- Халдинова Н. А.* Материалы по размножению и развитию беломорской наваги [*Eleginus navaga* (Pallas)].— Зоол. журн., 1936, т. 15, вып. 2, с. 321—339.
- Шмидт П. Ю.* Миграции рыб. М.: Биомедгиз, 1936. 326 с.
- Anderton T.* Observations on New Zealand fishes... made at the Portobello marine fish — hatchery.— Trans. Proc. New Zeal. Inst., 1906, v. 39 (1907).
- Chabanaud P.* Notules ichthyologiques (suite). L'oeuf de Rhombosoleidae.— Bull. Mus. Nat. d'Hist. nat., 1949, 2 s., t. XXI, p. 673—675.
- Forrester C. R.* Laboratory observations on embryoal development and larvae of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus* Tilesius).— Journ. Fish. Res. Bd. Canada, 1964, v. 21, N 1, p. 9—16.
- Jones P. W., Martin F. D., Hardy J. D.* et al. Development of fishes of the Mid-Atlantic Bight, v. I—VI. USA, 1978.
- Mansueti R.* Eggs, Larvae and Young of the Striped Bass, *Roccus saxatilis*.— Contribution Maryland Dept Research a. Education, 1958, N 112, p. 1—35.
- Mansueti A. J., Hardy, Jr. J. D.* Development of fishes of the Chesapeake Bay Region. An Atlas of Egg, Larval and Juvenile stages, Pt 1. Natural resources Institute Univ. Maryland, 1967. 202 с.
- Merriman D.* Studies on the Striped Bass (*Roccus saxatilis*) of the Atlantic coast.— Fish. Bull. U. S. Fish and Wildlife Service, 1941, v. 50, p. 1—77.
- Mito S.* Pelagic fish eggs from Japanese waters, I. Sci. Bull. Fac. Agricult. Kyushu Univ., 1961, v. 18, N 3, p. 285—340.
- Mito S.* Pelagic fish eggs from Japanese Waters. III. Percina.— Japan. Journ. Ichthyol., 1963, v. XI, N 1—2, p. 39—64.
- Norman J. R.* A systematic monograph of the Flat — fishes (Heterosomata), v. 1. Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1934. 460 p.
- Orton G. L., Limbaugh C.* Occurrence of an oil — globule in eggs of Pleuronectid Flatfishes.— Copeia, 1953, N 2, p. 114—115.
- Robertson D. A.* A key to the planctonic eggs of some New Zealand marine teleosts.— Fish. Res. Div. Occas. Publ., 1975, N 9, p. 1—35.
- Rollefsen G.* The susceptibility of cod eggs to external influences.— J. Cons. Perm. int. Expl. Mer., 1932, v. 7, p. 367—373.
- Russell F. S.* The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Academic Press, 1976. 524 p.
- Schultz L. P., Welander A. D.* A review of the Cods of the Northeastern Pacific with comparative notes on related species.— Copeia, 1935, N 3, p. 127—139.
- Takita T., Fujita S.* Egg development and prolarval stages of the Turbot *Pleuro-nichthys cornutus* (Temminck et Schlegel).— Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1964, v. 30, p. 613—618.
- Thomson G. M., Anderton T.* History of the Portobello marine fish — hatchery and biological station.— N.-Z. Board. Sci. and Art Bull., 1921, N 2, p. 1—130.

# СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И ЕЕ ЗАДАЧИ . . . . . В. Е. Соколов, Воробьева Э. И.	4
МОРФОЛОГИЯ, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНЕТИКА . . . . . Татарипов Л. П.	20
ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ Паавер К. Л.	32
К ПОИСКУ НОВЫХ ТЕОРИЙ В МОРФОЛОГИИ Куприянов В. В.	40
ПРОБЛЕМА ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ВИДОВ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ . . . . . Свешников В. А.	50
ПРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД И ЕГО РОЛЬ В ПОСТРОЕНИИ «БОЛЬШОЙ СИСТЕМЫ» ЖИВОТНОГО ЦАРСТВА . . . . . Беклемпшев К. В.	58
СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ГИСТОЛОГИИ Студитский А. Н.	66
РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ ПАРАЛЛЕЛИЗМА НА ПРИМЕРЕ РАБОТ КАФЕДРЫ ЦИТОЛОГИИ И ГИСТОЛОГИИ ЛГУ . . . . . Заварзин А. А.	75
ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ — ПУТИ РАЗВИТИЯ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ . . . . . Яблоков А. В.	90
ФОРМА, ФУНКЦИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ОРГАНОВ И СТРУКТУР. К МЕТОДОЛОГИИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА . . . . . Иордаванский Н. Н.	112
НЕКОТОРЫЕ ПУТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА В МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЛОГЕНЕТИКЕ . . . . . Дзержинский Ф. Я.	121
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕ- НИЯ НА ПРИМЕРЕ МАШУЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ НАСЕКОМОГО Бочарова-Месснер О. М.	128

СООТНОШЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ С ЭВОЛЮЦИОННОЙ НЕЙРОЛОГИЕЙ Маштейфель Ю. Б.	139
ЭВОЛЮЦИЯ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА ПОЗВОНОЧНЫХ . . . . . Карамян А. И.	147
О МЕХАНИЗМАХ МОРФОГЕНЕЗОВ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ Мяничев Ю. С.	163
О НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТАХ ЭМБРИОЛОГИИ РЫБ . . . . . Расс Т. С.	172

УДК 591.4

**Эволюционная морфология и ее задачи.** Соколов В. Е., Воробьева Э. И.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Обосновывается необходимость широкого понимания эволюционной морфологии на современном этапе как синтетической науки, объединяющей филогенетическое, экологическое, функциональное, описательное направления, развивающиеся по пути всестороннего изучения структурных состояний и преобразований организмов в процессе эволюции. Стержневой признается проблема целостности организма в индивидуальном и историческом развитии.

Библиогр. 8 назв.

УДК 576.12

**Морфология, палеонтология и филогенетика.** Татаринов Л. П.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Морфология имеет ведущее значение при филогенетических исследованиях эвкариот. Филогенетику, исследующему современные организмы, приходится восстанавливать ход эволюционного процесса по его конечным стадиям. Даже прерывистый ряд ископаемых форм, близких, но не идентичный генетическому, позволяет определить последовательность формирования новых признаков в филогенезе группы, выявить действительное распространение параллелизмов, крайне затрудняющих установления родственных связей на рецентном материале.

Библиогр. 37 назв.

УДК 576.2:576.75

**Проблемы развития теоретической морфологии.** Паавер К. Л.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Формирование теоретической морфологии содействует дальнейшей интеграции различных направлений изучения строения организмов и целостному познанию морфологических закономерностей эволюции с учетом различных уровней биологической организации.

Библиогр. 17 назв.

УДК 611.018.013:001.8

**К поиску новых теорий в морфологии.** Куприянов В. В.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Обосновывается необходимость плодотворной координации морфологических исследований Академии наук СССР и Академии медицинских наук СССР. Сосредоточение усилий на главных направлениях биологической науки и глубокая философская интерпретация результатов современных исследований в морфологии — вот основные условия и предпосылки дальнейших успехов теоретической морфологии.

Библиогр. 20 назв.

УДК 591.5

**Проблема жизненных циклов видов в экологической морфологии.** Свешников В. А.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Проведен анализ структуры жизненных циклов видов по составу оптогенезов, составу жизненных форм и морфогенетическим признакам.

Библиогр. 24 назв.

**Проморфологический метод и его роль в построении «Большой Системы» животного царства.** Беклемишев К. В.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Проморфологический метод основан на определении геометрического плана строения животных; речь идет об установлении их осей и плоскостей симметрии. В настоящее время актуальным вопросом является проблема критериев главной оси тела и установления ее полюсов. При построении системы животного царства чрезвычайно важно понятие примитивности.

Если строить ряды форм без учета проморфологических признаков и примитивности нельзя различить между собой отдельные ветви филогенетического древа. Форма древа получается упрощенной и не отражает природных соотношений.

Ил. 1. Библиогр. 19 назв.

**Современные задачи эволюционной гистологии.** Студитский А. Н.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Недостаточность классических схем и представлений эволюционной гистологии А. А. Заварзина, Н. Г. Хлопина и А. В. Румянцева предполагает разработку новых проблем в этой сфере исследований в связи с теорией вторичного (функционального, регенерационного, трансплантационного и т. д.) развития органов. Эволюционная классификация различает ткани по способу их участия в строительстве органов и по способу проявления морфогенетической (строительной) активности в результате тканевых морфогенетических взаимодействий. Обосновывается вывод о связи эволюционной гистологии с задачами управления развитием животных организмов в интересах производственной практики.

Библиогр. 17 назв.

**Развитие теории параллелизма на примере работ кафедры цитологии и гистологии ЛГУ.** Заварзин А. А.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Дан обзор результатов работ кафедры по сравнительно-гистологическому изучению кишечных эпителиев у разных групп беспозвоночных и низших позвоночных животных (амфибии, рыбы, оболочники, полихеты, приапиды, моллюски, брахиоподы и ракообразные), а также аналогичных исследований по свободным элементам крови и гемолимфы у амфибий, оболочников и ракообразных. Материал обсуждается с позиций современной трактовки теории параллелизма акад. А. А. Заварзина.

Ил. 6. Библиогр. 27 назв.

**Популяционная морфология — пути развития и очередные задачи.** Яблоков А. В.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Выясняются взаимоотношения популяционной морфологии и ее роль в системе наук, связанных с изучением популяций. Актуальна проблема разработки теории признака, выяснение взаимоотношения качественной и количественной изменчивости, проблема асимметрии фенотипа как популяционного и феногенетического признаков, связь гена и признака.

Ил. 8. Библиогр. 46 назв.

**Форма, функция и биологическая роль органов и структур.** К методологии морфофункционального анализа. Иорданский Н. Н.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Необходимо дифференцировать понятия функции и биологической (адаптивной) роли органов и структур. Обсуждаются механизмы эволюционных изменений структуры, функции и биологической роли органов. В эволюции преобразования структур и их функций могут происходить лишь совместно и одновременно. Соотношения адаптивной роли органа и его структурно-функциональных компонентов сложны и неоднозначны в силу отсутствия жестких связей между структурно-функциональными компонентами разных уровней организации.

Ил. 2. Библиогр. 29 назв.

УДК 591.4:576.12

**Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике.** Дзержинский Ф. Я.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Функциональные свойства конструкции, которые объективно обусловлены формой и могут быть предсказаны на основе ее изучения, помогают представить филогенез в виде процесса адаптации.  
Ил. 4. Библиогр. 2 назв.

УДК 591.471.274

**Морфологическая модель системы жизнеобеспечения на примере машущей поверхности насекомого.** Бочарова-Месснер О. М.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Предложено понятие «морфологическая модель», в котором языком морфологии должны быть даны ведущие характеристики, необходимые для обеспечения нормального функционирования живой системы.  
Илл. 8. Библ. 14 назв.

УДК 591.181:591.48

**Соотношение функциональной морфологии нервной системы позвоночных с эволюционной нейрологией.** Мантейфель Ю. Б.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Рассмотрены ограничения функциональной интерпретации результатов нейроморфологических исследований, имеющих эволюционную и экологическую направленность. Подчеркнуто значение комплексных (междисциплинарных) исследований, особенно нейроэволюционных.  
Библиогр. 26 назв.

УДК 612.82

**Эволюция интегративной деятельности мозга позвоночных.** Карамян А. И.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Результаты экспериментальных исследований источников по формированию этих основных формаций коры в эволюционном ряду позвоночных.  
Ил. 7. Библиогр. 30 назв.

УДК 591.3:592

**О механизмах морфогенезов низших беспозвоночных.** Мянничев Ю. С.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

Проанализированы некоторые особенности дробления, гастрюляции низших многоклеточных животных, показана роль деструктивных изменений в ходе морфогенезов, отмечены принципиальные различия в процессах формирования зародышевых листов у радиальных и билатеральных животных.  
Библиогр. 29 назв.

УДК 597.591.9

**О некоторых эколого-морфологических аспектах эмбриологии рыб.** Расс Т. С.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982.

В икринах прослеживаются адаптации к современным или прошлым условиям среды. У икринок многих видов, развивающихся на быстром течении в реках или в открытом море, увеличено перивителлиновое пространство, амортизирующее вредное встряхивание. В строении икринок борéalной тихоокеанской трески рекапитулирована адаптация предковой формы к условиям субарктических вод, а у нотальных ромбосолевых камбал рекапитулирована адаптация форм к развитию в тропических водах.  
Ил. 2. Библиогр. 50 назв.

## **ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ**

Утверждено к печати  
Институтом эволюционной морфологии  
и экологии животных им. А. Н. Северцова  
Академии наук СССР

Редактор издательства **Т. Н. Маркова**  
Художник **В. С. Егорова**  
Художественный редактор **Н. Н. Власик**  
Технический редактор **И. Н. Жмуркина**  
Корректоры **Г. Н. Джигоева, Т. Д. Хорькова**

**ИБ № 24375**

Сдано в набор 05.03.82.  
Подписано к печати 24.06.82.  
Т-04367. Формат 60×90<sup>1/16</sup>.  
Бумага книжно-журнальная  
Гарнитура обыкновенная  
Печать высокая  
Усл. печ. л. 12. Усл. кр.-отт 12,13  
Уч.-изд. л. 14  
Тираж 1350 экз. Тип. зак. 1507  
Цена 2 р. 10 к.

Издательство «Наука»  
117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90  
2-я типография издательства «Наука»  
121099, Москва Г-99, Шубинский пер., 10