

В.И. СТРЕЛКОВСКИЙ

ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЯ
ФОРМЫ И ФУНКЦИИ В
ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

„МЕЦНИЕРЕБА“
1978

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია
АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი
ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ



1973

მ. სტრეღოვსკი

ფორმისა და ფუნქციის
ურთიერთკავშირის პრობლემა
ცხოველთა ევოლუციაში

გამომცემლობა „მცენიერება“
თბილისი
1973

57.56

В. И. СТРЕЛКОВСКИЙ

ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЯ
ФОРМЫ И ФУНКЦИИ В
ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

898

«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1973



В книге дается критический анализ истории и современного состояния проблемы. Раскрывается содержание понятий «форма» и «функция». Опираясь на анализ по истории развития некоторых органов и структур животных, автор выдвигает и обосновывает положение о двойственной природе функций, как основе филогенетических изменений органов. Положение о двойственности функции представляет собой закономерность, которая позволяет раскрывать механизмы переходов органов от одного качественного состояния к другому, преобразование их строения. Это обстоятельство позволяет также по-новому подойти к объяснению некоторых сторон эволюционного процесса, таких, например, как направленность филогенетического развития, возникновение новых свойств, функций и признаков, скачкообразного характера переходов от одного состояния к другому, причин длительного сохранения рудиментарных органов и явлений рекапитуляции признаков предков в онтогенезе потомков и др.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема соотношения формы и функции занимает особое место в ряду других проблем, связанных с изучением общих морфологических закономерностей эволюции. Это ее значение состоит в том, что морфофункциональные изменения, которые она исследует, являются той первичной основой, из которой вырастают и на которую опираются многие другие проблемы эволюции. В самом деле, если взять такие проблемы, как, например, прогрессивное и регрессивное развитие органического мира, адаптация и экогенетическая экспансия новых условий существования, скачкообразный или постепенный характер развития, закономерности коррелятивных зависимостей морфологических структур, соотношение между онтогенезом и филогенезом с явлениями рекапитуляции, специализация органов и их систем и т. д., все эти проблемы, решая свои специальные задачи, так или иначе базируются на тех первоначальных изменениях, которые возникают в результате взаимодействия между формой и функцией. Процессы, совершающиеся в живом организме, начиная с обмена веществ и кончая внешним поведением, словом, вся физиологическая деятельность, являются выражением морфофункциональных зависимостей и изменения этих зависимостей во времени, определяют все особенности эволюционных свершений, создают для последних материальную почву.

Казалось бы, столь важная роль взаимообусловленности между формой и функцией должна была вызвать усиленный интерес и энергичную разработку исследователями данной проблемы. Но несмотря на то, что ею начали заниматься еще в античное время, она разрабатывалась довольно вяло.

Палеонтология после Дарвина внесла значительный вклад в эволюционную теорию. Имея дело с изменениями организмов на протяжении геологического времени эта наука привела неоспоримые доказательства в пользу реальности

эволюции, раскрыла общую картину эволюционного процесса и его направленный характер, восстановила филогенетические линии развития многих групп животных. Однако вклад палеонтологии в разработку проблемы соотношения формы и функции, за исключением классических работ В. О. Ковалевского и немногих его последователей, был сравнительно невелик. Возможно это можно объяснить отчасти тем, что палеонтологи по характеру своего материала имели дело только с формой, а функция по существу оставалась вне их непосредственного наблюдения или, в лучшем случае, только имела в виду. Филогенетические разрывы во времени и пространстве, обусловленные неполнотой геологической летописи, создавали ложное впечатление о внезапности появления новых таксонов, а также о катастрофическом вымирании видов и даже целых крупных групп животных. На этой почве созрел целый ряд финалистических, телеологических и других идеалистических концепций и псевдозаконов, с помощью которых некоторые палеонтологи пытались объяснить механизмы эволюции. Но вместо того, чтобы искать решение вопроса о соотношении формы и функции опираясь на природу самой функции и ее непосредственную связь с формой в процессе их исторического движения, многие палеонтологи, наоборот, искали это решение, исходя из указанных ошибочных концепций или обращались к принципам, выработанным сравнительной морфологией. Все сказанное свидетельствует о том, что палеонтология не внесла чего-либо существенно нового в разработку разбираемой проблемы, хотя для этого у нее, как науки исторической, были все возможности и достаточный материал.

В противоположность палеонтологии, сравнительная морфология в разработке морфологических закономерностей эволюции после Дарвина достигла заметных успехов. Много сделано этой наукой и в изучении проблемы соотношения между формой и функцией, что выразилось в установлении принципов смены функций и преобразования органов в филогенезе и онтогенезе. Достижения теоретической морфологии в нашей стране связаны с именем выдающегося морфолога-дарвиниста А. Н. Северцова, внесшего в эту науку много новых и ценных идей, которые оказали большое влияние на развитие филогенетического направления в ряде смежных биологических наук как у нас, так и за рубежом. Ему же принадлежит и подробная разработка принципов или типов филогенетических изменений органов и функций. Однако после

Северцова развитие общетеоретической мысли заметно ослабело. Правда, исследования в этом направлении не прекращались, появились, например, обобщающие работы И. И. Шмальгаузена, но в целом сравнительная морфология сузила прежде широкий фронт исследований и ограничивалась узким кругом частных вопросов, не выходящих за пределы тех понятий, которые были установлены А. Н. Северцовым. Сказанное в полной мере относится и к проблеме соотношения формы и функции. Ослабление темпов теоретических изысканий и отсутствие сколько нибудь заметного продвижения в этой области, породило довольно странные суждения о том, что теоретическая морфология, якобы, полностью исчерпала свои возможности, что все то, что она должна была сделать в смысле раскрытия новых закономерностей, она уже сделала. Отныне роль этой науки, как говорят, должна свестись только к тому, чтобы вскрытыми ею закономерностями обслуживать систематику и экологию, а задачу изучения процессов эволюции и ее движущих сил уступить другим наукам, располагающим точными методами каузального исследования. С подобными суждениями, разумеется, никак согласиться нельзя. Наблюдаемая заминка в продвижении к новым обобщениям заключается вовсе не в том, что морфология уже полностью исчерпала свои возможности, а в том, что возникшие перед ней новые задачи настолько усложнились, что решать их старыми классическими методами оказалось затруднительным и тут, очевидно, требуется новый методологический подход.

Что же касается физиологии и ее участия в разработке интересующей нас проблемы, то тут ее вклад еще менее значителен. Физиология вообще очень поздно приобщилась к эволюционной концепции, а к изучению эволюции функций приступила совсем недавно. При этом, из опасения впасть в голый морфологизм, эта наука старалась уклониться от того, чтобы изменения функций в филогенезе и онтогенезе увязывать с изменением формы. Мало того, по мере углубления в изучение эволюции функций выяснилось, что то понимание функции, которое сложилось в классической физиологии, оказалось недостаточным при решении вопросов, связанных с механизмом онтогенетических и филогенетических преобразований организмов. Можно поэтому сказать, что физиология только нащупывает пути, которые позволили бы ей вплотную подойти к выяснению закономерных отношений между функцией и формой.

Таким образом, все три старейшие биологические науки—палеонтология, сравнительная морфология и физиология, обнаруживают заметное отставание в разработке проблемы соотношения формы и функции. То, чего они достигли в этом отношении еще три-четыре десятка лет тому назад, по существу не получило дальнейшего развития. Причина этого кроется по-видимому в том, что не найден ответ на коренной вопрос об источниках и природе эволюционных изменений, о том, что определяет само появление таких изменений, форма или функция. Давнишний спор по этому вопросу, возникший еще в доэволюционное время, не получил положительного разрешения и поныне. Одни доказывают, что функция изменяется первой, и этим определяет изменение формы. Другие, наоборот, утверждают, что примат принадлежит форме, изменение которой вызывает изменение функций. Существует и третья точка зрения, согласно которой изменение формы и функции происходит одновременно.

Подобная неопределенность в толковании источников первичных эволюционных изменений породила сомнение в возможности решения указанными науками данного вопроса и это обстоятельство привело к тому, что вся проблема формы и функции, как впрочем и некоторые другие проблемы, очутилась на заднем плане. Центр тяжести переместился в область наук, изучающих структуры на субклеточном и молекулярном уровнях. Последнее обстоятельство объясняется тем, что современная генетика и молекулярная биология, в союзе с химией, физикой и математикой, достигли поразительных результатов в изучении субклеточных и молекулярных структур, поставив биологическую науку перед необходимостью серьезного пересмотра многих важнейших своих проблем. Открытия, приведшие к установлению и расшифровке наследственного кода и выяснению механизма синтеза белков, коренным образом революционизировали эти науки и заставили по иному смотреть на природу и происхождение элементарных эволюционных изменений. Однако, быстрый прогресс упомянутых наук в первое время обладал той особенностью, что почти все внимание исследователей было сосредоточено на дискретности молекулярных элементов, на выяснении их структуры. Следовательно, имелась в виду преимущественно форма этих последних, а их функция мало обращала на себя внимание. И только позднее, когда вплотную встал вопрос о механизме передачи генетической информации, о взаимодействии нуклеотидов внутри ДНК и других процессах, протекающих как внутри ядра, так и вне его, толь-

ко после этого начали уделять внимание функциональному моменту. Некоторые генетики начали даже высказываться в том духе, что сам по себе ген является скорее функциональным, чем морфологическим понятием.

Функциональный подход при исследовании субклеточных структур представляется нам чрезвычайно важным потому, что устраняет отрыв функции от формы, представление о котором долгое время владело умами генетиков. Благодаря такому подходу, механизм возникновения наследственных изменений приобретает динамический характер, а сама функция становится действенным фактором эволюционного процесса. Все это показывает, что между морфологическими науками с одной стороны и молекулярной биологией — с другой, началось сближение точек зрения. Можно также наблюдать и тот отрадный факт, что обобщения, к которым постепенно приходит молекулярная биология, часто совпадают с теми, к которым в свое время пришла морфология. Это и понятно, так как многие основные закономерности, управляющие развитием организмов, по-видимому, оказываются общими для всех структурных уровней.

Все сказанное выше убеждает нас в том, что проблема формы и функции вполне заслуживает того, чтобы ее разработке было оказано гораздо большее внимание чем то, которое до сих пор ей уделялось. Этого внимания она заслуживает хотя бы потому, что по своему содержанию она, несомненно, является проблемой общебиологической, а ее важное значение состоит в том, что она исследует самые истоки эволюционных изменений.

Затруднение, перед которым очутилась проблема формы и функции имеет, конечно, свои причины. Мы попытались здесь показать, что основной причиной, мешающей дальнейшему продвижению в этом отношении, являются существующие представления о природе и содержании понятия «функция». Именно, одни авторы под функцией понимают внутреннюю деятельность, или просто жизнедеятельность клеток, тканей, органов, в то время как другие, трактуют ее с чисто биологической, приспособительной точки зрения, нередко сводя эту деятельность к простому упражнению или даже тренировке органов. Мы нашли, что оба понятия не отражают действительной природы функции и в этом отношении пришли к другому выводу, который и попытались обосновать в настоящей работе. Не предвосхищая полученного вывода, здесь мы только отметим, что принятое нами понимание функции не

только дает рациональное обоснование ее взаимосвязи с формой, но раскрывает и механизм морфофункциональных преобразований органов в филогенезе и на этой основе позволяет объяснить и некоторые другие явления эволюции.

УЧЕНИЕ ДАРВИНА О «СПОСОБАХ ПЕРЕХОДОВ»

Ч. Дарвин был первым натуралистом, подробно разработавшим вопрос о способах переходов от одного строения органов к другому под влиянием изменившихся функций. Попытаемся разобраться в том, как освещал проблему взаимосвязи формы и функции этот гениальный ученый.

Как известно, главное, что характеризует эволюционную теорию Дарвина — это естественный отбор, которому Дарвин придал значение важнейшего фактора, одной из основных движущих сил эволюционного процесса. В связи с этим попробуем выяснить, как концепция отбора отразилась на трактовке Дарвином проблемы формы и функции.

Действенность естественного отбора зависит, по Дарвину, от полезности изменений, приобретаемых организмом. Смысл этой полезности состоит в том, что благодаря ей обеспечивается преимущество в борьбе за существование с другими организмами. «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных, — писал Дарвин, — я назвал Естественным отбором, или Переживанием наиболее приспособленных. Действие естественного отбора не распространяется на изменения бесполезные и безвредные...» (Происхождение видов, 1939, т. 3, стр. 328). «Хотя естественный отбор, — продолжает Дарвин, — может действовать только на пользу данного организма и только в силу этой пользы, тем не менее признаки и строение, которые мы склонны считать совершенно несущественными, могут войти в круг действия отбора» (там же, стр. 331). «Чего не может естественный отбор — это изменить строение какого-нибудь вида без всякой пользы для него самого, но на пользу другому виду...» (там же, стр. 332).

Из приведенных высказываний видно какое большое значение придавал Дарвин критерию полезности в обосновании принципа естественного отбора. Об этом значении можно судить также и по тому, что этот критерий фигурирует во всех главнейших произведениях этого гениального ученого. В связи со сказанным неизбежно встает вопрос, какова природа

указанной полезности и что лежит в ее оснований? Такой вопрос, разумеется, не праздный и он, понятно, возникает вследствие кажущейся неопределенности, которая сопровождает понятия полезности или бесполезности и которая часто служила предлогом для критических выступлений против теории естественного отбора.

Если присмотреться к тем многочисленным примерам, которые Дарвин приводит в подтверждение естественного отбора и вникнуть в смысл его рассуждений, то станет понятным, что природа полезности того или иного изменения покоится на усовершенствовании отправления организма, на эффективности функционирования его органов. Ответ на поставленный выше вопрос заключается, следовательно, в том, что в основании полезности того или иного приобретения заложена именно соответствующая видоизмененная функция. В самом деле, если функция определенного органа или системы органов изменится, например, в сторону большей интенсивности, либо каким бы то ни было другим образом, или же будет приобретена новая функция, которая окажется более эффективной, то приобретения подобного рода дадут несомненное преимущество их обладателям по сравнению с теми, кто их не смог приобрести. Полезные функциональные изменения в этом случае будут подхвачены естественным отбором и обеспечат победу в борьбе за существование. Многочисленные сведения, которые Дарвин приводит в качестве примеров для обоснования естественного отбора, полностью подтверждают только что сказанное. Даже в своей откровенности функции играют положительную роль, обеспечивая успех естественного отбора, что особенно наглядно показано Дарвином на бескрылых жуках острова Мадеры, или на рудиментации глаз у землероев (стр. 370) и на ряде других, столь же ярких, примеров.

Таким образом, Дарвинов естественный отбор, и это следует особенно подчеркнуть, по существу зиждется на функциональной основе. Насколько нам известно, на эту сторону естественного отбора до сих пор никто из его позднейших истолкователей не обратил должного внимания. Может быть именно поэтому естественный отбор рассматривался в отрыве от вопроса соотношения функции и формы, почему и эволюционные преобразования органов выступали перед ними не в процессе, а оценивались только по результатам отбора. Но сам Дарвин стремился к тому, чтобы понять эволюционные изменения формы в процессе движения функций и связывал этот

процесс с ходом естественного отбора. Вероятно, именно это обстоятельство побудило его принять в свою теорию положение Ламарка об употреблении и неупотреблении органов. Другим побудительным мотивом, заставившим великого ученого иметь в виду указанное положение, были рудиментарные и атрофированные органы, происхождение которых он не мог объяснить иначе, как отсутствием употребления (1939, стр. 639).

Вопрос о влиянии употребления или неупотребления на эволюционное преобразование органов занимал внимание Дарвина на протяжении всей его научной деятельности. Он обсуждал его еще в «Очерках» 1842 и 1844 годов, а затем в «Происхождении видов» и в «Изменении домашних животных и культурных растений», используя при этом как личные наблюдения, так и сведения, полученные от многочисленных своих корреспондентов. Так в Очерке 1844 г. Дарвин писал: «У нас есть все основания думать, что каждая часть и орган у особи вполне развиваются только при упражнении их функции; что орган несколько ослабляется при меньшем упражнении, и если насильственно воспрепятствовать какой бы то ни было работе такой части, она нередко атрофируется. Следует помнить, что всякое свойство, особенно если им обладают оба родителя, склонно наследоваться. Меньшая способность к полету у домашней утки по сравнению с дикой должна отчасти быть приписана неупотреблению крыльев на протяжении ряда последовательных поколений, и так как крыло приспособлено собственно для полета, мы должны считать, что наша домашняя утка находится в первой стадии перехода к состоянию бескрыла (*Altrix*), крылья которого столь странно abortивны» (Соч. т. 3, 1939, стр. 218—219). Этот пример с домашней уткой, по-видимому, постоянно интересовал Дарвина потому, что он позднее даже предпринял сравнительное взвешивание скелета конечностей домашней и дикой уток. Вот как описывает Дарвин результаты такого взвешивания: «У животных усиленное упражнение или неупражнение органов обнаруживается более резкими последствиями; так, я заметил, что у домашней утки кости крыла весят менее, а кости ног более по отношению ко всему скелету, чем те же кости у дикой утки, и это изменение с уверенностью можно приписать тому обстоятельству, что домашняя утка гораздо менее летает и более ходит, чем ее дикие предки» (1939, стр. 277).

Много примеров относительно влияния употребления или неупотребления Дарвин приводит в первом разделе пятой гла-

вы и в первом разделе седьмой главы «Происхождения видов», специально посвященным этому вопросу и, кроме того, обсуждает его на многих других страницах этого произведения. Укажем только на одно место, где Дарвин полемизирует с Майвартом. Тут гениальный ученый пишет следующее: «Обсуждая отдельные случаи, Майварт не останавливается на результатах постепенно возрастающего употребления и неупотребления органов, что я всегда считал в высшей степени важным обстоятельством», (стр. 433).

Некоторые комментаторы Дарвина, односторонне трактуя отдельные его высказывания, пытались убедить читателя, что этот гениальный натуралист не придавал сколько-нибудь заметного значения употреблению и неупотреблению органов как фактору эволюции. При этом часто ссылались на те места, где Дарвин, обсуждая последствия одомашнения, подвергает сомнению влияние фактора употребления на появление таких признаков, как закручивание хвоста у домашних свиней или неспособность некоторых пород собак поднимать уши (см. Ч. Дарвин, Соч., т. 4, 1951, стр. 677, 680, 681). С таким толкованием взглядов Дарвина, разумеется, согласиться нельзя, так как оно совершенно не соответствует основному содержанию его представлений о роли употребления или неупотребления в эволюционном процессе. Дарвин, действительно, усомнился поставить в связь вислоухость и закручивание хвостов у некоторых домашних животных с неупотреблением, но он также затруднился объяснить возникновение этих признаков и действием отбора и вынужден был отнести их просто за счет доместикации. Следовательно, здесь у Дарвина речь шла вовсе не о принижении значения употребления вообще, а только о том, что в данном случае, употребление, так же как и естественный отбор, т. е. оба эти факторы, по-видимому, не были ответственны за появление указанных признаков. Обычно Дарвин старался выяснить, действию какого конкретного фактора в отдельности обязано своим происхождением то или иное изменение — употреблению, или естественному отбору, но чаще всего останавливался на взаимодействии того и другого. «Мы можем допустить, на чем я настаивал ранее, — писал он, — что унаследованные результаты возросшего употребления органа, а может быть и их неупотребления, усиливаются под влиянием естественного отбора. Ибо таким образом сохраняются все самопроизвольные вариации, имеющие надлежащее направление, а также те особи, которые в наибольшей степени унаследовали ре-

зультаты возросшего и полезного употребления какого-нибудь органа. Но что в каждом отдельном случае следует приписать результатам употребления и что влиянию естественного отбора, по-видимому, невозможно решить» (1939, стр. 444). Еще более ясно Дарвин выразил свои воззрения по разбираемому вопросу в заключительной главе «Происхождения видов». «Я вкратце повторил соображения и факты вполне убедившие меня в том, что виды изменялись в течение длинного хода развития. Это было достигнуто, главным образом, при посредстве естественного отбора многочисленных последовательных, незначительных, благоприятных изменений, которым оказали существенное содействие унаследованные последствия упражнения и неупражнения частей» (там же, стр. 659).

Даже к концу своей жизни Дарвин не изменил своих взглядов на взаимообусловленность функциональных приобретений и естественного отбора. Так, в письме к Семперу от 30 ноября 1878 г. Дарвин писал: «По мере расширения наших знаний постоянно обнаруживается, что очень малые различия, которые систематики считают неимеющими структурного значения, оказываются важными в функциональном отношении... Поэтому, мне кажется несколько опрелемечивым считать, что слабые различия между характерными видами, например обитающими на различных островах одного архипелага, не имеют функционального значения и не зависят каким-либо образом от естественного отбора» (F. Darwin, 1838, V, 3, p. 161).

Как видно из приведенных здесь цитат, которые, как нам кажется, отражают твердо сложившуюся точку зрения Дарвина, в них нет и намека на игнорирование им употребления или неупотребления как фактора эволюции. Скорее наоборот, в его рассуждениях определенно содержится мысль о тесной связи употребления и неупотребления — фактора изменяющего, с естественным отбором — фактором отбирающим и сохраняющим полезные приобретения. И здесь нам хотелось только подчеркнуть, что когда разбираются и оцениваются воззрения Дарвина, то при этом следовало бы стремиться к тому, чтобы передать их по возможности правильно, без искажений, независимо от того, оправдываются или не оправдываются некоторые из его положений современной наукой.

С точки зрения занимающей нас проблемы взаимоотношения формы и функции исключительный интерес представляют высказывания Дарвина о процессах, которые он объеди-

няет под общим названием «способы переходов»¹. Дарвин приводит многие случаи таких переходов и указывает на способы, которыми они осуществлялись в процессе эволюции. Для того, чтобы как следует разобраться в специфике различных переходов и понять их содержание, лучше всего непосредственно рассмотреть те примеры, которые он сам приводит.

Вопрос о переходах занимал внимание Дарвина уже в самый ранний период его работы над происхождением видов. Еще в очерках 1842 и 1844 гг. он разбирает изменения строения органов в связи с изменением их функций. Так он указывает на превращение ножек ракообразных в челюсти, на преобразование конечности наземного млекопитающего в одном случае в ласт дельфина, в другом случае — в крыло летучей мыши, или переход от пятипалости к однопалости в эволюции лошадей (1939, стр. 104, 108, 207). Подтверждением того, что такое превращение в действительности происходило в прошлой истории живых существ, служит, по его мнению, план строения и гомология, которые указывают на следы прежнего употребления.

В «Происхождении видов», приступая к обсуждению различных способов перехода Дарвин отмечает, что если бы удалось показать, что существуют сложные органы, которые могли бы образоваться без многих, последовательных и значительных изменений, то его теория потерпела бы полное крушение. Но он, по его словам, не смог найти такого случая. «Мы должны соблюдать крайнюю осторожность, — писал он, — заключая, что тот или другой орган не мог образоваться посредством ряда переходных ступеней. Можно было бы привести множество примеров того, что один и тот же орган исполняет у низших животных одновременно совершенно различные функции; так, у личинки стрекозы и у рыбы *Sobites* пищеварительный канал несет функции дыхания, пищеварения и выделения... В таких случаях естественный отбор, если бы это было выгодно, мог бы специализировать целый орган или часть органа, выполнявшего раньше две функции, только на одной какой-нибудь функции и, таким образом, нечувствительными ступенями глубоко изменил бы его характер» (1939, стр. 405). Приведенный способ перехода рассказывает нам о том, что в данном случае ход преобразо-

¹ Глава о «способах переходов» написана Дарвином позднее в ответ на критическое выступление Майварта.

вания органов совершается через специализацию одной из существовавших нескольких функций, причем, совершенно явно вырисовывается ведущая роль функции, на которую именно и опирается естественный отбор.

Этот случай перехода не является однотипным. Он варьирует от органа, где две или более функций, по-видимому, равноценны, до такого состояния, когда одна из функций преобладала над другими, а остальные первоначально находились в зачаточном состоянии, но затем, в процессе эволюции, заместили первую и стали главной функцией. «При обсуждении вопроса о переходах между органами, — пишет Дарвин в другом месте, — так важно не упускать из виду возможности превращения одной функции в другую, что я приведу еще один пример. Стебельчатые усонogie имеют две маленькие складки кожи, названные мною яйценосными уздечками, которые служат, благодаря липкому выделению, для прикрепления яиц до тех пор, пока из них не вылупится молль внутри мешочка. Эти усонogie не имеют жабер, а вся поверхность их тела и мешочка, вместе с маленькими уздечками, служит для дыхания. У *Balanidae*, или сидячих усоногих, с другой стороны, не существует этих яйценосных уздечек; яйца лежат свободно на дне мешка внутри тщательно закрытой раковины; но на том месте, где помещаются уздечки, у них имеются сильно складчатые перепонки, свободно сообщающиеся с циркуляционными полостями мешка и всего тела и рассматриваемые всеми натуралистами как жабры. Я полагаю, никто не станет спорить что яйценосные уздечки в одном семействе и жабры в другом строго между собой гомологичны; в действительности эти органы постепенно переходят один в другой. Таким образом, нельзя сомневаться в том, что эти две маленькие складочки кожи, первоначально служившие как яйценосные уздечки и в то же время в слабой мере участвовавшие в дыхании, постепенно, под влиянием естественного отбора, превратились в жабры, просто увеличившись в своих размерах и утратив свои липкие железы» (1939, стр. 406—407).

Перед нами типичный пример смены органом своей первоначальной функции на другую причем основанием для такой смены Дарвин указывает на то, что новая функция уже наличествовала, хотя и в зачаточном состоянии, у данного органа. Вообще же, случаи, когда орган выполняет не одну, а две и более функций, встречаются, по мнению Дарвина, довольно часто, особенно у низших животных. На этом основы-

865

вается одна из возможностей смены функций, связанной с совершенствованием в процессе эволюции, в этом заключается также и возможность специализации, которая связана с переходом к несению только одной функции.

Однако смена функций, по Дарвину, не обязательно связана только со специализацией или с выдвиганием на первый план зачаточной, вспомогательной функции. Нередко бывает и так, что орган, утративший свою функцию и ставший поэтому ненужным, начинает выполнять другую, не свойственную ему ранее функцию. «Так, у растений, — пишет Дарвин, — функция пестика состоит в том, чтобы проводить пыльцевые трубки к яичку в завязи. Пестик состоит из рыльца, поддерживаемого столбиком; но у некоторых Compositae мужские цветки, следовательно, те, которые не могут быть оплодотворены, имеют зачаточный пестик, не увенчанный рыльцем, тогда как столбик хорошо развит и покрыт, как обыкновенно, волосками, которые служат для того, чтобы вычищать пыльцу из окружающих его и сросшихся в трубку пыльников» (1939, стр. 637). В этой же книге приводятся и другие примеры сходного типа смены функций, как рудиментарные зубы у зародышей змей, взявших на себя новую функцию прорывать прочную оболочку яйца при вылуплении (стр. 468), развитие жала у пчел из буравящего органа (стр. 421), развитие млечных желез из кожных желез (стр. 454), превращение ходильных ножек в клешни у ракообразных (стр. 448), превращение защитных колючек в крючки у вьющейся пальмы (стр. 416), развитие электрических органов из обыкновенных мышц у скатов (стр. 408) и т. д. Много примеров смены функций приводится также в работе о «Лазящих растениях» (см. Соч. т. 8, 1941). Приведем здесь только один пример из этой работы. «...усики представляют собой различные органы в видоизмененном состоянии, а именно — листья, цветоножки, ветви и, быть может прилистники». В этом случае, по словам Дарвина, наблюдаются «...те действительные переходы, посредством которых листья, цветоножки и пр. вполне изменили свои функции и дошли до того, что стали служить лишь хватательными органами» (1941, стр. 146).

Другой, принципиально отличный способ перехода, которому Дарвин придавал большое эволюционное значение, состоит в сосредоточении на одной и той же функции отправления двух различных по происхождению органов. При этом функция одного органа как бы дополняет или компенсирует аналогичную функцию другого органа. «Далее, пишет Дар



вин, — два различных органа или тот же самый орган в двух очень различных формах могут исполнять одновременно у той же особи одну и ту же функцию, и это представляет крайне важный способ перехода; остановимся на одном примере: существуют рыбы, дышащие посредством жабер воздухом, растворенным в воде, и в то же время свободным воздухом из их плавательного пузыря, причем этот орган снабжен перегородками, крайне богатыми сосудами, и имеет ductus pneumaticus, доставляющий воздух... Во всех таких случаях один из двух органов легко может изменяться и совершенствоваться, так что будет один исполнять всю работу, но в течение самого процесса изменения будет пользоваться поддержкой другого; а затем этот второй орган может приспособиться к совершенно иной функции или совершенно исчезнуть» (1939, стр. 405—406). Вообще случаи, когда функция одного органа дополняет функцию другого органа, встречаются не так уж редко. Например, глазные мышцы не могут быть признаны безусловно необходимыми для зрения, но они обеспечивают движение глаза и тем усовершенствуют функцию зрения (там же, стр. 404).

От описанного способа перехода дополнительности или компенсации функций возможен дальнейший переход когда орган, дополняющий своей функцией функцию другого органа, может полностью заместить последний. Именно так обстоит дело с замещением жабер и жаберного дыхания плавательным пузырем, превратившимся, по Дарвину, в легкие. «Пример с плавательным пузырем рыб особенно хорош, — отмечает Дарвин, — так как наглядно обнаруживает тот в высшей степени важный факт, что орган, построенный первоначально для одной функции, а именно для поддерживания плавающего тела, может быть приспособлен для совершенно иной функций, именно для дыхания... нет основания сомневаться в том, что плавательный пузырь действительно превратился в легкие или орган, исключительно употребляемый для дыхания. В соответствии с этим взглядом можно прийти к заключению, что все позвоночные животные с истинными легкими произошли путем обычного размножения от древнего, неизвестного прототипа, который был снабжен аппаратом для всплывания, или плавательным пузырем... У высших позвоночных жабры совершенно исчезли, но у зародыша щели по бокам шеи и петлевидные артериальные дуги все еще отмечают свое прежнее положение. Однако мыслимо, чтобы совершенно утраченные в настоящее время жабры были посте-

пенно переработаны естественным отбором для какой-нибудь иной цели» (там же, стр. 406).

От внимательного взгляда Дарвина не ускользнуло и такое явление, которое он назвал компенсацией и которое можно понимать как физиологическое замещение утрачиваемого органа и его функции другим органом, не гомологичным первому и несущим совершенно другую, не сходную функцию, но биологически замещающую первую. В качестве примера Дарвин указывает на пещерных животных, утративших зрение. «К тому времени, — поясняет Дарвин, — когда животное, после ряда бесчисленных поколений, достигло самых глубоких бездн, отсутствие упражнения, на основании высказанного взгляда, уже привело его к более или менее полной потере глаз, а естественный отбор успел вызвать другие изменения, например, увеличение длины усиков или щупалец, как компенсацию слепоты» (1939, стр. 372). Этот пример показывает, каким образом ориентировка в пространстве, первоначально осуществляемая с помощью функции зрения, заменилась в филогенезе функцией осязания. Факты физиологического замещения функций наблюдаются также и у растений. Так, способность завиваться при помощи стебля у вьющихся растений заместила лазанием с помощью листьев; «...растения, — указывает Дарвин, — лазящие посредством листьев были в большинстве случаев сначала вьющимися растениями» (1941, стр. 144).

Далее, Дарвин разбирает и такой способ преобразования, который связывается с переходом органа от пассивного состояния к активной функции. Подобное явление он описывает на примере превращения игл в педицеллярии у морских ежей. «У морских ежей можно проследить все переходы того, как неподвижно сидящая игла начинает сочленяться со скорлупой и делается, таким образом, подвижной» (1939, стр. 447).

Во многих случаях существующие или вновь возникшие функции могут совершенствоваться и интенсифицироваться и Дарвин довольно часто говорит об этом. Здесь мы ограничимся только двумя примерами, которые очень внимательно разбираются ученым. Во-первых, это — происхождение китового уса, который, по его мнению, развился из простых небных валиков в сложно устроенный цедильный аппарат, функция которого непрерывно интенсифицировалась в процессе эволюции. Другой пример относится к происхождению и развитию глаза, начиная от простого светочувствительного пятна у низших животных до весьма совершенного органа

зрения у птиц и млекопитающих. Замечательно при этом то обстоятельство, что наряду с интенсификацией зрения происходило и расширение его функции; глаз приобрел способность изменять фокусное расстояние, регулировать количество проникающего в него света, делать поправку на сферическую и хроматическую аберрацию (1939, стр. 402).

Противоположный, по отношению к только что указанному, способ перехода состоит в уменьшении числа функций органа, который у нее столь отдаленных предков выполнял две или несколько функций. Подобные явления выпадения или сокращения числа функций наблюдаются преимущественно при специализации. В результате такого уменьшения «орган может также сохраниться лишь для одной из его прежних функций» (там же, стр. 640).

Здесь мы рассмотрели только главнейшие из указанных Дарвином способов перехода, разъясняющих пути, которыми осуществлялось филогенетическое преобразование органов и их функций. Примеров, таких переходов, или различных их вариантов, в трудах ученого, содержится гораздо больше, чем те, которые мы здесь отметили.

Помимо описания разнообразных способов переходов Дарвин выясняет и предпосылки, которые обеспечивают самую возможность качественного преобразования (смены) функций, а также и возникновения новых функций. Такие предпосылки он видит в первоначально нейтральных или индифферентных свойствах органов, которые чаще всего он называет наклонностями или способностями. Особенно наглядно это показано в работах «О лазящих растениях» (1875) и «О движении у растений» (1880), выводы из которых Дарвин включил также в позднейшие издания «Происхождения видов».

Наиболее общим свойством у растений Дарвин называет «круговую нутацию», т. е. способность верхушек стеблей к круговому движению. Эта способность, имеющая универсальное распространение в растительном мире и служит той основой, из которой развиваются функции завивания растений вокруг какой-либо опоры. «Круговая нутация, — указывает Дарвин, — представляет явление величайшей важности в жизни каждого растения, ибо путем ее видоизменения были приобретены многие весьма полезные или необходимые движения» (1941, стр. 503). «В этом повсеместно распространенном движении мы имеем основу или фундамент всех разнообразных движений, приобретенных растениями в соответ-

ствии с их потребностями. Таким образом, большие колебания стеблей вьющихся растений и усиков других лазающих растений возникают только в результате увеличения амплитуды обычного движения типа круговой нутации» (там же, стр. 162). Что же касается животных, то к числу подобного рода свойств Дарвин относит поведение, привычки, склонности, а иногда и инстинкты, нередко приводящие к возникновению и развитию новых функций.

Говоря о свойствах, Дарвин не считает их извечными и неизменными. Последние и возникают вновь и исчезают. Так, говоря о возникновении новых свойств он заключает, что «...при переходе от обыкновенных вьющихся растений к листолазам прибавляется совершенно новое свойство, а именно чувствительность к прикосновению, вследствие чего черешки листьев и цветоножки или те же органы, измененные и превращенные в усики, при раздражении искривляются и охватывают соприкасающийся с ними предмет» (1939, стр. 451).

Из сказанного должен, очевидно, последовать логический вывод, что без наличия надлежащего свойства не могла развиваться и соответствующая функция. И Дарвин, действительно, не преминул сделать такой вывод. Вот что он сообщает по этому поводу: «Так, например, очевидно то большое преимущество, которое получит вьющееся растение, превратившись в листолаза; и весьма вероятно, что каждое вьющееся растение, обладавшее листьями с длинными черешками, превратилось бы в листолаза, если бы только эти черешки обладали хотя бы в слабой степени необходимой чувствительностью к прикосновению» (1939, стр. 451). И еще: — «Можно сомневаться, чтобы кто-нибудь вздумал учить собаку делать стойку, если бы какая нибудь собака не обнаружила к этому естественной склонности; и известно, что иногда эта способность действительно проявляется, как я сам однажды наблюдал на одном чистокровном терьере... Раз склонность к стойке однажды проявилась, систематический отбор и наследственная передача результатов вынужденного упражнения [этой способности] в ряде последовательных поколений могли быстро завершить дело» (там же, стр. 464).

Приведенные здесь мысли Дарвина о том, что в основе возникновения новой функции лежит некое общее свойство, имеют исключительно большое значение о чем мы скажем несколько позднее. А теперь постараемся выяснить, что, по представлениям великого ученого, является ведущим в эволюции — форма или функция.

Прежде всего следует отметить, что из сообщаемых Дарвином случаев переходов трудно сделать заключение о его точке зрения по поводу того, изменяется ли первоначально функция, вовлекающая затем в процесс изменения форму, или же наоборот, изменение формы предшествует изменению функции. Неясность в этом вопросе явилась, очевидно, следствием того, что в объяснении переходов Дарвин использовал в основном сравнительно — морфологический материал по современным животным и растениям. Он опирался при этом на гомологию и план строения, а иногда прибегал к весьма широким аналогиям, будучи вынужденным сопоставлять между собой филогенетически далеко отстоящие друг от друга формы. Так он поступал в тех случаях, когда не обнаруживал даже приближенных филогенетических связей, как, например, при выяснении перехода наземных предков китообразных к водному образу жизни или же при объяснении происхождения и развития китового уса у беззубых китов. Палеонтологические данные при этом использовались им мало, а филогенетические ряды, которые могли бы пролить свет на конкретный ход филогенеза и показать непосредственный процесс перехода, в его время еще не были установлены. Поэтому Дарвину не удалось в полной мере отобразить действительную последовательность переходов. От него, по существу, ускользнул сам процесс переходов, а следовательно, осталось в тени подлинное движение как формы, так и функции. Во многих случаях ученый мог фиксировать только начальный этап, а затем и конечный результат указанного процесса, т. е. отмечал не совершающийся, а уже совершившийся переход. Может быть именно это недостающее звено в самом движении переходов и удержало Дарвина от решительного вывода относительно того, форме или функции принадлежит ведущая роль в эволюционном процессе. Вот почему он ограничился только неопределенным кратким замечанием. «Очень трудно решить, да для нас и несущественно,—писал он,—изменяются ли сначала привычки, а затем строение органов, или, наоборот, легкие изменения в строении вызывают изменения в привычках; и то, и другое, по всей вероятности, часто совершается почти одновременно» (1939, стр. 399).

Однако, наряду с только что приведенным высказыванием, у Дарвина есть и другие рассуждения, из которых уже довольно явственно выступает примат функции над формой. Приведем только одно из таких рассуждений ученого. «Гор-

ные породы (животных, — В. С.) обыкновенно отличаются от равнинных пород; гористая местность, по всей вероятности, влияет на задние конечности, вследствие их более значительного упражнения, а может быть, и на форму таза; а затем, по закону гомологичной изменчивости, это изменение может, пожалуй, отразиться на передних конечностях и на голове... Мы имеем полное основание утверждать, что усиленное дыхание в высоко расположенных местностях ведет к увеличению размеров груди, и здесь опять-таки будут иметь место коррелятивные изменения в организации» (там же, стр. 417). Последний пример показывает, как усиление функции дыхания вместе с коррелятивными изменениями, которые в данном случае мыслятся как функциональные корреляции, приводят к морфологическим изменениям грудной клетки и сопряженных органов.

Еще более ясно проявляется влияние функции на форму при трактовке Дарвином употребления и неупотребления органов, о чем говорилось выше. Здесь только необходимо добавить, что Дарвин вовсе не считал обязательным, чтобы употребление или неупотребление сразу же прямо и непосредственно отразилось на строении органов. Скорее, он больше склонялся к тому, что употребление, как внешняя деятельность, опосредствуется внутренней природой организма, его наследственностью и только пройдя через это опосредствование так или иначе скажется уже на морфологии органа. Следовательно, результат длящегося употребления может неопределенно долго оставаться в скрытом состоянии и реализоваться в форме органа позднее через ряд многих поколений.

Можно поэтому предположить, и это кажется вполне правдоподобным, что Дарвин уклонился от прямого вывода относительно ведущей роли функции в эволюционном преобразовании органов по причине его представления об источниках и характере изменчивости. Известно, что Дарвин различал два способа изменчивости — определенную и неопределенную. Если при определенной изменчивости вполне отчетливо выступало влияние функции на форму, то при неопределенной изменчивости воздействие функции на форму было скрыто за непосредственностью появившегося изменения органа. В этом случае было трудно решить, влияет ли функция на форму, или наоборот, форма на функцию, или же как форма так и функция изменяются одновременно. Двойкий характер изменчивости, по-видимому, не позволил Дарвину сделать необходимый общий вывод по данному вопросу.

РАЗЛИЧНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ СООТНОШЕНИЯ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ ПОСЛЕ ДАРВИНА

Создав общебиологическую теорию эволюции и открыв наиболее общие ее законы — закон естественного отбора, объяснивший органическую целесообразность и закон дивергенции, доказавший происхождение многообразия животных и растений, Дарвин, вместе с тем, наметил и главнейшие направления в изучении эволюционного процесса, направления, оказавшиеся директивными для естествоиспытателей, принявших его учение. Это, во-первых, филогенетическое направление, поставившее своей задачей выяснение того, через какой ряд изменений прошел органический мир в своем преемственном развитии от родоначальных предков до современных потомков. Во-вторых, направление, целью которого явилось выяснение механизмов изменчивости и наследственности. Наконец, в-третьих, направление, приступившее к изучению морфологических и физиологических процессов в индивидуальном развитии и взаимосвязи последнего с развитием историческим.

Основным содержанием, пронизывавшим все эти направления был в конечном счете вопрос о природе изменчивости — этом исходном и главенствующем факторе органической эволюции. Как и почему изменялись органические существа, какие причины и факторы вызывали эти изменения, какие закономерности управляли ими — вот задача, над решением которой начали трудиться многие исследователи после Дарвина. Понятно, что изучение изменчивости тесно связывалось с изменением морфологических структур — органов, частей и систем органов, включая и клеточное строение, а это, в свою очередь, предполагало также и изменение их отправлений. Таким образом, каждое из указанных направлений, решая свои специальные задачи, обязательно затрагивало и вопросы связанные с участием в этом процессе формы и функции, их взаимного влияния друг на друга, а равно и на эволюционный процесс в целом.

ПАЛЕОНТОЛОГИ — ДАРВИНИСТЫ О ВЕДУЩЕЙ РОЛИ ФУНКЦИИ В ФИЛОГЕНЕЗЕ

Когда Дарвин разрабатывал свои «способы перехода», т. е. способы, посредством которых осуществлялись эволюционные изменения органов и их функций, он опирался при этом

главным образом на гомологию и план строения современных животных и растений. Во время работы над «Происхождением видов» он не располагал еще достаточными материалами о конкретном ходе филогенетических преобразований в генеалогических рядах форм и это обстоятельство до некоторой степени ослабляло позиции его эволюционной теории, давая пищу для ее критики. Этот досадный недостаток в палеонтологических свидетельствах эволюции, так или иначе, остро давал себя чувствовать. Поэтому, одной из наиболее животрепещущих и неотложных задач, вставших перед дарвинизмом, оказалась задача по изучению филогении — учения о путях исторического развития органических форм, возникших из одного, или немногих общих корней. Этот пробел могла восполнить только палеонтология, наука, по своей природе историческая. Прогрессивные представители этой науки, отрешившись от кювьеризма и восприняв плодотворные идеи Дарвина, приступили к активному изучению геологической истории развития органического мира.

Уже палеонтологи 60-х — 80-х годов прошлого столетия сделали заметные успехи в этом направлении и на конкретных филогенетических рядах показали постепенное изменение во времени целого ряда животных. Ф. Гильгендорф (1866), изучивший планорбисов из миоценовых отложений Штейнгеймского бассейна, установил, что у этих брюхоногих моллюсков, в последовательных слоях отложений, наблюдаются определенные изменения и постепенные переходы от одной формы к другой. В. Вааген (1869), в свою очередь, дал хороший пример филогенетического ряда юрских аммонитов. Переходы между формами он назвал «мутациями», т. е. вариациями во времени и связал их с соответствующими «зонами», т. е. единицами геологического времени. Столь же убедительный филогенетический ряд был представлен М. Неймайром и К. Паулем (1875), на вивипарусах (палюдинах) из плиоцена Славонии. Л. Вюртенбергер (1873), изучавший верхнеюрских аммонитов, показал непрерывность филогенетических рядов, причем не только виды, но и роды связываются так, что без видимых границ переходят друг в друга, постепенно удаляясь от исходных форм.

Таким образом, палеонтологические свидетельства в виде конкретных филогенетических рядов в известной мере заполнили брешь, зиявшую в доказательствах эволюции; были приведены неопровержимые документы в пользу теории Дарвина. О значении филогенетических рядов М. Неймар писал, что поскольку отдельные члены такого ряда следовали во

времени один за другим, отличаясь между собой незначительными изменениями, постольку можно было положительно утверждать, что они последовательно произошли один от другого (Неймайр, 1919, стр. 55).

Однако, первые филогенетические ряды создавались на основе одних только морфологических признаков с учетом геологической последовательности появления форм в последующих друг за другом пластах Земли. При этом, связующая роль функции обычно не принималась во внимание. Но как ни важны построенные таким образом ряды, нельзя однако не заметить, что подразумеваемая при этом генеалогическая связь между отдельными звеньями ряда является, по существу, совершенно внешней. Звенья этого ряда, представляющие собой исторически существовавшие конкретные органические формы, так или иначе оставались все же разобщенными, хотя и располагались в некоторой последовательности, по степени морфологического сходства, рядом друг с другом и друг после друга. И как бы ни мало было различие между смежными формами, как бы близко ни стояли они друг к другу, между ними всегда будут иметь место определенные разрывы. Одни морфологические признаки чаще всего не дают ничего, что смыкало бы эти формы между собой, раскрывало их подлинную генеалогическую связь и переход друг в друга. Таким образом, филогенетические ряды, построенные только на основании морфологического сравнения форм, являются до известной степени гипотетическими, поскольку не исключена возможность включения в прямой ряд предков — потомков каких-либо побочных форм. Сказанного вполне достаточно для того, чтобы понять, что выводить генеалогические связи форм, основываясь только на морфологических данных, хотя бы эти формы и располагались в хронологической последовательности, совершенно недостаточно. При изучении филогенетических рядов необходимо иметь полную уверенность, что перед нами действительно формы, составляющие истинную линию предков — потомков, а это может быть достигнуто только тогда, когда мы будем знать сам процесс перехода одной формы в другую. Этот процесс осуществляется через взаимодействие формы и функции. Поэтому исследователя должна интересовать не только и не столько форма и ее историческое изменение, но главным образом процессы переходов из одного состояния в другое, становление новым через движение и изменение функций. Только при таком подходе к изучению филогенезов, последние предстанут в движении и

развитии, а не в виде застывших дискретных звеньев филогенетической цепи.

Эту неразрывную связь формы и функции глубокого осознал выдающийся палеонтолог-дарвинист, основатель эволюционной палеонтологии, В. О. Ковалевский. «Способы перехода» Дарвина явились для него отправным пунктом и методологическим руководством, которым он с успехом пользовался в своих классических исследованиях по филогении копытных. На примере эволюционного развития лошадиного ряда Ковалевский (1948) с исключительным мастерством раскрывает взаимосвязь и взаимозависимость строения органов и их функций, показывая, как с переходом предков лошадей на питание жесткой травянистой растительностью и с овладением степными просторами, происходило последовательное изменение функций зубной системы и конечностей, обусловившее не только глубокую перестройку этих органов, но и наложившее свой отпечаток на всю организацию их потомков — настоящих лошадей.

Морфо-функциональный подход В. О. Ковалевского к филогенетическим исследованиям, давший столь поразительные результаты, был высоко оценен самим Дарвином и нашел многочисленных последователей. Многие ученые подчеркивали, что Ковалевский неизменно искал и находил взаимосвязь между формой и функцией. Так А. П. Павлов (1884, стр. 101) писал: — «Все органы и даже различные части их должны функционировать в тесной корреляции между собою и с внешним миром. Значение этой корреляции, которая наблюдается даже между частями, по видимости маловажными, было доказано В. О. Ковалевским». Другой крупный палеонтолог Г. Осборн (1893) отмечал, что работы Ковалевского представляют собой образцовое сочетание детального изучения формы и функции с теорией и рабочей гипотезой. В свою очередь и О. Абель (1929) говорил, что великое значение работ Ковалевского состоит в том, что он подчеркивал обусловленность формы функцией. Такое значение исследований В. О. Ковалевского обязывает нас рассмотреть его взгляды на соотношение формы и функции несколько подробнее.

В. О. Ковалевский смотрел на ископаемые остатки животных как на остатки живых существ, некогда обитавших в конкретной экологической обстановке и в зависимости от изменения последней, совершивших свою эволюционную историю. Он брал исходные и конечные формы филогенетического ряда, обстоятельно анализировал строение и функции орга-

нов и частей органов, сравнивая их между собой, находил различия, после чего прослеживал промежуточные ступени, через которые прошел этот ряд в своем поступательном развитии.

Согласно В. О. Ковалевскому, толчком к эволюции копытных млекопитающих послужили внешние условия, экспансия открытых пространств с относительно низкой влажностью и богатой кормовой базой. «Перед животными этих трех групп (копытных — В. С.) в эоценовый период, — писал Ковалевский, — простирались богатые пастбища... и животные имели неограниченную свободу для дальнейшего развития и дифференцировки — они подвергались только влиянию борьбы за существование» (1873, стр. 79; 1960, стр. 122). Вместе с тем, в новой экологической обстановке, копытные встретились с другим составом растительности, преимущественно злаковой, с мало облиственным жестким стеблем. Связывая этот факт со строением и функцией зубной системы, Ковалевский пишет: — «Соответственно изменился и способ измельчения пищи, и вместо кусательного вертикального жевания все более используется перетирательное, горизонтальное, вследствие чего зубы взаимно истираются намного быстрее. Кроме того, травоядные животные вместе с травой захватывают также много песка и земли, что обуславливает еще более быстрое изнашивание коренных зубов» (1960, стр. 231).

Такое изменение функции зубов, влекущее за собой быстрое их изнашивание, указывает, очевидно, на их непригодность к новому роду пищи, на относительное несоответствие между новой функцией и старой формой, что несомненно должно было вызвать радикальное преобразование этих органов. И Ковалевский вполне определенно отмечает процесс такого преобразования. «Из всеядных зубов анхитерия, — пишет он, — постепенно развиваются травоядные зубы лошадей (*Hipparion*). Коронки коренных вытягиваются в длинные четырехугольные столбы, выстланные толстым слоем цемента; корни образуются лишь очень поздно, и быстрое изнашивание зуба возмещается новым подрастанием его» (там же, стр. 233). Дальнейшее усовершенствование зубной системы заключается в моляризации предкоренных, в результате чего последние приобретают сходство с коренными и весь зубной ряд выравнивается, становится однотипным.

Процесс совершенствования зубной системы повлек за собой и ряд других, далеко идущих последствий, что сказалось прежде всего на реорганизации челюстей, а затем и на

общей форме черепа. Именно: сильное увеличение зубов и моляризация предкоренных вызвали увеличение верхней челюсти, в результате чего глазница отодвигается назад, а мозговая коробка оттесняется вверх и назад (там же, стр. 237—238).

Столь же внимательно Ковалевский прослеживает и эволюцию конечностей копытных млекопитающих, самым тщательным образом разбирая изменения формы и функции всех без исключения костей скелета. Морфофункциональные преобразования элементов конечностей связаны, по Ковалевскому, с переходом от хватательной функции, для которой характерна пронация и супинация т. е. вращательное движение, к исключительно опорной, к низведению «К более простой функции, простой поддержки тела, и эта упрощенная деятельность их имела своим последствием то явление, что само строение конечности стало упрощаться» (В. О. Ковалевский, Собр. научн. трудов, том II, стр. 207). Такое изменение функции конечностей привело и к изменению соотношения их элементов. А именно, у древних представителей ряда бедро было длиннее чем берцовая, а у потомков это соотношение изменилось на обратное. При этом, передняя конечность перестраивалась медленнее, чем задняя.

Но особенно большие преобразования, по Ковалевскому, совершались в дистальном отделе конечностей, где упрощение строения сказалось особенно сильно. Оно выразилось в редукции некоторых костей *autopodium*, явившимся результатом приспособления копытных к изменившимся условиям существования.

Обсуждая вопрос о том, каким образом мог произойти переход от трехпалой конечности анхитерия к однопалой ноге лошади Ковалевский исходит из положения, что для того, чтобы боковые пальцы могли редуцироваться, они должны прежде всего, стать функционально ненужными. Но редукция, по его мнению, не могла осуществиться путем простого укорочения боковых пальцев; этот процесс совершается через утонение и разрыв костей посередине. При этом дело не обходится без противоречий. — «На той стадии редукции, — пишет ученый, — на какой мы встречаем *Anchiterium*, в организме, очевидно, происходит борьба между двумя противоречивыми принципами. С одной стороны, поскольку боковые пальцы, опираясь на почву и придавая конечности большую устойчивость, полезны организму, постольку утрата их невыгодна для организма. С другой стороны, организму невыгодно тратить большое количество питательных веществ и сил

на движение крови в сосудах этих тонких боковых пальцев, в то время как даже совсем значительное дальнейшее утолщение среднего пальца может сделать боковые пальцы ненужными» (1960, стр. 130). Это противоречие разрешается тем, что первая фаланга среднего пальца значительно увеличивается в длину, отчего вся тяжесть тела переносится на этот палец. Благодаря этому, боковые пальцы уже не могут достигать земли, лишаются опорной функции и становятся ненужными. «И в самом деле, мы видим, — пишет Ковалевский, — что организм прибегает к этому средству; в частности, у *Hipparion* мы обнаруживаем, что первая фаланга среднего пальца непропорционально удлинена, без соответственного удлинения первых фаланг боковых пальцев, вследствие чего эти пальцы приподнялись над почвой и, таким образом, стали ненужными, — теперь уже ничто не стояло на пути их полной редукции, и мы действительно видим, что при переходе от *Hipparion* к лошади они исчезают» (там же, стр. 131).

«В результате удлинения первой фаланги у *Hipparion*, вследствие чего боковые пальцы оказались приподнятыми над почвой, — продолжает ученый, — образовалась анатомически трехпалая, но практически однопалая нога; боковые пальцы, более не касавшиеся почвы, стали ненужными, постепенно исчезающими рудиментами» (там же). «Рудиментация боковых пальцев стала возможной вследствие неупотребления, т. е. утраты ими своих функций» (1956, стр. 111).

Однако, на этом преобразование конечности не заканчивается. Вместе с переходом к передвижению на одном, третьем, пальце, утратой функций боковыми пальцами и началом их редукции, происходит дальнейшее усовершенствование конечности в виду того, что последняя оказалась крайне неустойчивой. «И в самом деле, — отмечает Ковалевский, — нога без боковых пальцев представляла бы опору неустойчивую, животное с такими конечностями рисковало бы вывихнуть себе их при первом неверном шаге; для предотвращения этого мы видим, что переход ноги анхитерия в ногу гиппариона сопровождается еще другим замечательным явлением, которое уничтожает всю опасность, представляемую неустойчивою однопалою ногою. А именно, по мере того, как боковые пальцы, отделяясь от земли, перестают поддерживать тело, на нижней суставной поверхности среднего пальца начинает развиваться большой выступ или блок, который врезывается глубоко в обращенную к нему проксимальную поверхность первой фаланги и после полного отделения боковых пальцев от земли, у гиппариона нижняя оконечность большого сред-

него *metacarpale*, благодаря развившемуся на ней блоку, сочленена так крепко с первым суставом пальца, что опасность вывиха исчезает и неустойчивое равновесие становится устойчивым» (1948, стр. 210).

Так же основательно Ковалевский разбирает филогенетические преобразования зубной системы и конечностей парнопалых копытных, на рассмотрении которых мы однако останавливаться не будем, так как и приведенные выше примеры достаточно хорошо разъясняют нам его взгляды на соотношение формы и функции. Следует только отметить, что ни одна деталь строения не осталась незамеченной ученым. Любая фасетка кости, желобок или бугорок и т. д., сами по себе незначительные, приобретали у него огромное значение, становились необходимым звеном в цепи филогенетических преобразований органов.

Исследуя форму той или иной части Ковалевский выяснял ее функциональное значение, искал коррелятивные связи с другими частями, устанавливал способы переходов, через которые прошли органы в процессе эволюционного развития. Необходимо только подчеркнуть, что все, выставленные Дарвином «способы перехода», нашли свое отражение и в работах Ковалевского. Так как этот ученый освещал преобразования органов и их функций на общем фоне филогенетической истории групп копытных животных, то указанные переходы чаще всего выступали не разрозненно, но проявлялись совместно, переплетаясь друг с другом, переходя друг в друга и замещаясь друг другом. Поэтому, чтобы выделить из общего комплекса отдельные способы перехода, от читателя требуется известное внимание. Здесь, по-видимому, нет необходимости снова перечислять все те «способы перехода», которые, вслед за Дарвином, были прослежены Ковалевским. Следует только отметить, что этим ученым установлены и некоторые новые способы филогенетических изменений органов и их функций, предвосхитившие позднейшие «открытия» других ученых.

Подытоживая все то, что сделано Ковалевским в области изучения вопроса о соотношении формы и функции следует подчеркнуть, что во всех его палеонтологических работах совершенно отчетливо выступает примат функции над формой. Этот ученый ясно показал, что изменение функции вызывает морфологические преобразования органов, что при всей взаимосвязанности формы и функции ведущая роль принадле-

жит все же функции. Толчком для изменения функции служат меняющиеся внешние условия существования.

Исторический аспект изучения строения органов и их функций, которым пронизаны все работы Ковалевского, явил себя классическим методом палеонтологических исследований (L. Dollo, 1909; Л. Ш. Давиташвили, 1948), которому следовали многие крупнейшие палеонтологи мира, как А. П. Павлов, 1884; Н. Osborn, 1893; Dollo, 1909; Abel, 1929; А. П. Карпинский, 1945; В. П. Амалицкий, 1896; А. А. Борисяк, 1928 и другие.

СООТНОШЕНИЕ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ В ПРЕДСТАВЛЕНИИ РАННИХ ДАРВИНИСТОВ-МОРФОЛОГОВ

Кроме палеонтологов, вопросами филогенетического преобразования органов и их функций начали заниматься и многие морфологи (анатомы и эмбриологи), принявшие эволюционную теорию Дарвина. Хотя палеонтология и давала прямое доказательство филогении, но это она делала опираясь только на форму и, по существу, лишь по форме выясняла функцию органа. Наоборот, морфология служила косвенным доказательством эволюции, но зато могла эмпирически, на сравнительном материале, проследивать форму и функцию в их непосредственной связи.

В числе первых морфологов, приступивших к исследованию филогении, был Э. Геккель. Дарвин с большим одобрением отнесся к начинаниям этого ученого. «Профессор Геккель, — писал Дарвин, — недавно посвятил свои обширные познания и талант изучению того, что он называет филогенией, или линиями родства, связывающими все органические существа... Этим он смело сделал большое начинание и показал, каким образом в будущем будет строиться классификация» (Ч. Дарвин, Соч. т. 3, 1939, стр. 623).

Геккель, действительно, сделал очень много в этом направлении, посвятив разработке вопросов филогении значительную часть своей научной деятельности. Основную задачу в изучении филогении этот ученый видел в том, чтобы проследить, пользуясь методом «тройного параллелизма», генетические связи и отношения различных групп животных в историческом плане. И он действительно создал всеобъемлющую и связную филогенетическую систему, или, как он сам ее назвал, «историю миротворения» и построил обобщенное родословное дерево органического мира. Конечно, построения Гек-

келя в отдельных деталях во многом были гипотетическими, частично устарели, но основная идея, заложенная в его схеме, сохранила свое значение и до настоящего времени. Что же касается соотношения формы и функции, то Геккель специально не занимался изучением этого вопроса, но свое отношение к нему он высказал, главным образом, в связи с обсуждением проблемы взаимосвязи онтогенеза и филогенеза и филогенетических изменений организмов.

По Геккелю, филогенетическим развитием управляют две «образовательные силы» — наследственность и приспособление. Эти последние, взаимодействуя между собой, создают бесконечную сложность физиологических явлений, которые обуславливают образование новых форм. Поэтому, успех филогенетических исследований, по мнению этого ученого, мог быть обеспечен тесным сотрудничеством морфологии с физиологией. Однако, как отмечает Геккель, все филогенетические построения делались только на морфологической основе без участия физиологии. Он понимал, что наряду с изучением онтогенеза и филогенеза формы, следовало бы заниматься и изучением онтогенеза и филогенеза функций. Но, как справедливо говорит этот ученый, физиология развивалась весьма односторонне, игнорируя сравнительный и исторический метод исследования и совершенно не занималась изучением важнейших функций развития — наследственности и приспособляемости. «Почти все, что нам до сих пор известно относительно наследственности и приспособляемости, — писал Геккель, — добыто трудами морфологов, а не физиологов. Последние столь же мало занимаются изучением функций развития, как и изучением развития функций (Геккель, 1940, стр. 183). Между тем, важность такого изучения очевидна уже потому, что «история развития форм... одновременно является историей развития функций» (там же, стр. 182).

Хотя, по словам Геккеля, основная задача морфологии и заключается прежде всего в том, чтобы проследивать развитие формы тела и его органов, внешние и внутренние морфологические взаимоотношения, морфолог тем не менее должен всегда помнить, что «рука об руку с развитием формы идет и развитие функций» (там же, стр. 181).

Приведенные соображения Геккеля как будто говорят об одновременном изменении и формы и функции. Однако это впечатление только кажущееся. Дело в том, что этот ученый видел общую причину филогенетической изменчивости организмов и их органов во внешних условиях существования.

Абиотические и биотические факторы среды определенным образом влияют на организм, вызывают с его стороны ответную реакцию противодействия, сопровождаемую сначала изменением привычек, а затем и функций и, наконец, изменением их строения. «Вызываемое таким образом изменение формы, преобразование, — писал Геккель, — никогда не является исключительно непосредственным следствием внешнего влияния, но всегда встречается с соответственным противодействием, самодеятельностью организма, в виде привычки, упражнения, употребления или неупотребления органов» (1908, стр. 170). Ответная реакция, противодействие организма внешнему воздействию среды, по Геккелю, глубоко затрагивает и физико-химические свойства тела, изменяет в нем обмен веществ, что сказывается затем на преобразовании морфологических структур. «Все эти и еще многие другие крайне важные воздействия, — подчеркивал Геккель, — более или менее изменяющие все ткани организма в их материальном составе, должны быть приняты здесь при обмене веществ. Сообразно с этим приспособление обращается в результат всех материальных изменений, вызываемых внешними условиями существования в питании элементарных частей организма, влиянием окружающего мира в обмене веществ и в росте его» (1908, стр. 162).

Эти слова Геккеля можно понять так, что в процессе филогенетических преобразований органов сначала происходит изменение функций, а затем и изменение формы. Функция преобразует форму и строение органов.

Преобразования функций и органов, совершающиеся в результате взаимодействия организмов и среды, а также под влиянием внутренних физиологических процессов, подвергается, по мнению Геккеля, — контролю естественного отбора. «Неизбежным следствием естественного отбора, — писал он, — является чрезвычайно существенный момент физиологического разделения труда (эргономия) и связанное с ним расщепление форм (полиморфизм). Нередко рука об руку с этим идет и смена работы (или изменение функции-метергия). Все эти явления объясняются дифференцированием или «дивергенцией признаков» (1940, стр. 276).

На формообразовательную роль функции указывали и некоторые другие морфологи—эмбриологи. Так, Ф. Кейбель (1898), изучавший на большом сравнительно-эмбриологическом материале гетерохронные сдвиги во времени закладки и скорости развития органов в онтогенезе, находит, что гетеро-

хронии в какой-то мере связаны с функцией органов. Он полагает, что время закладки органов зависит от времени, когда они должны начинать функционировать, что, в свою очередь, зависит от состояния условий среды, в которых протекает развитие зародышей. Это, по-видимому, должно означать следующее. Если в изменившихся внешних условиях некоторые органы у потомков во взрослом состоянии должны начать функционировать раньше, чем они функционировали у предков, тогда и закладка таких органов должна теперь происходить на более ранних стадиях онтогенеза по сравнению с тем, как это происходило в прошлом. И наоборот, запаздывание начала функционирования того или иного органа влекло за собой и соответствующее запаздывание его закладки в онтогенезе.

Влияние функции на формирование органов в онтогенезе и филогенезе мы находим и в работах другого известного эмбриолога Е. Менерта (1898). По мнению этого автора, прогрессивное или регрессивное развитие органов тесно связано с характером их функционирования. Именно, прогрессивное и регрессивное развитие органов обусловлено их упражнением или неупражнением в дефинитивном периоде жизни животного. Менерт считает, что органы, которые не упражняются в дефинитивном состоянии, не могут развиваться и расти. Изменение функциональной деятельности органа в ряду поколений, по его мнению, отражается изменением эмбрионального развития у потомков. Ослабление или прекращение функции органа ведет последовательно к частичному или полному угасанию энергии развития. И наоборот, повышение функциональной деятельности в филогенезе обуславливает повышение индивидуальной энергии развития. Усиленное упражнение органа в период активной жизни животного наследуется у потомков в виде ускорения эмбрионального развития зачатка этого органа. Отсутствие упражнения приводит к дегенерации и наследуется в виде задержки развития. Мы видим, что у Менерта, изменение формы органа и даже его судьба, т. е. развитие или дегенерация, поставлены в полную зависимость от деятельности взрослого организма и функций его органов.

В пользу руководящей роли функции в процессе филогенетического преобразования органов решительно высказался крупнейший сравнительный анатом раннего последарвиновского периода К. Гегенбаур. Этот ученый, много сделавший для развития сравнительной анатомии, перестроивший эту науку на эволюционных началах, занимался изучением почти всех

систем органов позвоночных и особенно скелета. Хорошо известны его работы о метамерном строении черепа и о происхождении конечностей наземных позвоночных из архиптеригия, как исходной формы, и путях его филогенетического развития.

Всякое филогенетическое преобразование органов, по Гегенбауру, не только связано, но и целиком зависит от изменения функций. Мало того, сама форма представляет собой отображение функции. Любое органологическое дифференцирование, вычленение или новообразование органа, словом все, что возникает в животном заново, обусловлено функцией как формообразующим фактором. «Функция лежит в начале, а не в конце органологического дифференцирования» — подчеркивал Гегенбаур (1898, стр. 19).

Но отмечая ведущую роль функций в видоизменении органов Гегенбаур сам по существу, не занимался выяснением взаимоотношения формы и функции в филогенезе, а остался верным основным принципам сравнительной анатомии — изучению морфологических структур, их гомологии и типологии. Изучением функций, по его мнению, должна заниматься физиология, хотя и морфология и физиология — эти две ветви биологии, в конце концов преследуют одну общую цель. И хотя функция в филогенезе занимает доминирующее значение, все же в задачу морфолога входит только изучение формы как таковой. «Задача морфологии, — говорит этот ученый, — это выяснение материального субстрата функций, формы тела и его частей, а также объяснение этой формы (1870, стр. 3).

На ведущую роль функций в филогенезе указывали и многие другие морфологи второй половины XIX века, усвоившие эволюционные идеи Дарвина. Такую точку зрения особенно горячо отстаивали Торнье (1894), А. Дорн (1875) и другие. Последний, кроме того, выдвинул «Принцип смены функций» как закономерность, имеющую общее значение, на разборе которой нам придется остановиться несколько позднее в виду того исключительного значения, которое и до сих пор придается этому «принципу» при обсуждении вопросов, связанных с филогенетическим преобразованием органов и их функций.

Итак, мы видим, что все ранние дарвинисты, как палеонтологи, так и морфологи — неонтологи, несмотря на различия изучаемого материала, придерживались одного общего мнения на ведущую роль функции в процессе филогенетиче-

ского преобразования органов и что приобретенные под воздействием функций особенности постепенно закрепляются в ряду поколений.

ДВЕ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ НА НАСЛЕДУЕМОСТЬ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИОБРЕТЕНИИ

Выше было показано, как решался вопрос о роли формы и функций в ходе филогенеза ранними ортодоксальными дарвинистами. Мы видели, что все они, обсуждая вопросы филогении и выясняя структурные и функциональные преобразования органов, в основном руководствовались положениями Дарвина о «способах перехода», учитывая при этом и влияние употребления или неупотребления органов, т. е. так, как поступал в подобных случаях и сам Дарвин. Для всех них было характерно единодушное признание ведущей роли функции в эволюции. Однако далеко не все натуралисты следовали в данном вопросе установкам Дарвина. Уже вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» возникли два новых течения в биологии, которые избрали в качестве отправного пункта не «способы перехода», а другие положения Дарвина, а именно, положения о неопределенной и определенной изменчивости. В данном случае мы имеем в виду течения или направления, получившие в свое время названия, соответственно, неодарвинизм и неоламаркизм. В каждом из этих течений определился свой особый и прямо противоположный друг другу подход к объяснению взаимных отношений между формой и функцией.

Неодарвинисты, опиравшиеся на положение о неопределенной изменчивости, которая представлялась им случайной, спонтанно возникающей в организме независимо от влияния среды, полагали появление новой формы сразу, в результате перестройки наследственного вещества. Функция, по их мнению, не оказывала никакого преобразующего воздействия на форму по той причине, что результаты функциональных изменений не закреплялись в потомстве, т. е. были ненаследственными.

Неоламаркисты, исходя из представления об определенной изменчивости, отстаивали противоположную точку зрения. По мнению сторонников неоламаркизма, воздействие среды сразу же приводит к приспособительным результатам. При этом сначала изменяется характер употребления или неупотребления, результаты которых обязательно наследуют-

ся, а затем уже происходит и изменение строения органов. Многие сторонники этого последнего течения умаляли, а иногда и вовсе игнорировали роль естественного отбора в эволюционном процессе.

Здесь мы должны ближе познакомиться с воззрениями некоторых виднейших представителей обоих этих течений по разбираемому нами вопросу.

Основоположник неodarвинизма А. Вейсман начинает изложение своих взглядов на соотношение формы и функции с критики Ламарка.

«С первого взгляда, — пишет Вейсман, — мнение Ламарка может показаться правильным. На самом деле, упражнение укрепляет органы, неупотребление их ослабляет... мы можем даже, вообще, согласиться с тем положением, что каждый орган упражнением укрепляется, а от неупражнения ослабевает и в этом отношении рассуждения Ламарка можно бы признать вполне основательными. Но при этом предполагается существование такого явления, которое уже не столь очевидно, а именно, наследственная передача таких функциональных усилений или ослаблений органа от поколения к поколению... Я лично сомневаюсь в возможности такой передачи и поэтому не могу признать реального значения за принципом Ламарка, поскольку он основан на непосредственном действии функционирующего органа» (1905, стр. 25).

Одновременно Вейсман не соглашается и с Дарвином в той части, в которой великий натуралист признает влияние на эволюционный процесс соотносительных изменений, но главным образом, прямого воздействия измененных жизненных условий и употребления или неупотребления органов. Единственным, притом всемогущим фактором эволюции, Вейсман признавал только естественный отбор, действием которого он пытался объяснить все происходящее в живой природе явления приспособления, в том числе и органическую целесообразность (там же, стр. 68). На многочисленных примерах покровительственной окраски насекомых, их гусениц и личинок, на фактах симбиоза, инстинктах и т. д., на разборе которых останавливаться в данном случае нет необходимости, этот ученый старался доказать, что все эти особенности выработались исключительно под воздействием естественного отбора и без участия функций.

Отвергая, таким образом, наследование функциональных приспособлений и возлагая всю ответственность за эволюционные преобразования только на естественный отбор, Вейс-

ман все же оказался перед необходимостью объяснить, каким образом возникают наследственные изменения, которые, собственно и могли, по его мнению, доставлять материал для отбора.

Объяснение происхождения наследственных изменений этот ученый дал в своей, весьма тщательно разработанной, «теории зародышевой плазмы».

Смысл этой теории, кратко, заключается в том, что живая субстанция подразделяется на две части: на зародышевую плазму и на сому. Зародышевая плазма непрерывно передается от поколения к поколению, полностью автономна, не стоит в какой-либо зависимости от остального тела и не подвержена воздействию внешних условий. Что же касается сомы, то она является, по существу, только хранилищем наследственного вещества, сама по себе преходяща, смертна. Только сома способна изменяться под воздействием функций. Таким образом, только зародышевая плазма в целом оказывается носителем наследственности.

Конкретными единицами наследственности являются детерминанты. Последние состоят из еще более мелких элементов-биофоров. В свою очередь детерминанты группируются в особые комплексы — иды. Такова, в основном, структура зародышевой плазмы.

Поскольку детерминанты являются конкретными единицами наследственности, нам необходимо познакомиться с теми их свойствами, которыми их наделил Вейсман.

Специфической особенностью детерминантов, по Вейсману, является их постоянное размножение в течение всего онтогенеза. Кроме того, они делятся на биофоры, которые, затем, проникая через оболочку ядра, выходят в цитоплазму. Здесь между ними разыгрывается борьба за пищу и место (в соответствии с идеей В. Ру, 1881, о борьбе частей в организме). В результате такой борьбы одни биофоры погибают, другие сохраняются и новые их сочетания вызывают изменения в строении клетки (1905, стр. 460). Новые сочетания детерминантов происходят также и при амфимиксисе и это опять таки приводит к наследственным изменениям. Появляющиеся новые признаки не являются приспособительными. Только естественный отбор сохраняет организмы с полезными признаками и устраняет все то, что оказалось неприспособленным.

Другой особенностью детерминантов является то, что они «не при всех обстоятельствах производят всегда одно и то же

образование, но что они... принимая участие в ходе развития при нормальных внешних условиях производят нормальную часть, при необычных же влияниях, если только они не исключают всякой возможности развития, — часть ненормальной формы» (1905, стр. 465).

В приведенных словах Вейсмана можно обнаружить ту мысль, что детерминанты, оказывается, способны поддаваться внешнему влиянию. Еще более четко эта мысль проявляется в другом высказывании этого ученого, где он говорит, что «отдельные детерминанты или группы их всегда способны поддаваться различным внешним влияниям» и что клетка «изменяет влияние детерминанты соответственно своему качеству» (там же, стр. 468).

Наконец, третьей специфической особенностью детерминантов и биофоров является то, что они не могут создаваться вновь потому, что они «имеют за собою филогенез, историю, которая обуславливает то, что они могут произойти только из себе подобных» (там же, стр. 497).

Из приведенных положений вполне ясно выступает принципиальное различие между взглядами Вейсмана и Дарвина. Если Дарвин отводил подобающее место наследованию функциональных приобретений, то Вейсман, наоборот, полностью их отрицал. Эти расхождения в свою очередь покоятся на более глубоких расхождениях в понимании характера воспроизведения. Дарвин, как известно, представлял себе процесс воспроизведения так, что зрелый организм в определенный период своей жизни заново продуцирует зародышевые клетки, которые после оплодотворения развиваются в новый организм — таким образом осуществляется воспроизводство жизни вида. У Вейсмана мы видели совсем иной подход к этому вопросу. По мнению этого ученого, зародышевая плазма осуществляет непрерывный процесс самовоспроизведения, продолжающийся во веки веков, нечто похожее на постоянно растущее корневище, которое периодически отпускает от себя наружу отростки в виде соматических образований — организмов с их органами и функциями.

При таком понимании развития, естественно, должно вытекать заключение, что никакие функциональные приобретения наследоваться не могут. Это и было постулировано Вейсманом. Влияние функций ограничивается только телесными структурами в пределах индивидуальной жизни организма, сама же зародышевая плазма каким-либо внешним влиянием подвергаться не может.

И все же, как ни кажется стройной в своем общем виде, теория Вейсмана оказывается непоследовательной в частности, в особенности, когда это касается самой зародышевой плазмы. В самом деле, если дифференциальные элементы зародышевой плазмы — детерминанты и биофоры — ведут между собой борьбу за пищу и место, в результате чего одни погибают, а другие выживают, то невольно возникает вопрос, чем обусловлен в этой борьбе успех одних и неуспех других детерминантов? Можно, вероятно, думать, что результат предполагаемой «борьбы за существование» должен зависеть от качественных особенностей детерминантов, от их свойств и специфической жизнедеятельности. Как живые образования, детерминанты обладают способностью к обмену веществ и состава пищи, которую они потребляют, должен, по-видимому, оказывать известное влияние как на самый обмен, так и на молекулярное строение зародышевой плазмы. И мы видели, что сам Вейсман вынужден был признать такое влияние, а значит, и признать определенную зависимость детерминантов от внешнего (стр. 468), что очевидно должно означать также их приспособление к внешнему. Но далее, все указанные отправления детерминантов как питание, обмен веществ, борьба между собой, представляют собой по существу их функции и их жизнедеятельность есть не что иное как функциональная деятельность. Кроме того, производство сомы и ее производных представляет собой функцию зародышевой плазмы. И так как все это происходит в самой зародышевой плазме, изменения которой, по Вейсману, являются наследственными, то отсюда, должен был последовать вывод, что и функциональные изменения, которые в ней совершаются, должны как будто тоже наследоваться. Но такой вывод, который, естественно, с легкостью напрашивался сам собой, противоречил бы основному строю теории зародышевой плазмы. В этом случае пришлось бы признать, хотя бы только для самой зародышевой плазмы, наследуемость функциональных приобретений, что, очевидно, идентифицировало бы между собой зародышевую плазму и сому. Поэтому Вейсман, сознательно или бессознательно, обошел молчанием этот вопрос. Это позволило ему перенести все те процессы, которые как-то связывались с деятельностью функций, только на соматические структуры, освободить зародышевую плазму из под влияния функций и таким образом отделить наследственное вещество от остального тела. Последствия такого разъединения сказались в том, что функция стала пониматься как

придасток сомы, как нечто второстепенное, а потому не играющее никакой роли в эволюции.

Филогенетические преобразования, по Вейсману, носят исключительно структурный характер. Зародышевая плазма создает сому, организует ее в ходе онтогенеза, а сома уже, в свою очередь, определяет функции морфологических структур. Отсюда — форма управляет функцией. Правда, в индивидуальной жизни функция может оказывать некоторое воздействие на форму, но это воздействие оказывается ненаследственным.

Появление теории зародышевой плазмы было вначале встречено натуралистами неодобрительно. Вейсман жаловался, что некоторые биологи отвергали ее как произвольную и недопустимую, как бесполезную игру фантазии (1905, стр. 480). Однако очень скоро положение заметно изменилось и теория нашла своих сторонников, особенно среди представителей вновь зарождающейся науки — генетики. С этого времени началось повальное отрицание наследования признаков, возникающих под влиянием изменившихся функций, а следовательно, отрицание ведущей роли функции в филогенетическом преобразовании организации животных.

Независимо от Вейсмана, но к сходным результатам, пришел английский антрополог Ф. Гальтон (1869). Этот ученый предложил свою теорию наследственности (теорию «корневища»), которую противопоставил теории «пангенезиса» Дарвина.

Сущность его теории сводится к следующему: носителем наследственности является особое «основное вещество», которое характеризуется исключительным постоянством и передается от поколения к поколению по принципу «корневища». Это происходит таким образом: «основное вещество» отделяет от себя некоторую часть, которая используется на построение тела организма, а остающаяся часть сохраняется в виде воспроизводительных элементов, предназначенных для будущего потомства. У потомка этот процесс разделения «основного вещества» повторится снова; и так далее, до бесконечности.

Исходя из такого представления о природе «основного вещества», Гальтон оспаривает возможность какого-либо влияния телесной субстанции на воспроизводительные элементы, глубоко запряганные в теле организма. Это свое положение он постарался подкрепить экспериментально с применением статистического метода, который показал, что любое

изменение органа у потомка обладает склонностью возвратиться к исходному положению, к средней норме, которая была свойственна данному виду. Такой, постоянно наблюдающийся возврат к исходному состоянию обусловлен, по Гальтону, постоянством «основного вещества». Отсюда ученым был сделан вывод, что изменения в органах, вызванные воздействием внешних условий, не отражаются на основном веществе, не вызывают в нем соответствующих изменений. Следовательно, особенности, приобретенные организмом под влиянием внешних условий, а также результаты употребления или неупотребления, наследоваться не могут.

Известный биогеограф А. Уоллес еще в 1882 году также высказался против наследования признаков, приобретенных под воздействием упражнения. Позднее в своей книге «Дарвинизм», вышедшей в свет в 1891 г. (в русском переводе — в 1898 г.), Уоллес полностью присоединился к воззрениям Вейсмана и Гальтона. Представления Уоллеса, основанные на обычном рецентном зоологическом материале, более доступны для восприятия нежели построения Вейсмана и Гальтона с их абстрактными — «зародышевой плазмой» и «основным веществом». Это позволяет нам лучше понять его взгляды.

Как известно, Уоллес одновременно с Дарвином высказал мысль о трансформации видов в результате действия отбора. Понятна поэтому та страсть, с которой этот ученый отстаивает исключительную значимость естественного отбора, считая его чуть ли не единственным могущественным творцом эволюции.

Для того, чтобы естественный отбор проявил свое действие, необходимо, по Уоллесу, чтобы были в наличии многочисленные и притом случайные изменения. Именно только случайные изменения доставляют материал для отбора. Естественный отбор сохраняет только те изменения, которые оказываются полезными и устраняет те из них, которые не приносят организму никакой пользы или являются вредными. Исходя из соображения, что для естественного отбора нужны исключительно только случайные изменения, Уоллес резко критикует представление об унаследовании приобретенных признаков, полученных в результате употребления или неупотребления органов, полагая, очевидно, что приобретенные таким путем признаки делают ненужным всякий отбор, так как сразу же оказываются приспособительными. Таким образом, этот ученый полностью исключает влияние функций на эволюционный процесс.

Однако последовательность построений Уоллеса сразу же нарушается как только он переходит к конкретным фактам, которыми иллюстрирует появление изменений, где, как мы увидим, немедленно проявляется необходимое участие функций. Приведем некоторые примеры, взятые из книги этого ученого «Дарвинизм».

Так, говоря об изменении привычек в связи с изменившимися условиями существования, Уоллес замечает, что «все это может быть средствами, которыми животные пользуются, чтобы поставить себя в гармонию с новыми условиями, а переживание только таких особей, которые достаточно уклоняются именно в погребном направлении, вызывает и необходимые изменения в строении и отправлениях» (1911, стр. 112). Далее, говоря об островных насекомых с недоразвитыми или совсем утраченными крыльями, ученый отмечает, что «насекомые, для которых крылья не были абсолютно необходимы, избегали серьезной опасности, оставляя их без употребления, и поэтому крылья их уменьшились в размерах или совершенно утратились» (там же, стр. 113). Наконец, полемизируя с Майвартом по поводу полезности недоразвитых органов, Уоллес уже прямо прибегает к понятиям употребления и неупотребления. То, что относится «к зачаточным или недоразвитым органам, — утверждает Уоллес, защищаясь от нападок Майварта, — объясняется неупотреблением, которое ведет к уменьшению (их) размера» (там же, стр. 153, подстрочное примечание).

Итак, оказывается, привычки могут оказывать влияние на изменение в строении и отправлениях органов, а отсутствие употребления вызывает недоразвитие и даже полное исчезновение органов. Таков финал, к которому пришел Уоллес. Мы видим, что начав с опровержения возможности наследования приобретенных под влиянием изменившихся функций новых признаков, этот ученый, в конце концов, пришел к признанию такого наследования. В своем стремлении отстоять исключительность естественного отбора и случайность изменений, на которых он базируется и при этом отгородиться от упражнения, которое, якобы, упраздняет отбор, Уоллес, как ни странно, обнаружил, что между отбором и употреблением существует определенная связь и зависимость. Так, например рассуждая о том, что естественный отбор сохраняет только полезные изменения, он вдруг увидел, что полезность признака определяется характером употребления. Это обстоятельство повело за собою признание, что употреб-

ление и отбор по существу неотделимы друг от друга. «Вместе с тем обстоятельством — писал Уоллес, — что **употребление** неразрывно связано с **пользой** органа, делает невозможным устранение деятельности отбора в естественных условиях» (там же, стр. 501, подчеркнуто Уоллесом). Так, через понятие полезности, этот ученый пришел к признанию необходимости связи между естественным отбором и употреблением органов.

На позициях отрицания наследования результатов употребления или неупотребления органов, а следовательно, отрицания ведущей роли функции в эволюции, стоял также и К. Эмери (1896).

Теперь обратимся к сторонникам неоламаркизма, избравшим в качестве предпосылки для объяснения факторов эволюции определенную изменчивость Дарвина и отстаивавшим прямое наследование приобретенных признаков и посмотрим, какими доказательствами они подкрепляют эти свои убеждения.

Одним из первых неоламаркистов был известный английский философ Г. Спенсер (1870). Он доказывал, что естественный отбор недостаточен для объяснения многих сторон эволюционного процесса и что важнейшими факторами, определяющими изменяемость видов являются употребление органов, прямое влияние среды и наследование приобретенных признаков. В качестве примеров он приводит наследственное развитие вымени у коров и коз, укорочение конечностей, челюстей и рыла у домашних свиней, ослабление жевательной мускулатуры у собак, которых человек приучил питаться мягким кормом, и другие многочисленные примеры подобного рода. Новые признаки, по Спенсеру, формировались постепенно, путем суммирования в многочисленном ряду поколений. Они не могли произойти вследствие одновременных самостоятельных благоприятных уклонений, но явились результатом постоянного употребления или неупотребления.

Отстаивая постепенность развития новых признаков и выработку приспособлений путем употребления Спенсер, разумеется, не опирался на факты их исторического становления, но как философ, прибегал к чисто логическим доводам. Процесс приспособления он выводил из чередования нарушения и восстановления равновесия между организмом и внешними условиями. В изменившихся условиях происходит, по его словам, нарушение равновесия между организмом и средой, меняется способ употребления органов, что, в свою

очередь, вызывает и их изменение. Полученные таким путем новые признаки будут находиться в соответствии с изменившимися внешними условиями и равновесие восстанавливается. Вновь приобретенные организмом особенности, усиливаясь в ряду последовательных поколений, завершаются выработкой строения, полностью приспособленного к изменившимся условиям (1870, стр. 331). Таким образом, Спенсер исключал какую-либо значимость для эволюции случайных изменений, перенося центр тяжести в этом вопросе на употребление или неупотребление органов. Иначе говоря, ведущее значение придавал функции, форма же играла подчиненное значение.

Видное место в формировании неоламаркистского течения занимал крупный американский палеонтолог Э. Коп. Этот ученый весьма критически относился к естественному отбору. По его мнению, естественный отбор способен только ограничивать, определять, сохранять или разрушать уже существующее, но он не может объяснить происхождение «наиболее приспособленного» (Соре, 1887, стр. 174). Коп полагал, что первопричиной, управляющей эволюцией, является особая энергия или сила роста — батмизм, которая действует путем замедления для ускорения развития, причем безотносительно к определенной пользе. Полезные особенности, по Копу, развились вследствие местного проявления силы роста под влиянием употребления. Организмы в периоде роста гораздо восприимчивее к изменяющим внешним влияниям и поэтому более способны претерпевать изменения в строении своих органов (там же, стр. 29). Все то, что приобретает в результате употребления или под воздействием среды, по Копу, закрепляется наследственностью. Наследственность, в своей основе, сходна с памятью. Поэтому объяснение наследования приобретенных признаков этот ученый находит в так называемом «мнемогенезе». «Если наследственность является формой памяти, — пишет Коп, — то ее законы должны походить на законы психической памяти» (1904, стр. 493).

В подкрепление развиваемых положений Коп приводит большой фактический материал. В частности он разбирает вопрос о происхождении строения конечностей однопалых и парнопалых копытных млекопитающих и объясняет их преобразование изменением характера движений, ссращением и вытяжением при постоянном употреблении на твердой поч-

ве. Так, на твердой почве у предков лошадей средний палец должен был сильнее упражняться, поэтому он выигрывал как в силе, так и в развитии. Все усиливавшееся употребление этого пальца требовало и усиленного питания, что осуществлялось за счет коротких боковых пальцев, которые вследствие этого все больше уменьшались пока после длинного ряда поколений не исчезли полностью. Наоборот, на мягкой почве, в силу однозначных причин, развились двупалые конечности у парнокопытных.

Все другие приводимые Копом примеры и выводы из них построены на тех же доказательствах, обосновывающих преобразование форм в результате функциональных изменений или под прямым воздействием внешних условий. Однако над всем этим господствует батмизм, сила роста, которая приводит в движение живую, но саму по себе косную, материю, так сказать, одушевляет последнюю. «Эволюция, — подчеркивает Коп, — есть рост души, а душа есть отец форм в живой природе» (там же, стр. 505).

Как видим, Коп несколько не преуспел в доказательствах своей концепции. Факты, которые он привел в подтверждение своих взглядов остались лежать мертвым грузом, а его спекуляции привели его к психоламаркизму.

Основатель учения об «ортогенезе», тюрингенский зоолог Т. Эймер, сходным образом толкует эволюцию как «органический рост», идущий в строго определенных направлениях. Эволюционные преобразования происходят, как он думает, под воздействием физико-химических факторов среды и закрепляются наследственно. «Согласно моим исследованиям, — пишет Эймер, — главной причиной видоизменения является органический рост (органофизис), происходящий в результате воздействий климата и пищи на плазму, выражением которого является определенно направленное развитие (ортогенез)» (Eimer, 1897, часть II, стр. 1).

Таким образом, хотя Эймер и говорит о прямом изменяющем воздействии на организмы условий существования и о наследовании приобретенных признаков, в его взглядах явно проступает автогенетическая тенденция. Из них, во всяком случае, определенно следует, что филогенетическое развитие совершается ортогенетически, независимо от воздействия среды. Факторы среды у него играют роль только внешних раздражителей, они не могут изменить принятое направление развития.

Обращением к ортогенезу и автогенезу, а также к различным «силам роста», «психической памяти» и т. д. для объяснения внутренних механизмов эволюции, был дан толчек к перерастанию неоламаркизма (механоламаркизма) в психоламаркизм. Сначала сравнительно робкое (см., например, E. Hering, 1870), это направление вскоре приняло явно виталистическую окраску и по существу порвало не только с материализмом, но изменило и самому учению Ламарка, именем которого оно прикрывалось. Что же касается отстаиваемого неоламаркистами примата функции над формой, наследования результатов упражнения или неупражнения органов, то их доказательства подобного наследования оказались мало убедительными. В виду того, что филогенетическое развитие подчинено ими ортогенезу, батмизму и прочим непонятным силам, воздействие функций на форму оказалось чисто поверхностным, не затрагивающим структурную основу организмов и, следовательно, не играющим решающей роли в эволюции.

Итак, еще во второй половине XIX века, уже на почве эволюционизма, снова возродились две концепции, одна из которых придавала ведущее значение в эволюции форме, а другая — функции. Если у Дарвина и ортодоксальных дарвинистов понятие о естественном отборе уживалось с представлением об употреблении и неупотреблении органов, а форма понималась в неразрывной связи с функцией, то общими усилиями сторонников этих двух концепций эта связь была расторгнута. Мирное сосуществование формы и функции с одной стороны и естественного отбора и употребления органов — с другой, оказалось таким образом кратковременным. Форма оказалась в состоянии конфликта с функцией, а естественный отбор — с употреблением органов. Неодарвинизм, выразив презрение к Ламарку, вместе с тем отошел и от Дарвина и впал в абсолютный автогенез. Однако этот жесткий автогенез оказался весьма непоследовательным и в затруднительных случаях, как, например, при объяснении главным образом рудиментарных органов, неодарвинисты вынуждены были, как мы видели, обращаться к фактору неупотребления органов, объяснять подобные факты влиянием функций. Спекулятивный характер выдвинутой неодарвинизмом теории наследственности, а по существу, полное незнание механизмов наследования привели к тому, что такие науки как палеонтология и физиология не признали этой теории, а экспериментальная эмбриология вскоре тоже отошла от нее

(см. П. П. Иванов, 1937, стр. 35). В свою очередь неоламаркизм в доказательствах примата функции над формой опирался на поверхностное, созерцательное толкование явлений наследования, игнорируя внутреннюю природу самого организма, способность последнего самостоятельно перерабатывать поступающую извне информацию. Природа организма оказалась для неоламаркистов непостижимой. Поэтому они и вынуждены были выдумывать некие таинственные силы вроде батмизма, мнемы и прочих таинственных непонятных агентов, с помощью которых пытались объяснить эволюцию. А это не что иное, как тот же автогенез. Дарвин как будто предвидел этот конфуз неоламаркизма, когда он предупреждал, что характер изменений зависит не только от воздействия внешних условий, но и от природы самого организма (1939, стр. 367). Влияние внешних условий, подчеркивал гениальный ученый, «имеет не большее значение, чем имеет природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении свойства [вспыхнувшего] племени» (там же, стр. 277).

Результаты приведенного спора между сторонниками двух альтернативных концепций показывает, что ни одна из них не смогла привести сколько-нибудь удовлетворительного доказательства тому, что же является ведущим в эволюции — форма или функция. Очевидно, для такого доказательства еще не созрели необходимые условия.

Здесь уместно кратко напомнить еще об одном толковании взаимосвязи формы и функции, которое сложилось в одном из разделов эмбриологии — механике развития.

Основатель «механики развития» В. Ру (1895) много внимания уделил разработке вопросов, связанных с соотношением формы и функции. Полагая, что метод наблюдения и описания недостаточен для познания процессов индивидуального развития, Ру прибегает к экспериментальному методу активного воздействия на ход эмбриогенеза. Цель подобного предприятия — установить и объяснить причины развития, вскрыть механизмы детерминации, дифференциации и роста частей зародыша и т. д. Основной задачей, которую поставил себе этот ученый, было выяснение того, как формировались функциональные приспособления. Для этого он экспериментально исследовал тонкие функциональные структуры — кровеносные сосуды, костную ткань и др. Ему удалось показать, что при изменении нормальных функциональных отношений происходит перестройка различных структур не толь-

ко в развивающемся животном, но что и во взрослом состоянии эти структуры обладают большой пластичностью. Так, например, при изменении кровяного давления в эксперименте наблюдалась преобразование вен в артерии и обратно — артерий в вены, а также преобразование капилляров в артерии и вены. Распределение костных пластинок в губчатом веществе костей оказалось зависимым от направления линий наибольшего натяжения и сжатия, оказываемого на кость, формирование суставных поверхностей от трения, и т. д. Подобными экспериментами Ру обосновывал зависимость морфологических структур от функций. Изменение функциональных раздражений и их воздействие на формообразовательный процесс приводит к функциональному приспособлению и, соответственно, морфологической перестройке тканей и органов.

Согласно воззрениям Ру формообразовательная роль функции в процессе онтогенеза не одинакова. По его мнению, индивидуальное развитие организма распадается на два основных этапа. Первый, самый ранний, этап характеризуется тем, что органы развиваются из своих зачатков под воздействием только внутренних, заложенных в этих зачатках, детерминирующих факторов. На втором этапе развитие органов и структур определяется уже влиянием функций, которые окончательно отшлифовывают их форму. Поэтому первый этап Ру назвал «дофункциональным периодом», а второй — «функциональным периодом».

Такое деление онтогенеза на дофункциональный и функциональный периоды произведено этим ученым определенно под влиянием учения Вейсмана о ненаследуемости приобретенных признаков. Так Ру полагал, что наследственными структурами являются только те, которые формируются в первый дофункциональный период. Наоборот, структуры, развивающиеся под воздействием трофических функциональных раздражений оказываются ненаследственными.

Положение Ру о делении индивидуального развития на дофункциональный и функциональный периоды прежде всего наводит на мысль, что он внес нечто новое в понимание взаимоотношения формы и функции. Но если приглядеться к нему повнимательнее, то можно обнаружить, что взгляды этого ученого очень близки, если не идентичны, к таковым неодарвинистов. Самые ранние стадии развития, по Ру, протекают без участия функций, а то, что формируется под воздействием функций во втором периоде, оказывается не наследствен-

ным, а следовательно, не имеющим филогенетического значения.

Подобное толкование Ру индивидуального развития, а равно о значении функций в формировании органов на разных стадиях онтогенеза не встретило одобрения со стороны позднейших экспериментальных эмбриологов. Механика развития отошла от теоретических установок, намеченных Ру. Эта наука сохранила строго экспериментальный подход к исследованиям, но зато потеряла также и интерес к историзму. Новейшими исследованиями было подвергнуто сомнению и положение об афункциональных структурах. Наоборот, было показано, что на любой стадии эмбриогенеза зачатки каждого органа выполняют свойственные им функции, характерные для данной стадии и что в ходе индивидуального развития происходит не только смена формы, но и смена функций развивающихся органов (И. И. Шмальгаузен, 1936; Б. С. Матвеев, 1957; И. А. Аршавский, 1968). Мало того, было показано, что сам процесс морфогенеза органов, особенно когда происходит установление коррелятивных связей между взаимодействующими структурами в ходе развития, может осуществляться только в условиях именно непосредственного функционального взаимодействия (Стрелковский, 1957, стр. 405).

ПОПЫТКИ СОЗДАТЬ ОБЩУЮ ТЕОРИЮ СМЕНЫ ФУНКЦИЙ И ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ

Полемика между неodarвинистами и неоламаркистами, охватившая большинство биологов конца XIX и начала XX века, свелась, как мы видели, только к вопросу о том, наследуются или не наследуются признаки, вновь приобретенные под воздействием функций. Историческое понимание взаимоотношения формы и функции при этом нередко выпадало из поля зрения спорящих сторон. Идея Дарвина о «способах перехода», в которой было дано историческое обоснование изменения органов в тесной связи с их функцией, а также блестящая разработка этой идеи В. О. Ковалевским на примере филогении копытных млекопитающих, были отодвинуты на задний план или основательно забыты исследователями. Между тем, именно идеи Дарвина давали ключ для понимания и последующей разработки вопросов филогенетических преобразований органов и их функций.

Правда, Дарвин, как мы видели, не предпринимал попыток выделить и специально изучить взаимные связи фор-

мы и функции в качестве самостоятельной проблемы, вследствие чего он и не дал общей теории этого важного вопроса. Особенности взаимоотношения формы и функции Дарвин пользовался как средством, как вспомогательным материалом при решении более обширной, более общей задачи — доказательства эволюции и превращения видов путем естественного отбора. Но когда всем ходом развития филогенетического направления выяснилась исключительная важность функций в процессе эволюционных изменений организмов и их органов, тогда неизбежно возникла задача теоретической разработки этого вопроса в качестве самостоятельной проблемы дарвинизма и эволюционной биологии. Необходимость дать теорию формы и функции все более настойчиво проникала в сознание ученых. Такую попытку сделал А. Дорн в 1875 г. в своей книге «Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций» (русский перевод 1937 г.).

Научная деятельность Дорна была, в основном, сосредоточена на выяснении филогенетических отношений и построении родословных связей животных. Работая над происхождением позвоночных этот ученый вместе с тем пытался отыскать и некоторые общие принципы, которым подчинены филогенетические преобразования органов и их функций. Таких основных принципов он находил два. Первый из них — «принцип смены функций» — должен был объяснить такое преобразование строения животных, которое обуславливало прогрессивное их развитие, и второй — «принцип дегенерации» — ответственный за регрессивную эволюцию и объяснявший длительное сохранение низкоорганизованных форм. Здесь нас занимает первый из этих принципов, так как он имеет непосредственное отношение к обсуждаемой нами проблеме.

Уже само название данного принципа указывает на то, что Дорн отводил функции решающее значение в эволюции. Он неоднократно высказывал свое несогласие с глубоко укоренившимся и широко распространенным односторонне-морфологическим методом, который, по его мнению, игнорировал функциональный подход при изучении филогенеза. Ученый настойчиво подчеркивал огромное значение такого подхода, крайне важного для выяснения истории развития структур. Структуры, по его мнению, «представляют собой в конце концов только проекцию содержания и течения функций в виде формы, которые без этого совершенно немислимы» (Дорн, 1939, стр. 171).

Дорн следующим образом формулирует свой «принцип смены функций»: «Преобразование органа происходит путем последовательной смены функций, носителем которых остается тот же орган. Каждая функция есть равнодействующая многих компонентов, из которых один составляет главную или первичную функцию, а остальные представляют собой побочные или вторичные функции. Ослабление главной функции и усиление одной из побочных функций изменяет всю функцию в целом; побочная функция постепенно становится главной функцией, вся функция в целом становится иной, и следствием всего процесса является преобразование органа» (1937, стр. 160).

Сам Дорн так оценивает значение предложенного им принципа смены функций: «В этих словах, — пишет он, — я высказал, мне кажется, принцип, всеобщность значения которого не была до сих пор достаточно оценена, хотя бы его даже и признавали в отдельных случаях и молчаливо принимали его действие» (там же). «В принципе смены функций филогенетическое исследование получает ценное орудие, и мы можем надеяться на разрешение запутаннейших проблем, если привлечем его на помощь при применении всех других методов исследования: эмбриологического, палеонтологического, сравнительноанатомического и физиологического» (там же, стр. 170).

Эти высказывания показывают, какую большую роль отводил Дорн выдвинутому им принципу. По существу он поставил его на уровень закона, о чем говорит характер всеобщности, которая придана этому принципу. Дарвиновы «способы перехода», о которых Дорн был осведомлен, послужили ему, как он сам утверждает, в качестве предпосылки, опираясь на которую он смог сформулировать это свое обобщение. Дорн прямо указывает (1937, стр. 161), что в способах перехода Дарвин высказал «целый ряд важных соображений, почти вплотную приводящих к сформулированному выше принципу».

И не только Дорн, но вслед за ним и многие другие деятели науки согласились, что «принцип смены функций» как бы суммировал результаты всего длинного исторического периода изучения соотношений между формой и функцией, нашел то общее выражение, под которое можно было подвести и которым можно было объяснить любое частное преобразование органов; этим, как будто, был вскрыт источник, из которого черпалась сама возможность такого преобразо-

вания. В подтверждение сказанного приведем только некоторые примеры такой оценки указанного принципа.

Е. С. Рассел (1916) считает «принцип смены функций» выдающимся достижением, позволяющим при филогенетических исследованиях соединить морфологический критерий, который сам по себе слишком абстрактен, с принципом физиологическим (стр. 277).

А. Н. Северцов (1939) следующим образом оценивает обобщение Дорна, подчеркивая при этом, что оно впервые выдвинуто именно этим ученым: «По нашему мнению, — пишет Северцов, — дорновский принцип эволюции является одним из важнейших принципов, разъясняющих нам многие случаи филогенетического развития, и мы можем лишь поражаться таланту автора, который сумел его сформулировать еще в 1875 г.» (стр. 384).

Не менее высоко оценивает этот принцип и И. И. Шмальгаузен (1937). «Принцип смены функций А. Дорна, — говорит этот ученый, — представляет собой логическое развитие взглядов Ч. Дарвина в применении к частным вопросам эволюции органических форм... только А. Дорн придал ему наиболее общую форму и показал его значение для понимания эволюции» (стр. 65).

Относительно признания за «принципом смены функций» значения всеобщности, мы не встретили в литературе каких-либо противоречающих суждений — подавляющее большинство биологов, несомненно признает ее. Что же касается приоритета, то по этому поводу существуют веские возражения таких компетентных знатоков Дарвина, как А. Д. Некрасов (1939), Л. Ш. Давиташвили (1940, 1948) и Г. А. Шмидт (1940) показавших, что не Дорн, а именно Дарвин впервые изучил, описал, и эволюционно объяснил явление смены функций. Дорну же, по их мнению, принадлежит заслуга только присвоения этому явлению соответствующего названия. Кроме того Давиташвили показал, что и «вновь открытые» принципы Клейненбергом, Плате и Северцовым, которые будут рассмотрены ниже, в действительности были впервые установлены Дарвином и, отчасти, Ковалевским.

И в самом деле, как показывает приведенный выше разбор положений Дарвина, там совершенно четко представлен именно такой способ перехода, при котором орган, выполняющий несколько функций, преобразуется как раз путем смены функций. Но вместе с тем мы видели, что у Дарвина — это только частный случай, наряду с которым им указываются

ся и другие способы перехода, где порядок преобразования органов и функций носит совсем иной характер.

Таким образом, получается, что приоритет Дорна в открытии «принципа смены функций», а также приписывание этому принципу значения всеобщности, оказались неоправданными. «Принцип» Дорна предстал только как частный случай морфофункциональных изменений.

Способ, каким происходит смена функций, состоит, по Дорну, в том, что каждый орган несет не одну, а несколько функций, одна из которых является главной, остальные же второстепенными. В процессе филогенеза одна из побочных функций становится главной, а бывшая главной теряет свое значение и превращается в побочную или второстепенную. Подобная замена функций и приводит к изменению строения органа. Количество функций при этом остается постоянным, к ним не прибавляется новая функция так же, как и не выпадает ни одна из уже существующих. Развитие новых функций и появление новых органов, равно как и их выпадение, «принципом» Дорна совсем не предусмотрено. Это обстоятельство составляет один из существенных недостатков данного принципа.

Неубедительным, по нашему мнению, является и подразделение функций на главную и второстепенные. Смысл, который вкладывал Дорн в эти понятия проще всего выяснить на приводимых им примерах. Так, например, рассуждая о функциях желудка, Дорн объявляет главной функцией секреторную, выполняемую железами слизистой желудка, в то время как сократительная функция, которая осуществляется мускулатурой стенок желудка, признается им побочной. Аналогичный пример приводится относительно водного дыхания рыб. Здесь главной функцией является, по Дорну, функция жаберных лепестков, с помощью которых происходит газообмен с окружающей средой. Функция же жаберной мускулатуры, приводящая в движение жаберный аппарат, а также опорная функция жаберных дуг, определяются как второстепенные.

С таким представлением Дорна согласиться никак нельзя. В самом деле, моторная функция желудка, очевидно, столь же важная и, следовательно, столь же «главная», как и функция секреторная и прекращение первой неизбежно вызовет прекращение и второй. То же самое можно сказать и о функциях частей жаберного аппарата; функции жаберных лепестков, мускулатуры и жаберных дуг так сопряжены друг с другом, что только их взаимодействие может обеспе-

чивать нормальный акт дыхания. Если, например, взять конечность наземного позвоночного, то весьма затруднительно или даже невозможно окажется определить, какая из функций — опорная, выполняемая скелетом, или же двигательная, выполняемая мускулатурой — является главной, а какая второстепенной. Поскольку все функции сложно построенного органа не однозначны по своему отправлению, постольку все они в одинаковой степени необходимы, обладают одинаковой ценностью, а значит, являются «главными». Поэтому нет никакого смысла подразделять функции на главную и второстепенные. Применение этих понятий при конкретных филогенетических исследованиях может приводить только к ошибкам, что и наблюдается в изысканиях Дорна по происхождению позвоночных животных.

Итак, сказанное позволяет сделать вывод, что попытка Дорна дать общую теорию соотношения формы и функции не увенчалась успехом. «Принцип смены функций» оказался по существу всего лишь частным случаем филогенетических преобразований органов и функций. Он не охватывает приводимых Дарвином других способов перехода, таких, например, как специализация органа путем выпадения некоторых функций и сохранения только одной, новообразование органов и развитие новых функций, расширение функций, компенсация функций, субституция органов и функций, и другие.

«Принцип смены функций» Дорна был понят многими исследователями только как частный случай филогенетических изменений органов. Поэтому дальнейшая разработка проблемы соотношения формы и функции пошла по линии поисков новых принципов.

Вскоре Н. Клейненберг (1886) установил принцип субституции органов. Особенностью этого принципа было то, что он разрабатывался преимущественно на материале по ранним стадиям индивидуального развития. Клейненберг описал замещение хорды позвоночником, замещение хряща костью, замещение некоторых провизорных органов другими органами со сходной функцией. Филогенетический смысл онтогенетической субституции познавался через посредство закона рекапитуляции — повторения признаков предков в онтогенезе потомков.

Затем Л. Плате (1912), разбирая строение и функцию жаберного аппарата двустворчатых моллюсков, выдвинул принцип расширения функций, который позволяет органам приобретать новые функции. Позднее этот ученый (1924) установил также принцип интенсификации функций.

Д. М. Федотов (1927), на примере иглокожих, установил принцип физиологической субституции функций, при котором орган с его функцией утрачивается, но другой орган выполняет функцию хотя и не тождественную, но биологически замещающую первую.

Наконец, А. Н. Северцов (1931, 1939), приняв все указанные принципы, дополнил их новыми, разработанными им самим, принципами: субституции функций, активации функций, уменьшения числа функций, ослабления функций, симляции функций, иммобилизации функций, фиксации фаз, и выпадения промежуточных функций. Достаточно обосновав и хорошо иллюстрировав каждый из этих принципов многочисленными примерами, которых мы здесь приводить не будем, так как они хорошо известны специалистам, Северцов объединил их в одно цельное учение о «принципах или типах филогенетических изменений органов».

Учение Северцова о «принципах или типах филогенетических изменений органов» представляет собой особый раздел его морфобиологической теории эволюции, призванный осветить важнейший вопрос о начальных этапах преобразования формы и функции в процессе приспособительной эволюции животных. Именно, первоначальные морфофункциональные преобразования органов достояют, по мнению этого ученого, тот исходный конструирующий материал, на базе которого складываются более общие направления эволюции — ароморфозы, идиоадаптации и дегенерация. Понятно поэтому, что этому вопросу Северцов придавал исключительно большое значение и, начиная с 1926 года, много и упорно работал над ним.

Морфобиологическая теория эволюции явилась результатом комплексного подхода Северцова к решению ряда взаимосвязанных филогенетических проблем. На основе обработки огромного сравнительно-анатомического и эмбриологического материала, рассматриваемого с исторической и экологической точек зрения, этот ученый создает свой знаменитый труд о становлении организации предков низших позвоночных, формулирует теорию филэмбриогенеза, учение о биологическом прогрессе и регрессе, разбирает вопросы корреляции, рудиментации органов и др. Все эти исследования Северцова получили мировое признание со стороны эволюционистов. Следует отметить, что научная деятельность этого ученого-дарвиниста в первые десятилетия нашего века протекала в условиях тяжелого кризиса дарвинизма, особенно

сильно отразившегося на морфологической науке. Кроме того, на морфологию оказывали сильное давление вновь возникшие экспериментальные науки — механика развития и физиология развития, оставившие историческую почву и дискредитировавшие филогенетическое направление исследований. Северцову принадлежит непреходящая заслуга восстановления исторического подхода в филогенетических исследованиях, метода, позволившего ему прийти к важнейшим теоретическим обобщениям по проблеме эволюции животных. Последовательно развивая учение Дарвина применительно к морфологии, этот выдающийся ученый поистине вдохнул новую живительную струю в эту науку, открыл перед ней новые пути и возможности изучения эволюционного процесса на морфологической основе. Поэтому Северцова справедливо называют основателем дарвинистской эволюционной морфологии. Действительно, разработанное Северцовым учение о морфологических закономерностях эволюции по праву можно назвать классическим и его имя, без преувеличения, можно поставить в один ряд с именами таких классиков биологической науки, как Мечников, братья А. О. и В. О. Ковалевские и другими.

Теперь возвратимся к изученным Северцовым принципам филогенетических изменений органов. Основная мысль этого ученого сводится к тому, что каждый из этих принципов или типов является особым частным способом изменения строения и функций органов животных, посредством которых осуществляются главные направления эволюционного процесса. Поскольку указанные изменения связаны с выработкой приспособлений к изменяющимся условиям внешней среды, Северцов, в своем анализе этих изменений, делает главный упор не только на анатомическую, сколько на физиологическую сторону и функцию рассматривает с биологической точки зрения. В зависимости от характера изменений, ученый распределяет все принципы на две группы: 1) количественное изменение функции при сохранении старого качества и 2) качественное преобразование функции. Общей основой филогенетических изменений органов и их функций является, по Северцову, мультифункциональность органов, на разборе которой мы остановимся несколько позднее. Теперь же необходимо показать, что установлением приведенных выше принципов дело не закончилось. Под влиянием работ Северцова некоторые авторы — ученики и последователи его учения — выставили несколько новых принципов.

Так, А. А. Махотин (1940) выдвинул несколько таких принципов, которые он именуется явлениями. Среди них — «явление концентрации функций», наблюдаемое преимущественно на гомодинамных органах, из которых одна часть сохраняет и концентрирует на себе прежнюю функцию, в то время как другая часть таких органов меняет свою функцию на другую или вовсе утрачивает ее. «Явление радиации функций» — когда орган предка у разных потомков сменил свою функцию на различные новые функции. «Явление последовательной смены функций» — когда орган в филогенезе меняет функцию на другую, но затем меняет вновь на третью. Наконец автор указывает на «принципы онтогенетического изменения органов», идентичные тем, какие наблюдаются и в филогенезе и проявляющиеся как рекапитуляции взрослых предков.

А. Н. Дружинин (1941) устанавливает «принцип слияния функций», примером чего может служить синсакрум птиц или слившиеся шейные позвонки некоторых китообразных. В отличие от Северцова, рассматривавшего функцию с биологической точки зрения, Дружинин переносит изменения органов с экологической на морфологическую основу под тем предположением, что эколого-функциональный эффект может достигаться самыми различными морфофункциональными изменениями органов и, наоборот, одни и те же морфофункциональные изменения могут привести к совершенно различным эколого-функциональным эффектам.

А. А. Парамонов (1967) установил «явление филогенетической компенсации функций», состоящее в том, что при снижении эффективности функции какого-либо органа, другой орган, не гомологичный первому, компенсирует функциональную недостаточность первого органа аналогичной функцией в условиях синхронности их существования и функционирования.

Сходный по названию с предыдущим, но несколько отличающийся по содержанию, принцип, был выставлен Н. Н. Воронцовым (1963). Его «принцип компенсации функций» отражает различия в темпах преобразований органов, принадлежащих к одной и той же системе. При этом, быстрое изменение и адаптивное совершенствование одних органов компенсирует недостаточность функций длительно отстающих в своем развитии других органов той же системы.

Венгерский протозоолог И. Гелеи (1950), принимая принципы или типы филогенетических изменений органов А. Н. Се-

верцова, дополняет их новыми принципами: «новообразования органов и функций», «ассоциации функций», «объединения функций и органов», «диссоциации функций и органов», и «редукции органов». Интерес представляет то обстоятельство, что все же принципы автор устанавливает на одноклеточных животных, но вместе с тем считает, что они действительны и по отношению к многоклеточным животным. Основанием для такого заключения послужило отождествление органелл простейших с органами многоклеточных животных поскольку и те и другие обладают определенной собственной функцией.

Как видим, число новых «принципов» филогенетических преобразований органов и функций неуклонно возрастает. По-видимому, в этом отношении предел еще не достигнут и следует ожидать, что к существующим «принципам» будут постепенно добавляться все новые и новые. Мы не пытаемся устанавливать новые принципы, но, можно, например, допустить наличие и таких принципов как «интеграция функций», когда несколько органов разного строения и с разными функциями объединены для выполнения какого-либо общего акта. Далее, можно говорить о «принципе трансмиссии функций», примером чего служат ядовитые зубы змей или шипы у некоторых рыб, которые сами по себе неядовиты, но являются передатчиками или посредниками при перенесении ядовитого секрета от железы к объекту нападения. Сюда же можно отнести и ножки самцов некоторых пауков, переносящие пакеты с семенной жидкостью к половым органам самок. То же самое можно сказать и о переносе кровью гормонов от эндокринных желез к месту действия. Можно, наконец, предположить существование «принципа наведения органов и функций», тесно связанного и сопутствующего принципу субституции и выражающего, по существу, другую сторону этого последнего. Например, плавниковая складка личинок рыб служит основанием и почвой для вставания в нее лучей непарных плавников; кожная жаберная складка наводит и определяет формирование и распределение костей жаберной крышки; хорда определяет формирование позвоночника. Принцип наведения наблюдается в онтогенезе, но он имел место также и в филогенезе. При тщательном поиске, несомненно, может быть обнаружен и еще ряд новых принципов.

Наряду с поисками новых «принципов или типов» филогенетических изменений органов и функций, были сделаны попытки их группировки и систематизации. Так, И. И. Шмальгаузен (1935) делит все северцовские принципы на две

группы, выделяя субституции отдельно от других принципов. В свою очередь субституцию он расчленяет на гомотопную, при которой замещающий орган несет подобную же функцию и занимает место замещаемого и, на гетеротопную, когда замещение осуществляется либо подобным, либо совершенно другим органом, расположенным в другом месте, но несущим физиологически или биологически равноценную функцию.

А. Рындзюнский (1939), разбирая типы связей между преобразованиями органов устанавливает следующие четыре типа таких связей: 1) Преобразование одного органа требует изменения ряда других органов, в функции которых данный орган нуждается для своего существования и функционирования; 2) появление или функционально-морфологическое изменение одного органа делает излишней функцию другого органа и тем становится условием его редукции. Данный тип связи встречается при субституции; 3) преобразование одного органа освобождает другой от части его функций, что имеет место при неполной субституции; 4) преобразование одного органа используется рядом других для собственных изменений.

Отмеченные типы связей не являются, по автору, строго ограниченными. Преобразование органов в филогенезе может быть обусловлено различными типами связи. При этом сама связь может изменяться и один тип связи может переходить в другой.

Б. С. Матвеев (1939) принимает все 14 северцовских принципов или типов филогенетических изменений органов, но возражает против их деления на количественные и качественные, как это делает Северцов. Автор при этом предлагает свою систему и подразделяет все указанные принципы на три группы: 1) филогенетические изменения, когда при приспособлении к изменяющимся условиям среды отношения организма к окружающей среде усложняются. При этом главная функция органа хотя и изменяется вместе со второстепенными функциями, но все же остается основной. 2) филогенетические изменения, когда при приспособлении к изменяющимся условиям среды отношение организма к этим условиям упрощается при тех же взаимоотношениях главной и второстепенной функций, как и в первой группе; 3) филогенетические изменения, когда вид переходит в другую среду, т. е. происходит смена среды. При этом главная функция теряет основное значение и замещается одной из второстепенных. Та-

ким образом, Матвеев, вместо деления на количественные и качественные изменения самых органов и функций, предлагает различать количественные и качественные изменения во взаимоотношениях организма со средой. В другой своей работе Матвеев (1945) разделяет все принципы филогенетических изменений на две группы, относя одну группу к проталлаксам, а другую, в основном все субституции, к дейталлаксам. Соотношение между проталлаксами и дейталлаксами, по автору, осуществляется по одному из 4-х типов связи Рындзюнского.

Параллельно с принципами или типами филогенетических изменений органов Дорна, Плате, Северцова, выдвинул ряд принципов Г. Бёкер (Böker, 1935), которые он назвал «принципами конструкции функциональных структур, или анатомических приспособлений». Вот эти «принципы» Бёкера:

1) Умножение числа конструктивных частей (увеличение числа лучей конечности);

2) уменьшение числа частей конструкции (примером служат конечности лошадей);

3) усиление частей конструкции (средние лучи конечностей копытных);

4) ослабление частей конструкции (передние конечности у прыгающих и бегающих животных — игуанодон, кенгуру, страус и др.);

5) редукция конструкции (конечности и пояса конечностей у змей, крыльев у гесперорнис);

6) замещение (субституция) конструкции (хорды—позвоночником, зубов-роговым клювом);

7) активация частей конструкции (подвижность челюстного аппарата у ядовитых змей);

8) иммобилизация частей конструкции (срастание частей скелета у черепахах);

9) симиляция частей конструкции (позвонки у змееподобных ящериц).

А. А. Махотин (1940) видит задачу в изучении филогенетических изменений органов и функций не в выявлении новых принципов, а в углублении анализа уже существующих и установлении связи между ними, в отыскании корней, общих всем этим принципам. В связи с такой точкой зрения, он показывает на ряде примеров, что ни один принцип не проявляется в чистом виде, но всегда наблюдается совмещение двух и более принципов. В каждом конкретном филогенетическом изменении, когда оно рассматривается с узкой точки

зрения; изменение протекает по одному принципу, а если к нему подходить с более общей точки зрения, то оно протекает по другому принципу. В действительности, проявление одного принципа не может совершиться без одновременного или предварительного проявления другого. Наиболее общими принципами Махотин считает усиление и ослабление, причем, исходным для усиления служит возникновение, а лимитом ослабления — исчезновение.

Принимая во внимание принципы, установленные А. Н. Северцовым и дополненные И. Гелеи, польский зоолог З. Раабе (1961) систематизирует их в антитетические пары, которые, по его мнению, показывают на возможность прохождения морфогенетических процессов в эволюции в двух противоположных направлениях. Вот как выглядят эти антитетические пары в представлении Раабе: Интенсификации функций противостоят ослабление функций; расширению функций — уменьшение функций; активации функций — иммобилизация функций; разделению органов и функций — соединению функций; новообразованию функций и органов — редукция функций и органов; ассоциации функций — автономизация функций; полимеризации и метамеризации органов — олигомеризация органов.

Можно, говорит этот ученый, пойти и дальше и противопоставит друг другу такие пары, как централизация и децентрализация органов, диссимметризация и симметризация органов, интеграция и дезинтеграция организмов, цефализация и тагмизация. Только субституции органов и функций, а также принцип смены функций (Дорн), фиксация фаз и симуляция функций (Северцов) не имеют антитетических пар.

Обилие и широкое распространение эволюционных явлений, продолжает Раабе, дополняется еще и тем, что большая часть процессов не проявляется в отдельности, а скорее всего осуществляется группами. Будучи слишком многочисленными и взаимно противопоставленными, все эти «принципы», хотя и не могут претендовать на значение всеобщих эволюционных законов, тем не менее их можно трактовать как ценные орудия познания путей эволюции отдельных групп животных, как большое облегчение в ориентировке во множестве сложных процессов, с которыми приходится иметь дело.

Итак, вся последующая разработка вопроса о соотношении формы и функции после Северцова, пошла, как видим, по линии отыскания новых принципов, их расчленения, группировки и разных способов систематизации. По поводу этой

тенденции искать и выделять все новые и новые принципы или типы филогенетических изменений органов и функций можно заметить, что это — весьма изнурительный труд, конца которому практически не предвидится. Дело в том, что каждый орган или часть животного, входит в бесконечное число функциональных отношений и связей, как друг с другом, так и с предметами внешнего мира и что эти отношения и связи, по-видимому, неисчерпаемы. Отсюда следует, что и количество принципов или типов изменений и их соотношений должно существовать бесконечное множество. Поэтому, потуги разыскать все эти принципы и их связи и тем самым исчерпать все бесчисленные взаимоотношения как внутри организма, так и вне его, так сказать, объять необъятное, могут привести только к неопределенности, пустому формализму и путанице, при которой будет трудно или даже невозможно раскрыть и понять то главное и существенное, что содержится в глубинных процессах соотношения формы и функции. Понятно поэтому естественное стремление некоторых ученых отыскать общие закономерности, которые бы охватывали и подчиняли себе все частные способы морфофункциональных преобразований подобно тому, как, например, в систематике род объединяет все относящиеся к нему виды. Мы видели, что еще Мильн-Эдвардс требовал отыскания таких закономерностей, а позднее Дорн выставил в качестве таковой свой «принцип смены функций». Не обошел этого вопроса и Северцов, предложивший понятие **мультифункциональности** как общего свойства, лежащего в основе всех частных типов филогенетических изменений органов. Нам теперь надлежит ознакомиться с содержанием этого основополагающего понятия.

«В основе всех частных типов филогенетического изменения органов, — пишет Северцов, — лежит **мультифункциональность** органа, т. е. то свойство организма, по которому каждая часть его, начиная от простейшей клетки и кончая сложнейшим органом, обладает не одной, но многими функциями при чем одна является **главной функцией** и употребляется очень часто, а остальные являются второстепенными функциями и обычно пускаются в ход более или менее редко» (1939, стр. 346, подчеркнуто Северцовым). «Мультифункциональность, — отмечает еще раз этот ученый, — представляет собою именно **первичное общее свойство** организма, от которого зависят, как мы это видели выше, многие типы филогенетических изменений органов (интенсификация, смена функций и т. д.). Это свойство лежит в основе всех типов эволюции» (там же, стр. 412).

Давая общее определение мультифункциональности органов Северцов вместе с тем подчеркивает, что она присуща как целому организму, так и отдельным органам и отдельным тканям и клеткам, она распространяется и на многоклеточных и на одноклеточных животных. На мультифункциональности покоятся все установленные им и его предшественниками принципы филогенетических изменений органов (1939, стр. 346, 412, 414). Много внимания положению о мультифункциональности органов уделял этот ученый и в другой, более ранней, своей работе «Эволюция и психика» (1922), где это понятие было подано под другим названием — **полиморфизма функций** (Соч. т. 3, 1945, стр. 305). По своему содержанию оба эти понятия по существу однозначны, хотя последнее из них — полиморфизм функций, — по-видимому, сильнее подчеркивает биологический смысл функции.

Из приведенной общей формулировки понятия мультифункциональности с очевидностью следует, что этому явлению Северцов придал исключительно широкое, можно сказать, всеобъемлющее значение, так что оно фактически может быть поставлено в один ряд с любой другой широко действующей закономерностью.

Тот факт, что целостные организмы мультифункциональны, т. е. обладают многочисленными функциями, настолько очевиден, что едва ли может вызвать у кого-либо сомнение. Именно эту особенность живых существ Северцов привлек для объяснения приспособительной эволюции животных. По словам Северцова, эволюция приспособительна, носит экогенетический характер. Между строением и функциями животного организма, с одной стороны, и особенностями той среды, в которой он живет, с другой, существует весьма полное соответствие и если среда изменяется, то функции организма, имеющие отношение к изменившимся сторонам среды, должны тоже измениться, в противном случае организм обречен на вымирание (Северцов, Соч. т. 3, стр. 289, 292). По мнению этого ученого, наследственные изменения животных совершались очень медленно, но несмотря на это, происходили очень крупные преобразования в их организации. Вследствие медленных темпов наследственных изменений многие формы, из-за низкой пластичности, не смогли приспособиться и вымерли. Гораздо быстрее происходит приспособление путем функционального изменения органов. «...усиленная функция любого органа, — отмечает Северцов, — повышает его способность к деятельности и вместе с тем несколько изменяет его строение» (Соч. т. 3, стр. 296).

Помимо только что приведенных, Северцов указывает и на такие изменения функций, а также и поведения, которые совершаются без всякой перемены строения; это прежде всего касается органов движения. «Благодаря изменению поведения и полиморфизму функций наземное животное может сделаться... из бегающего лазающим или роющим без изменения своей организации» (Северцов, соч. т. 3, стр. 306). Такого рода изменения функций и поведения животных, служащие ответом на кратковременные изменения в условиях существования, увеличивают пластичность их организации, являются могучим средством приспособления к **окружающей** среде и поэтому играют большую роль в эволюции (там же, стр. 289).

Сходное объяснение мультифункциональности организма дает и И. И. Шмальгаузен (1946). Мультифункциональность характеризуется им как определенная широта нормы реакции организма, которая обеспечивает достаточно высокий уровень пластичности вида, позволяющей последнему быстрее приспособиться к разнообразным условиям внешней среды. Возможность быстрой приспособляемости облегчается существованием широко развитой индивидуальной пластичности при наличии способности к адаптивным модификациям. В этом случае известная множественность адаптивных реакций может привести даже к выработке ряда весьма совершенных приспособительных форм (стр. 427).

Б. С. Матвеев тоже трактует явление мультифункциональности как расширение пластичности живого организма по отношению к условиям существования. По его словам, постоянное, не прекращающееся взаимодействие с внешним миром составляет основное свойство живых существ. Низшие организмы обладают очень узкой нормой реакции и сохраняют способность к выживанию только благодаря огромной плодовитости. Расширение пластичности, т. е. развитие мультифункциональности в процессе исторического развития, явилось важнейшим фактором в приспособительной эволюции высших животных. Мультифункциональность, по мнению этого ученого, есть показатель биологического прогресса. В организации современных животных все органы являются участниками многих функций. «Реакции развивающегося организма и его отдельных частей при взаимодействии со средой и являются его функциями» (Матвеев, 1957, стр. 22).

Развитое Северцовым и его продолжателями положение о мультифункциональности, если его понимать как выражение

нормы реакции и пластичности целостного организма, способного изменять свое поведение и деятельность, то в таком значении оно, очевидно, достаточно хорошо объясняет явление приспособляемости животных к меняющимся условиям существования. Наглядным примером, которым можно иллюстрировать это положение, может явиться различие в поведении личинок русского осетра по отношению к свету в реках Волге и Куре.

В условиях р. Волги личинки осетра сразу после вылупления из оболочек начинают скатываться вниз по реке, проводя первый период своей жизни в толще текучей воды (Алявдина, 1951) и положительно реагируя на свет (Матвеев, 1953). Совершенно по иному реагируют на освещение личинки осетра в условиях р. Куры. В начале вторых суток свободной жизни и до семисуточного возраста личинки куринского осетра характеризуются отрицательной реакцией на свет. Под влиянием освещения резко снижается активность личинок, свет как бы парализует их, лишает способности двигаться в толще воды, заставляя оседать на дно и прятаться в затененных местах. Это указывает на то, что молодь осетра ведет ночной и сумеречный образ жизни, когда она проявляет наибольшую активность движений. Такое поведение личинок куринского осетра стоит в прямой связи с условиями среды, в которой происходит их развитие и которая определяет характер ската из реки в море. В р. Куре с ее стремительным течением, при сравнительно небольшом удалении основных нерестилищ от моря, непрерывный снос личинок в предустьевое пространство происходил бы крайне быстро. При этом личинки, не успев пройти полного цикла развития, преждевременно попадали бы в морскую воду, губительно действующую на ранние личиночные стадии. Однако, благодаря отрицательной реакции на свет, резко снижающей подвижность личинок, скат значительно замедляется и происходит преимущественно ночью. Днем же скат практически не происходит, так как личинки лежат на дне в укрытых и затененных местах. Такого рода поведение, к которому приноровлены все функции организма, представляет собой очень важное экологическое приспособление, регулирующее продолжительность ската молоди из реки в море. Этим обеспечивается необходимый срок пребывания молоди осетра в реке, достаточный для завершения полного цикла нормального развития и физиологически своевременного перехода в соленую воду (Стрелковский, 1940, 1958).

Пластичность организма, его способность пускать в дело те или иные необходимые функции и быстро менять поведение без сколько-нибудь заметных структурных изменений, является хотя и первым, но чрезвычайно важным фактором, обеспечивающим быструю приспособляемость к перемене экологической обстановки. Изменение отношений между организмом и средой нередко сопровождается экогенетической экспансией новых жизненных областей, переходом животного из биотопов одного типа в биотопы другого типа. Этот экогенетический процесс необходимо связан с преодолением определенных экологических преград в виде неблагоприятных факторов среды, на воздействие которых организм вынужден отвечать реакцией противодействия, а затем и вырабатывать соответствующие адаптивные аппараты селективного значения (Стрелковский, 1966, 1970). На этот счет можно сослаться на примеры приспособлений, которые по своей необычности кажутся прямо невероятными.

Так, признавалось, что по особенностям своей организации амфибии не в состоянии осваивать водоемы, в которых соленость воды превышает один процент. Биологи были убеждены, что со времени появления этой группы животных еще в девоне, пределы их распространения все время ограничивались исключительно пресноводными водоемами. Однако новейшие данные зоологии полностью разрушают прежние представления. Оказалось, что вьетнамская крабоядная лягушка способна существовать и развиваться в морских лиманах, в которых соленость воды превышает три процента (С. С. Шварц, 1967). Была разрешена и загадка, каким образом такие лягушки адаптируются к жизни в среде с высокой соленостью. Исследованиями физиологов было установлено, что эти животные выработали способность активно регулировать водносолевой обмен в тканях и полостных жидкостях и таким образом преодолевать один из трудных экологических барьеров — осмотический (M. Gordon, K. Smidt-Nielsen, H. Kelly, 1961).

Помимо обоснования мультифункциональности (пластичности) целостного организма Северцов уделил достаточно много внимания разбору этого явления и по отношению к отдельно взятым органам. Как будет видно из последующего анализа взглядов этого ученого, он вовсе не думал распространять положение о мультифункциональности на все без исключения органы. Он придерживался того мнения, что подведение различных типов изменений под эту формулу не

делает более понятным самого процесса превращения органа. Здесь необходим, по его словам, дифференцированный подход с тем, чтобы проследить во всех деталях и объяснить весь путь, по которому происходит филогенетическое изменение органов (1939, стр. 415). При таком дифференцированном подходе, понятно, можно ожидать, что и мультифункциональность будет, вероятно, проявляться по разному. И в самом деле, на многих случаях преобразований органов, которые приводит Северцов, легко обнаружить, что содержание понятия мультифункциональности при этом заметно меняется. Для этого достаточно обратить внимание на ту связь и соотношение между главной и второстепенными функциями органа, в которых рассматривает их этот ученый.

Разбирая конкретные примеры мультифункциональных органов Северцов отмечает, что многие органы высших животных способны к довольно разнообразным функциям. Это прежде всего касается органов движения. Так крылья птиц служат для полета, но в случае надобности, птица пользуется ими как органами нападения и обороны. Задние лапы птиц служат не только для передвижения на земле (первичная функция задней конечности), но и для обхватывания веток при сидении на них, схватывания и перенесения добычи при полете, для нападения и защиты. Необычайно разнообразны функции всех четырех конечностей обезьян и лемурув. Разнообразны функции рта и зубов некоторых млекопитающих и клюва у птиц (попугаев). У многих высших животных органы употребляются для нескольких, часто весьма непохожих друг на друга функций (1945, стр. 305). «Даже такие высокоспециализированные органы, какими являются, например, конечности лошади, — продолжает развивать свою мысль Северцов, — и те нормально служат не только для ходьбы и бега, но и при случае, являются орудием нападения и защиты, лошадь пользуется ими и при плавании и при рытье почвы» (1939, стр. 389). Филогенетические изменения подобного рода органов, число возможных направлений их эволюции, определяется числом функций, которым обладает тот или иной орган, включая главную и второстепенные. Например, конечность стопоходящего наземного животного может сделаться бегающей, лазающей, роющей, плавающей, и т. п. У животных, связанных с водой и с передвижением в водной среде, «развилась прогрессивно функция плавания, т. е. та именно функция конечностей, которая имелась у них и раньше, но которая при прежней наземной жизни употреблялась

лишь в случае крайней необходимости и играла поэтому лишь второстепенную роль» (Северцов, 1939, стр. 387).

Короче говоря, возможность преобразования органа в данном случае зависит от того, что любая из его побочных функций может, при известных условиях, превратиться в главную и, наоборот, главная — стать второстепенной. Каждая из этих функций имеет, по-видимому, одинаковое биологическое значение, обеспечивающее приспособленность организма к разнообразным условиям существования. Различие между главной и побочными функциями, как видим, заключается в том, что первая, в отличие от остальных, обладает большей интенсивностью и более частым употреблением. Мультифункциональность такого рода полностью соответствует приведенной выше общей формулировке этого понятия, данной Северцовым, а также согласуется с «принципом смены функций» Дорна.

Но наряду с только что охарактеризованной, Северцов рисует и другую картину мультифункциональности, которая, по содержанию, несколько отличается от первой. Опять-таки проследим это на примерах, приводимых самим этим ученым.

Эволюция парных плавников рыб, по Северцову, шла в направлении интенсификации этих органов и переход от эрибазального к стенобазальному типу строения. У древних, а также современных примитивных рыб парные плавники представляют собой расширение у основания пластинки. В проксимальной части каждого плавника лежат крупные базальные хрящи, к которым причленяются многочисленные хрящевые лучи, а к концам этих лучей причленяются, в свою очередь, многочисленные роговые лучи. В процессе эволюции происходила редукция хрящевых лучей и у высших костистых рыб они полностью исчезли, так что лопасть плавника (лепидотрихий) стала непосредственно сочленяться с базальной частью плавника — «произошло выпадение промежуточной функции лучей и усиление главной функции подвижной лопасти плавника (лепидотрихий), в результате чего получился выигрыш в интенсивности движения плавника» (Северцов, 1939, стр. 369, подчеркнуто автором).

Здесь перед нами уже другой вариант мультифункциональности. А именно, в данном случае, главная функция принадлежит целому органу как таковому (плавнику) и никаких второстепенных функций для последнего не указывается. Наоборот, все побочные или промежуточные функции принадле-

жат исключительно только частям данного органа (хрящевым лучам плавника). Редукция указанных лучей в филогенезе, как показано, влечет за собой выпадение присущих им (промежуточных) функций. Понятно, что при таком способе изменений ни одна из промежуточных побочных функций не может превратиться в главную и, наоборот, главная не способна, очевидно, стать промежуточной. Как видим, этот способ изменений уже не укладывается в первоначально предложенную формулу мультифункциональности.

На ряде примеров, Северцов еще больше сужает сферу влияния понятия мультифункциональности и показывает, что некоторые органы имеют только одну функцию. Так, он пишет: — «Почти все эктосоматические органы позвоночных по существу мультифункциональны, и лишь немногие из них, как, например, млечные железы и органы совокупления, имеют только одну единственную функцию» (1939, стр. 389). Помимо упомянутых, этот ученый называет и ряд других органов, имеющих только одну функцию, например, жало рабочей пчелы выполняет только одну, защитную, функцию (стр. 390), хвостовой плавник с редуцированным краем у некоторых скатов (*Raja*, *Trygon*, *Myliobatis*) также несет одну функцию защиты (стр. 403). Понятно, что ученый — мыслитель такого крупного масштаба, каким был Северцов, не мог игнорировать все эти факты только лишь для того, чтобы сохранить незыблемой всеобщность мультифункциональности.

Несомненно, число органов, имеющих только одну функцию, можно было бы заметно приумножить. К таким органам с полным основанием можно причислить сросшиеся в воронку и служащие в качестве присоски брюшные плавники некоторых рыб (*Gobiidae*). Бесспорно монофункциональны первые обособившиеся лучи дорсального плавника глубоководных рыб — удильщиков. Непарные плавники мягкоперых рыб и жаберные крышки, по-видимому, имеют только одну, характерную для каждого из этих органов функцию, и т. д. и т. п.

Таким образом, по Северцову, не все органы мультифункциональны. Даже среди эктосоматических органов, как видим, встречаются такие, которые обладают только одной функцией, т. е. являются монофункциональными. Что же касается эндосоматических органов, то о них этот ученый по существу почти не упоминает и, вероятно, потому, что среди этих последних монофункциональность встречается несравненно чаще, а также и потому, что их функции трудно истол-

ковать с экологической точки зрения в отношении к внешним условиям существования. Но это может означать только одно: мультифункциональность органов не является абсолютно всеобщим принципом, но носит хотя и достаточно широко распространенный, однако все же частный характер. Таков тот вывод, который по необходимости вытекает из анализа теоретических установок Северцова относительно понятия мультифункциональности органов как таковых.

Дифференцированный подход Северцова к вопросу о мультифункциональности органов, по-видимому, проскользнул мимо внимания авторов, обсуждавших данный вопрос. Многие из них, по всей вероятности, усвоили только данную Северцовым общую формулировку мультифункциональности, не заметив приводимых этим ученым исключений из этого понятия. Это, в конце концов, привело к тому, что мультифункциональность начала трактоваться как явление абсолютно универсальное, всеобщее, действительное для всех без исключения, как внутренних, так и наружных органов. В качестве примера приведем, пожалуй, наиболее четко высказанные соображения одного из видных биологов — А. А. Парамонова.

«Исторически отправным моментом возникновения различных типов филогенетических изменений органов, — пишет Парамонов, — принимается явление мультифункциональности органов... Мультифункциональность органов — очевидный факт... Поэтому явление мультифункциональности органов следует считать универсальным явлением, хотя оно особенно типично для экзосоматических, т. е. наружных, органов. Мультифункциональность эндосоматических, т. е. внутренних, органов либо не столь ярко, либо совсем не выражена или, точнее, не сопровождается, резко выраженными морфологическими изменениями. Тем не менее следует признать универсальность явления мультифункциональности органов» (1967, стр. 381 — 382).

Таким образом, по Парамонову, мультифункциональность — явление универсальное, всеобщее, присущее всем без исключения, как экзосоматическим, так и эндосоматическим органам с той лишь оговоркой, что у этих последних она не сопровождается ясно выраженными морфологическими изменениями.

Как видим, в вопросе о всеобщей значимости мультифункциональности мнения разошлись и толкование Парамонова уже заметно отличается от того, которое было дано Северцовым.

Помимо указанных разногласий возникли также разногласия и в отношении процесса становления мультифункциональности в течение онтогенетического развития. Так, например, Б. С. Матвеев (1957, стр. 22; 1966, стр. 1292) показывает, что развивающиеся в онтогенезе органы, вследствие своей большей пластичности к преобразованиям, потенциально обладают большей мультифункциональностью, чем органы взрослых животных. Наоборот, И. А. Аршавский (1968, стр. 83) держится противоположной точки зрения. Он утверждает, что мультифункциональность не дана в полном объеме в самом начале индивидуального развития, но что она складывается постепенно в процессе онтогенеза. Только с момента возникновения позы стояния (животного, — В. С.), говорит этот исследователь, скелетная мускулатура впервые приобретает свойства мультифункциональности. Мультифункциональность, по его словам, является не исходным состоянием, а лишь результатом и позднейшим приобретением.

Несмотря на то, что отмеченные альтернативные суждения, у подавляющего большинства биологов, работавших над вопросами соотношения формы и функции и филогенетических преобразований органов после Северцова, довольно прочно утвердилось мнение именно об универсальном значении мультифункциональности органов. Это обстоятельство, очевидно, обязывает более внимательно присмотреться к этому понятию и по возможности определить, какие выводы при этом могут получиться. Заметим кстати, что в данном случае обсуждение будет вестись исключительно о мультифункциональности органов как таковых, а не об организме в целом.

Предположим на время, что все органы всех животных мультифункциональны, т. е. обладают не одной, а несколькими функциями, одна из которых, как принято считать, является главной, а все остальные — второстепенными, употребляемыми более или менее редко. Допустим далее, что все дополнительные функции так или иначе постоянно принадлежат органу (в противном случае не было бы никакого смысла говорить о мультифункциональности вообще, как о всеобщем явлении). Если все это принять во внимание и строго придерживаться буквы и духа принятого понимания мультифункциональности, то в таком случае неизбежно пришлось бы признать, что каждый орган животного имеет присущий ему определенный комплекс функций, пригодных на все случаи жизни. Следовательно, все они жизненно необходимы и поэтому ни одна из них не должна выпасть, равно, как и но-

вая функция не может включиться в этот комплекс так как в ней нет необходимости. В виду того, что в определении понятия мультифункциональности не высказано никаких соображений относительно того, что орган может приобретать новую дополнительную функцию, или же утрачивать одну или несколько из уже существующих функций, то отсюда логически должно следовать, что эволюция такого органа может определяться тем набором функций, которым располагает данный орган. Здесь возможна только перекомбинация функций, при которой одна из побочных функций может стать главной и, наоборот, главная превратиться во второстепенную. Других возможностей, вероятно, не существует. На эту ограниченность справедливо в свое время указывал уже А. А. Махотин (1940, стр. 222). Подобная ограниченность эволюционных изменений органа пределами наличных функций, очевидно, стоит в противоречии с многочисленными фактами развития новых функций, которых органы ранее не имели, и столь же многими фактами утраты уже существовавших функций. Многие исследователи, упоминавшиеся в начале этой главы, отмечают все эти факты и в то же время крепко держатся за понятие мультифункциональности органов не замечая, что при этом впадают в противоречие с самим собой.

Далее, мультифункциональность, как утверждают, лежит в основе всех частных принципов или типов филогенетических изменений органов. Нетрудно, однако, заметить, что некоторые из этих принципов не подчиняются правилу мультифункциональности. К таким принципам несомненно относятся, например, принцип расширения функций, принцип выпадения промежуточных функций, а также принцип уменьшения числа функций. Не согласуются с правилом мультифункциональности и некоторые явления субституции органов. Покажем это только на одном примере.

Ихтиозавры и китообразные, как известно, являются вторичноводными животными. Их предки вели сухопутный образ жизни, и, следовательно, передвигались с помощью своих четырех конечностей. Согласно положению о мультифункциональности, главной функцией конечностей указанных предков было хождение, а побочной — плавание. Казалось бы, раз имеется уже готовая побочная функция плавания, то при переходе в водную среду первые ихтиозавры и китообразные должны были с легкостью воспользоваться ею и употребить свои конечности именно для плавания, при этом из побочной эта функция автоматически превратилась бы в главную. Од-

нако, эволюция этих животных, как известно, пошла по другому пути; их конечности со временем вообще утратили локомоторную функцию, а роль двигателя взял на себя хвост. Спрашивается, для чего нужна такая побочная функция, которая, несмотря на наличие всех условий, не смогла реализоваться? Как видим, представление о мультифункциональности органов, и в данном случае оказалось далеко не безупречным.

При наличии столь очевидных противоречий, которые только что отмечены, невольно возникает вопрос, в чем причина того, что эти противоречия до сих пор оставались незамеченными? Почему даже виднейшие ученые, располагавшие фактами о новообразовании функций и органов, а также о наличии монофункциональных органов, почему они не обнаружили несоответствия этих фактов представлению о мультифункциональности и до сих пор продолжают верить в универсальность этого свойства, якобы лежащего в основе всех филогенетических преобразований органов?

С большой долей вероятности можно предположить, что одной из причин, которая укрепила веру в универсальный характер мультифункциональности, оказалась необычайная гибкость этого понятия, его согласованность с некоторыми, укоренившимися в науке обобщениями и «законами». Дело в том, что природа мультифункциональности такова, что, по всеобщему признанию, наиболее мультифункциональны, т. е. обладают наибольшим числом функций, примитивно построенные органы. По мере дифференцировки такие органы теряют часть своих функций и становятся специализированными. Если сопоставить его положение, например, с законом К. Бэра (1950), гласящим, что развитие организмов идет от общего к частному и специальному, или с законом Копа (1904) о неспециализированных родоначальных формах, то не трудно убедиться в их полной согласованности. Не противоречит понятие мультифункциональности и некоторым архетипиальным концепциям, таким, например, как теория космолиза А. Бланка (1957), по которой эволюция начинается от обобщенного синтетотипа и идет в направлении все большей специализации, а также Е. Рассела (1962) с его идеей типовой диверсификации. Кроме того следует указать на несомненную связь мультифункциональности с теорией преадаптации, для которой, по мнению сторонников этой теории, второстепенные или перспективные функции органа доставляют необходимый материал для будущего приспособления к но-

вым изменившимся условиям существования (Parag, 1926; Simpson, 1944; Mayr, 1960). Наконец, нередко мультифункциональность используется для обоснования автогенеза и доказательства примата формы над функцией в процессе эволюционных изменений органов и структур животных (O. Schindewolf, 1931; K. Beurlen, 1933; E. Dacque, 1935, и др.). Мы видим, таким образом, что понятие мультифункциональности оказалось очень пластичным, под него оказалось возможным подвести любую концепцию, вложить любое содержание. Неудивительно, что его приняли и приспособили к своим взглядам сторонники самых различных теоретических течений и концепций (Стрелковский, 1966а).

Что же, в действительности, представляет собой мультифункциональность органов, особенно, что касается второстепенных функций? Рассмотрим это на одном из примеров.

Излюбленным примером, на котором довольно часто демонстрируется мультифункциональность органа, служат конечности наземных четвероногих животных (см. например, А. Н. Северцов, 1939, стр. 389; И. И. Шмальгаузен, 1938, стр. 95; А. Remane, 1956, стр. 240; А. А. Парамонов, 1967, стр. 382). Утверждается, что нога такого животного, кроме главной функции-хождения, имеет и дополнительные функции: плавания, прыгания, лазания, рытья почвы, защиты, нападения и т. д., другими словами, нога представляется мультифункциональной. Однако, такое определение хотя и кажется правильным, на самом деле оказывается совершенно ошибочным. Никакая отдельно взятая конечность не способна ни ходить, ни плавать, ни нападать или защищаться. Следовательно, хождение, плавание и проч., вовсе не являются функциями конечности как таковой, хотя последняя и принимает участие во всех этих движениях. Собственно функцией отдельно взятой конечности, если подойти к ее определению более строго, следует, очевидно, определить как **опорно-двигательную**. В свою очередь, функция **передвижения в пространстве** принадлежит уже не одной конечности, а всему комплексу локомоторных органов, в данном случае, всем четырем конечностям животного. Что же касается таких актов, как хождение, плавание и т. д., то они должны рассматриваться как исключительно внешняя сторона функции локомоторного комплекса, внешняя потому, что определяется только теми факторами среды, тем субстратом, с которым взаимодействует данный комплекс и который именно и придает всем этим движениям специфический, характер плавания,

хождения, защиты и т. д. Именно, передвижение по твердому субстрату проявляется как хождение и бег, передвижение в воде в свою очередь проявляется как плавание и т. д. Во всех этих случаях функция всего локомоторного комплекса останется одной и той же — передвижением в пространстве.

Выше было сказано, что и отдельно взятая конечность также принимает участие в актах хождения, плавания, лазания и т. д. Однако это участие не непосредственно, а опосредствуется всем локомоторным комплексом. Только благодаря такому опосредствованию, конечность может участвовать в указанных актах. Поэтому все движения, выполняемые ею не могут и не должны рассматриваться в качестве особых функций, но на них следует смотреть как на отдельные операции, манипуляции или модуляции, словом, как на внешнее проявление одной и той же единственной опорно-двигательной функции. И если всем этим движениям конечности требуется дать содержательное определение, то их можно назвать **функциональной модальностью**, т. е. меняющимися, переходящими способами отправления данной функции.

Между прочим, понятие функциональной модальности, на наш взгляд, гораздо лучше и правильнее выражает суть дела нежели положение о мультифункциональности органов. В самом деле, если мультифункциональность предполагает совместное, ничем не нарушаемое сосуществование нескольких функций в одном органе, то в таком случае эти функции и должны действовать одновременно и согласованно, не мешая друг другу. Однако, не трудно заметить, что когда, например, животное пользуется конечностями при хождении, тогда оно не может одновременно применять их для плавания, лазания, рытья почвы и т. д. Наоборот, функциональная модальность предполагает несовместимость или, в лучшем случае, очередность подобных операций, так как они взаимно исключают друг друга. Далее, мультифункциональность предполагает все содержащиеся в органе функции уже готовыми, а следовательно, необходимыми. Эти функции, особенно второстепенные, должны обязательно проявиться, иначе невозможно будет узнать, обладает ли орган предполагаемой функцией, или нет. Функциональная модальность, напротив несет на себе черты случайности, в соответствии с которой то или иное движение может наступить, но может и не наступить. Так, животное, конечность которого, якобы, имеет, кроме главной функции хождения, побочную функцию плавания, может никогда не встретиться с водой и таким образом его «функ-

ция плавания» вообще никогда не проявится. Так, например, Бартоломью и Худсон (1961) приводят сведения о калифорнийских сусликах *Citellus leucurus* и *C. mohavensis*, обитающих в условиях сухой пустыни Мохаве. Эти суслики никогда не приближаются к воде и даже потребность в воде удовлетворяют за счет пустынной растительности, которой они питаются. Почти то же самое можно сказать и о некоторых наших среднеазиатских пустынных ящерицах. Во всех этих случаях можно допустить только возможность того, что если эти животные случайно попадут в воду, они проявят способность к плаванию, но категорически утверждать это, было бы весьма опрометчиво. Тем более нельзя говорить о такой способности как об особой функции, пусть даже побочной.

Приведенные соображения показывают, что то, что выдавалось за мультифункциональность, на самом деле оказалось простой функциональной модальностью, т. е. различными способами проявления одной и той же функции. Функциональная модальность не является набором готовых побочных функций, но содержит в себе только возможность изменения отправления данной функции. Однако возможность не есть еще действительность.

Иногда, в качестве примера мультифункциональности органа, указывают на кишечник некоторых животных, который помимо главной функции пищеварения выполняет еще и дыхательную функцию. На этот пример ссылался еще и Дарвин. Однако последующие исследования показали, что этот орган так морфологически дифференцирован, что разные функции выполняются разными специализированными его частями. В частности у обыкновенного вьюна *Misgurnus fossilis*, заглатывающего воздух для кишечного дыхания, та часть кишечника, которая выполняет дыхательную функцию, утрачивает функцию всасывания пищи и на ней не развиваются ворсинки. Стенки этой части снабжены густой сетью капилляров, лежащих в непосредственной близости к эпителиальному слою. Та же часть, которая выполняет функцию всасывания пищи, не принимает участия в процессе дыхания (Х. С. Коштоянц, 1940, стр. 239). Следовательно, здесь мы имеем дело с частями, специализированными так, что их необходимо рассматривать в качестве самостоятельных органов, каждому из которых присуща своя особая функция. В свою очередь, вся кишечная трубка будет представлять собой уже не просто орган, а своеобразную систему, обнимающую ряд элементарных органов — частей. Нередко указывают на

аллантаис амниот, который, якобы, служит хорошим образцом мультифункциональности, так как является и зародышевым мочевым пузырем и одновременно выполняет функцию дыхания. Но и в данном случае, функция дыхания выполняется не аллантаисом как таковым, а густой сетью кровеносных сосудов, которые только потому и располагаются на этом эмбриональном органе, что он непосредственно прилегает к внешним оболочкам яйца, через которые проникает кислород воздуха. Использование кровеносной дыхательной сетью поверхности аллантаиса является поэтому простым совмещением функционирующих структур подобно тому, которое наблюдается на желточном мешке, плавниковой складке и грудных плавниках личинок рыб, где также происходит использование кровеносной сетью всех поверхностей указанных органов. Таким образом и на этих примерах представление о мультифункциональности фактически не оправдывает себя.

Разобранные примеры разъясняют нам почему в науке сложилось представление о мультифункциональности органов. Как видим, оно явилось результатом нечеткого определения функции органа. Чаще всего, отдельно взятому органу приписывалась функция, которая, по существу, принадлежит не ему, а целому комплексу органов, системе, или блоку органов и в этом случае создавалось впечатление, что орган мультифункционален. Иногда же, наоборот, сложно построенному органу, состоящему из функционально дифференцированных частей, придавалось значение простого органа, а функции его частей трактовались как второстепенные функции самого этого органа и тогда тоже считалось, что такой орган мультифункционален.

Можно было бы привести и еще ряд соображений, не согласующихся с представлением о мультифункциональности органов. Но и того, что уже сказано по этому вопросу, вполне достаточно чтобы уяснить себе, что мультифункциональность в ее первоначальной формальной интерпретации, не является той первичной общей основой, в которой органы черпают возможности для своих изменений. Будет поэтому неправильным видеть в мультифункциональности некую общую закономерность, которая, как многим казалось, дает причинное обоснование любым, как действительным, так и возможным, преобразованиям органов.

Итак, теоретическая разработка вопроса о соотношении формы и функции привела к установлению ряда принципов

или типов филогенетических изменений органов и к обоснованию мультифункциональности в качестве общей основы таких изменений. Но как было показано, мультифункциональность оказалась попросту понятием неопределенным, а его содержание — не достигшим конкретного выражения. Положительное значение имеют только указанные принципы или типы изменений, явившиеся результатом обобщения, группировки и систематизации многочисленных единичных фактов. Поэтому в известной мере можно признать, что объективно, указанные принципы явились дальнейшим углублением и развитием положений Дарвина о «способах переходов».

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ СООТНОШЕНИЯ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ

На предыдущих страницах было показано, в каком направлении шла разработка теории взаимоотношения формы и функции. Там мы видели, что исследовательская мысль была сосредоточена, во-первых, на выяснении и установлении ряда частных принципов или типов, посредством которых совершалось филогенетическое изменение органов и их функций, а во-вторых — на отыскании общей закономерности, на которой покоятся все эти принципы и которая лежит в основании всех вообще морфофункциональных преобразований органов животных. Такой закономерностью была объявлена мультифункциональность органов. Теперь посмотрим, как отразились эти две стороны теории на последующем изучении всей проблемы формы и функций.

ПРИМЕНЕНИЕ «ПРИНЦИПОВ СМЕНЫ ФУНКЦИЙ» К КОНКРЕТНЫМ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИМ ИССЛЕДОВАНИЯМ В МОРФОЛОГИИ, ПАЛЕОНТОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ

Теория Дорна-Северцова о принципах или типах филогенетических изменений органов и функций, несомненно, значительно оживила интерес к изучению исторического развития животных и преобразования их строения на основе учета взаимосвязи формы и функции. Напомним, что морфологи раннего последарвиновского периода хотя и имели в виду важное значение изменения физиологических отправлениях в процессе преобразования органов, на деле занимались исследованием только морфологических структур в отрыве от их функций, полагая что изучением функций должна заниматься физиология (Neumayr und Paul, 1875; Gegenbaur, 1870).

Но и гораздо позже, когда научные круги уже были ознакомлены с принципами смены функций, некоторые исследователи продолжали игнорировать участие функций в эволюционном преобразовании организации животных. Так, В. Любош (1938), оспаривая формирующее значение функций на органы приходит к тому выводу, что между формой и функцией не существует причинных связей и что, вообще, функциональный подход, маскируя форму, затрудняет познание морфологических структур, их происхождение и развитие.

В свою очередь и физиологи, желая очевидно, сохранить в чистоте основные принципы своей науки и, как заметил И. В. Давыдовский (1954), не впасть в голый морфологизм, занимались исследованием чистых функций вне связи со строением их носителей — органов. Еще каких-нибудь сорок с лишним лет тому назад известный физиолог А. А. Ухтомский (1926, стр. 276) писал следующее: «Физиологу несколько претит прибегание к морфологическим объяснениям, ибо тут он, в сущности, уходит со своей родной функционально-количественной почвы». Кстати заметим, что этот функционально-количественный подход надолго оторвал физиологию от эволюционизма, к которому она, к сожалению, приобщи-лась лишь совсем недавно.

Этот разрыв между формой и функцией основательно затруднял разработку важнейших проблем исторического развития животных. Постепенно, однако, становилось все более очевидным, что проблема формы и функции не стоит обособленно от других проблем, но что она тесно переплетается с такими, например, эволюционными проблемами, как направления эволюционного процесса, адаптацогенез, адаптивная и инадаптивная эволюция, экогенез, смена форм организации, прогресс и регресс, возникновение новообразований, скачкообразность или постепенность развития, механизмы формообразования, коррелятивные зависимости морфологических структур, специализация, эволюция функций и др. При подобной переплетенности, при обсуждении той или иной проблемы, когда исследователь при этом имеет дело с морфологической структурой, он почти всегда начинает искать объяснение последней в функции и, наоборот, тот, кто изучает функцию, старается опираться на форму. Как справедливо отметил И. И. Шмальгаузен (1936, стр. 107), «разработка вопросов о взаимообусловленности формы и функции настолько назрела, что не только физиолог ищет синтез своей науки с данными морфологии, но и морфологи делают серьезные фи-

зиологические экскурсии». Осознанию необходимости такого синтеза между формой и функцией при изучении истории развития животных, несомненно, способствовали указанные выше «принципы или типы филогенетических изменений органов», столь детально разработанные А. Н. Северцовым и его последователями.

Особенно широкое применение получили принципы филогенетических изменений органов в функциональной морфологии, где они привлекались для объяснения многих частных преобразований строения и функций органов и систем органов, их приспособительного значения в отношении к условиям существования. Образец такого применения показал уже сам А. Н. Северцов (1931, 1934, 1939), при исследовании развития многих органов, преимущественно низших позвоночных, при изучении корреляций, редукции органов и др.

Весьма полезными оказались принципы смены функций в тех случаях, когда требовалось выяснять сложные отношения между частями системы органов, связанных единой функциональной связью. В этом отношении весьма интересны исследования М. М. Воскобойникова (1928, 1932) о деятельности респираторного аппарата низших позвоночных животных — круглоротых и рыб. Этому исследователю удалось, в частности, показать сложные функциональные зависимости между челюстным, подвесочным и жаберным аппаратами рыб, а также объяснить процесс последовательной интенсификации дыхательной функции по мере усложнения в сравнительно-филогенетическом ряду всего аппарата дыхания от довольно низкого уровня дифференцировки жаберного насоса до выработки высшего типа рычагов гиоидной дуги, наблюдаемого у настоящих костистых рыб.

Б. А. Домбровский (1941) изучил морфофункциональные особенности области средних отделов челюстной и подъязычной дуг т. е. область, где столкнулись на сложной морфологической основе такие несхожие функции, как челюстная, подвесочная, резонаторная и проводящая звук. Проследивая этот комплекс структур и их функций в ряду позвоночных животных от низших до млекопитающих, ученый выясняет направления их изменений, какие элементы выпадают, а какие вновь включаются, как происходит в каждом случае смена их функций в процессе эволюции.

В связи с принципами смены функций рассматривает вопрос об эволюции конечностей наземных позвоночных А. Н. Дружинин (1933). В основу своего анализа ученый по-

ложил изменения функций, выполняемых передними и задними конечностями в ходе филогенетического развития. Будучи гомодинамными органами, передние и задние конечности развивались своими особыми путями. Эволюция конечностей от рыб до наземных четвероногих животных включительно, совершалась, как показал автор, по различным принципам филогенетических изменений органов, причем, нередко, развитие по одному принципу подготавливало последующее развитие по другому принципу. Автор обнаруживает в эволюции конечностей такие принципы, как расширение функций, смену функций, сужение функций, фиксацию фаз, и другие. В другой работе А. Н. Дружинин (1941), с той же точки зрения, разбирает анатомию мышц переднего пояса конечностей индийского слона, прослеживает превращение некоторых из них в связки, замещение одной ткани другой тканью, что связано со сменой функций и субституцией функций.

С учетом принципов смены функций Дорна, Плате, Северцова, а отчасти в соответствии с палеобиологией Абеля, строил свою «биологическую анатомию» и Г. Бёкер (1935). Выше мы привели выставленные этим автором «принципы анатомических приспособлений», которые определенно параллелизуются с типами филогенетических изменений органов Дорна-Северцова. В задачу биологической анатомии, по Бёкеру, входит установление закономерностей анатомических конструкций и, во-вторых, установление филогенетических рядов с последовательностью пройденных при этом реконструкций. Эти задачи, по его мнению, могут решаться на основе синтеза, объединяющего принципы анатомии с этологией, экологией и физиологией при учете соотношения организмов с внешней средой. При этом, принципы смены функций позволяют понять характер эколого-этологических приспособлений животных.

А. Ремане (1956) широко применяет принципы смены функций, установленные Плате и Северцовым при разборе вопросов специализации в связи с законом Копа. Этот ученый приводит ряд примеров, на которых показывает, что специализированные органы могут изменить свою специализацию на другую путем расширения или смены функций. Так, он говорит о квадратной и сочленовной костях, которые у млекопитающих теряют свою функцию и превращаются в части звукопроводящего аппарата. Конечности первичноводных позвоночных, первоначальная функция которых была плавание, превращаются в крылья, органы бега и, вторично,

в ласты. Крылья прямокрылых насекомых могут превратиться в чисто звуковые органы, теряя при этом функцию полёта. Эндостиль хордат из органа транспортировки пищи превращается в инкреторный орган, и т. д.

И. И. Шмальгаузен (1946) опираясь на принципы смены функций, сформулировал «принцип смены адаптивных норм», который, по словам этого ученого, является «расширением принципа смены функций, результатом его распространения на организмы в целом» (стр. 428).

В. Г. Касьяненко, автор многих работ по функциональной морфологии, одну из статей посвятил специально принципам филогенетического изменения органов и их значения для выяснения физиологической сущности эволюционных преобразований органов и систем (1961). В этой статье автор подчеркивает особую важность теоретических положений А. Н. Северцова, которые проливают яркий свет на историю возникновения различных адаптивных изменений в теле животных в процессе эволюции, на пути и способы развития сложных взаимоотношений между организмом и средой, между формой (структурой) и функцией. Особенно большое внимание этот ученый уделяет принципу фиксации фаз, который позволяет уяснить сложный процесс преобразования конечности, в частности, запястья, пясти и суставов наземных четвероногих животных при переходе от стопохождения к пальцехождению. Глубокая перестройка, особенно дистальных отделов конечностей, затрагивает не только костные элементы и суставы и изменение их функций, но и существенно преобразует способы соединения костей и мышц, что в целом обеспечивает возрастающий объем движений, скорость и неутомимость животного при стоянии и движении.

Не менее успешно применялись принципы или типы смены функций и в эмбриологии, где эти принципы выступают особенно наглядно в ходе индивидуального развития животных.

С. Г. Крыжановский (1933), изучавший органы дыхания личинок различных рыб показал, что в индивидуальном развитии этих животных возникают и сменяют друг друга замечательные приспособления и различные компенсаторные органы, выполняющие функцию дыхания. Ученый установил их типы и порядок смены одного типа дыхания другим типом. Самым ранним типом дыхания, по автору, является желочная сосудистая сеть, кювьеровы протоки, оперкулярная сеть и оперкулярные жабры. Этот тип дыхания сменяется затем

дыханием с помощью дефинитивных жабр, которые развиваются позднее. Таким образом, Крыжановский установил для молоди рыб два типа дыхания, последовательно субституирующих друг друга: 1) сосудистая поверхность желточного мешка вместе со всеми компенсаторными органами и 2) дефинитивное жаберное дыхание.

В свое время, занимаясь изучением онтогенетического развития осетровых рыб (*Acipenseridae*), мне удалось установить, что в ходе развития этих примитивных рыб наблюдается не два, а три типа субституции органов дыхания. Первоначально дыхание у эмбрионов осетровых осуществляется сосудистой поверхностью желточного мешка. Позднее, с появлением оперкулярной жабры и лепестков жаберных дуг, когда весь респираторный аппарат все еще оставался неподвижным, основным агентом, обеспечивающим циркуляцию воды через рот и жаберные щели и подачу кислорода к жаберным лепесткам, оказались реснички мерцательного эпителия, выстилающего ротовую полость и жаберные щели. Такой тип дыхания назван мною пассивно-жаберным. Наконец, этот тип дыхания сменялся третьим, дефинитивным-активно-жаберным типом (Стрелковский, 1940).

Весьма интересная смена способов дыхания в индивидуальном развитии наблюдается у амфибий (А. А. Машковцев, 1935; Л. Медведев, 1937). В связи с личиночным характером развития, во время которого дыхание осуществляется поверхностью тела и жабрами, а во взрослом состоянии — легкими, у амфибий наблюдается довольно сложная картина субституции функции дыхания, выполняемая разными органами. В общем, у этих животных, различают следующую последовательность смены типов дыхания: 1) дыхание всей поверхностью тела, 2) желточное дыхание, 3) дыхание наружными жабрами, 4) дыхание сосудистой сетью плавника, 5) дыхание внутренними жабрами, 6) легочное дыхание, 7) собственно кожное дыхание.

Б. С. Матвеев (1957, 1966) с особым ударением подчеркивает важность изучения преобразования функций и органов в процессе индивидуального развития при широком применении сравнительного и исторического методов. Этот ученый обращает особое внимание на два направления изменения функций, которые чаще всего наблюдаются в онтогенезе. Это, во-первых, субституция функций, когда одна и та же функция выполняется не одним, а разными органами, последовательно замещающими друг друга в ходе развития. И

второе направление, когда один и тот же орган в процессе онтогенеза сменяет свою функцию на другую. Первое направление автор разбирает на преобразовании дыхательной функции у рыб и земноводных, а второе, имея в виду главным образом принцип фиксации фаз, — на преобразовании функций органов передвижения в индивидуальном развитии птиц и млекопитающих. Анализ преобразования функций, по мере развития органов дыхания и локомоции, достаточно ясно показывает, что эти функции и органы не исчерпываются теми отправлениями, которые свойственны взрослым животным, но чаще являются провизорными, имеющими приспособительное значение при взаимоотношении организма со средой на разных этапах индивидуального развития.

На необходимость изучения преобразования формы и функции в процессе индивидуального развития указывают эмбриологи, занимающиеся динамикой развития. Здесь мы отметим только работу В. В. Попова (1964), в которой разбираются вопросы становления формативных связей в онтогенезе животных. Для познания природы этих связей автор избрал функциональный подход, который, по его словам, позволяет глубже понять их биологическую сущность и их происхождение. Как оказалось, первичными были градиентные связи, к которым затем последовательно присоединяются индукционные, эндокринные, функциональные и нервные влияния. Все эти связи складывались исторически, прослеживаются на сравнительно-морфологических рядах форм, они четко выступают и в ходе индивидуального развития. Правда, смену формативных связей этот ученый рассматривает как рекапитуляции древних состояний в онтогенезе потомков, однако здесь совершенно отчетливо выступает и функциональная субституция, которая сложилась в филогенезе и проявляется в онтогенезе.

Общая тенденция биологов искать объяснение филогенетическим изменениям органов в преобразовании и смене функций коснулась также и палеонтологов. Правда, палеонтологи очень редко ссылаются на принципы Дорна-Северцова. Однако, изучая органический мир прошлых геологических эпох и имея дело только с морфологическими структурами, чаще всего фрагментарными, они неизбежно должны выяснять и функции исследуемых объектов. Только принимая во внимание единство формы и функции палеонтологам удается воссоздавать жизнь ископаемых животных, их биологию и эволюцию. Мы видели, что так именно поступал В. О. Ковалевский, по этому пути следовал и его ученик Л. Долло.

Л. Долло (1893), обсуждая основные законы эволюции писал: «Каждая часть тела, утерянная животным, как зубы и пальцы, служат возможности пластической адаптации к новым условиям. Природа часто исправляет потери **субституцией частей или сменой функций**» (стр. 164, подчеркнуто нами, В. С.). Пользуясь понятием смены функций, Долло выяснил происхождение приспособлений у самых разнообразных животных. Здесь особенно нужно отметить его работы по сумчатым млекопитающим (1900), черепахам (1903), динозаврам (1905), в которых объяснил историю развития и смену приспособлений путем смены функций. Таким путем Долло установил, например, что птицетазовые ящеры — стегозавр и трицератопс, передвигающиеся на всех четырех ногах, произошли от динозавров, ходивших только на задних конечностях. Наземные сумчатые имели своими предками древесных форм, а некоторые сумчатые снова, пройдя наземную стадию, вторично перешли к древесному образу жизни. Здесь, перед нами, яркие примеры субституции локомоций.

Много внимания вопросам смены функций уделял О. Абель (1912, 1931), который держался того мнения, что фактором, образующим формы, являются реакции организма на раздражения, исходящие от окружающей среды. По Абелью, каждый организм при выполнении каких-либо функций, равно как и отдельные его части и даже протоплазма, находятся в состоянии движения. Функция и есть деятельность, движение. Поэтому, задача палеонтологии состоит в том, чтобы устанавливать функции органов вымерших животных, прибегая в необходимых случаях к сравнению с современными, и на этом основании восстанавливать их биологию и черты приспособления к конкретным условиям существования. Исходя из этих задач, Абель последовательно рассматривает на большом материале — от рыб, до млекопитающих — функциональные приспособления к различным способам передвижения в пространстве, к местообитанию, добыванию пищи, к борьбе с врагами и конкурентами и т. д.

О смене функций конечностей водных пресмыкающихся — ихтиозавров, мозазавров, плезиозавров и других, писал Э. Кокен (1902). О том же, на примере иглокожих и трилобитов, говорил О. Иекель (1913). Вопросам смены функций уделяли внимание Н. Н. Яковлев (1915), А. П. Павлов (1924) и многие другие палеонтологи. Особенно следует отметить работы А. П. Карпинского (1911, 1915), изучившего своеобразный специальный орган *Helicorcion* и раскрывшего его функциональное значение. Как выяснилось, этот орган, мор-

фологически представленный плакоидными зубами, первоначально и функционировал в качестве зубов для захватывания пищи. Но затем он испытал усиленный рост, выступил изо рта, закрутился в спираль, сменив при этом свою функцию и превратившись из органа захватывания пищи в орудие нападения и защиты.

Следует вообще отметить, что ископаемый материал, особенно по позвоночным животным, дает обильные и впечатляющие сведения о смене органами своих функций в процессе филогенетического развития. Понятно, что многие палеонтологи, как зарубежные (А. Romer, 1933; О. Kuhn, 1939 и др.), так и отечественные (А. А. Борисяк, 1947; Д. М. Федотов, 1944; И. А. Ефремов, 1946; Д. В. Обручев, 1965; Б. П. Вьюшков, 1951 и многие другие), всегда уделяли должное внимание вопросам морфофункциональных преобразований органов и структур животных, населявших землю в геологическом прошлом. Кроме того, в палеонтологии развилось особое направление — **палеофизиология**, рассматривавшее вопросы зависимости эволюции от физиологической деятельности организмов (Я. В. Самойлов, 1929; F. Nopcsa, 1923; Wilser, 1931).

Особенно ярко сказалось учение о смене функций на физиологии. Именно под влиянием этого учения физиология прочно встала на эволюционную почву. Об этом недвусмысленно говорят сами физиологи. Некоторые авторитетные представители этой науки (Л. А. Орбели, Х. С. Коштойнц, П. К. Анохин, И. А. Аршавский и другие) прямо отмечали, что именно Северцов предложил ввести в физиологию эволюционный принцип. Развивая учение Дорна о принципах смены функций, Северцов, своими важнейшими работами в области корреляции функций, соотношения формы и функции, указал пути подлинно эволюционных исследований и физиологии методом самой эволюционной науки (Х. С. Коштойнц, 1940).

Опираясь на эволюционный, исторический метод и учитывая установленные морфологией закономерности, физиология обрела возможность перейти от статистического и сравнительного подхода, которым прежде она руководствовалась, к динамическому изучению эволюции функций. С этого времени, как писал Л. А. Орбели (1949, стр. 6), основная задача эволюционной физиологии заключается в том, чтобы проследить, как отдельные функции складывались в процессе эволюции, как развивалась та или иная функция пока она достигла своего наивысшего проявления, каким образом устанавливались координационные соотношения между отдельными функционирующими аппаратами.

Идя таким путем при исследовании нервно-мышечной системы, Орбели установил важное положение, что как в онтогенезе, так и в филогенезе происходит не простая смена одной функции другой, но что новая функция как бы наслаивается на старую, подавляет последнюю, хотя и не устраняет ее окончательно. В результате такого наслаивания и контроля новой функции над старой, возникают индивидуальные приспособления, развиваются новые виды деятельности, перестраиваются прежние координационные отношения. Такие же результаты наблюдаются и на других органах; это — «общая закономерность, которая характеризует все органы и ткани нашего организма» (Орбели, 1949, стр. 13).

Та же самая закономерность обнаружена А. Г. Гинецинским (1961), изучавшим эволюцию функции почки как гомеостатического регулятора водно-солевого обмена.

Х. С. Коштоянц (1940, 1957) в своем двухтомном руководстве «Основы сравнительной физиологии», настаивая на применении в физиологических исследованиях типов или принципов смены функций, обращает внимание и на то, чтобы разработка физиологических проблем велась одновременно и в экологическом плане, с учетом всей экологической характеристики исследуемых животных. На огромном сравнительно-физиологическом материале этот ученый последовательно демонстрирует глубокую взаимную связь между структурами и процессами в биологических явлениях; т. е. между формой и функцией, выделяя при этом моменты проявления отдельных принципов филогенетических изменений функций и органов.

Оригинальную и интересную идею развивает в ряде своих работ П. К. Анохин (1948, 1949, 1968), которую он именует системогенезом. Исходя из представления Северцова о том, что для организма безразлично каким органом выполняется та или иная функция лишь бы он выжил в борьбе за существование, Анохин, принимая это положение, также придает функции очень общий биологический смысл. С этой точки зрения биологически понятая функция выполняется не отдельным органом или частью, но целым комплексом структур. Следовательно, выполнение приспособительных функций организма осуществляется рядом частных физиологических процессов и морфологических структур, образующих единое целое, обладающее своеобразием связей и взаимных влияний в момент, когда все они мобилизованы на выполнение указанной биологической функции. Этот комплекс назван автором функциональной системой.

Функциональная система, таким образом, выступает как единица физиологической интерграции и является целостным ответом организма при взаимодействии со средой. Важно отметить, что состав функциональной системы, по автору, не определяется топографической близостью структур или их принадлежностью к определенной анатомической системе. В нее могут быть вовлечены самые различные части, органы и структуры, независимо от местоположения в организме. Функциональная система может «выбирать, перебирать и комбинировать объем участвующих в ней структур, изменять характер протекающих в ней процессов, вовлекать другие, не относящиеся к ней структуры, пока не будет получен приспособительный эффект» (1948, стр. 86). В качестве примеров таких функциональных систем Анохин приводит прыжок, хождение, переворачивание со спины, плавание, дыхание, сосание, глотание, кашель и прочие физиологические акты, в выполнении которых, по существу, участвует весь организм со всеми его органами и функциями (1968, стр. 553).

Особенно подчеркивает значение принципов смены функций для физиологии А. А. Аршавский (1968). Раскрытие физиологических механизмов, обуславливающих смену функций в связи с изменением форм взаимодействия организмов с условиями среды, говорит этот ученый, в значительной мере означает познание механизмов эволюционных преобразований, происходящих в онтогенезе, а тем самым и в филогенезе. Обобщая данные сравнительно-онтогенетических исследований по скелетно-мышечной системе млекопитающих, автор приходит к заключению, что развитие и преобразование функций и органов в онтогенезе происходит по принципам, сходным с типами филогенетических изменений, установленных Северцовым и его школой. В процессе индивидуального развития происходит как интенсификация, так и различные способы смены функций. В антенатальном периоде развития скелетная мышца обладает сократительной активностью, благодаря которой достигается постоянный мышечный тонус. Позднее развивается терморегуляционная и антигравитационная функции. Соответственно происходит и преобразование скелетной мускулатуры, отвечающее новому типу функционирования. Процессы смены функций и морфологические преобразования вообще касаются не отдельных органов, но всех систем органов и всей организации живой системы.

Здесь мы, по необходимости, представили лишь небольшой список авторов, представителей разных биологических

наук, применивших, каждый в своей области, теоретические положения Дорна-Северцова при разработке своих специальных вопросов. Мы привели эти сведения без комментариев, только для того, чтобы проиллюстрировать то большое влияние, которое оказали «принципы смены функций» на прогресс морфофизиологических исследований, значительно расширивших в результате этого круг своих изыскательских интересов.

МУЛЬТИФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬ И ЗАТРУДНЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С РЕШЕНИЕМ ДИЛЕММЫ: ПРИМАТ ФОРМЫ— ПРИМАТ ФУНКЦИИ

К сожалению, того положительного, что сказано в отношении учения о «принципах или типах морфофункциональных изменений органов», нельзя сказать о другой, обобщающей стороне этого учения — о понятии мультифункциональности. Прокламируемая в качестве общей основы филогенетических преобразований органов, мультифункциональность, естественно, должна была дать ответы на все возможные варианты, касающиеся изменений функций и формы органов. В особенности она должна была решительно ответить на вопрос, что является ведущим в эволюции — форма, или функция и тем самым положить конец вековому спору между сторонниками примата формы и их противниками, отстаивающими положение о примате функции. Однако, как было показано в предыдущей главе, понятию мультифункциональности сопутствовал целый ряд противоречий, обусловивших ограниченность и неопределенность его содержания. Именно эта неопределенность содержания, придающая мультифункциональности внешний облик пластичности, оказалась одной из весьма удобных предпосылок, которая послужила сторонникам появившихся во множестве различных, в том числе и антидарвинистских, теорий для подкрепления своих взглядов. В таком виде понятие мультифункциональности приняли и приспособили к своим нуждам представители самых различных направлений — как неodarвинисты, так и неоламаркисты, как автогенетики, так и эктогенетики. В свою очередь, означенные теории оказали обратный толчок на проблему формы и функции, подчинив ее своим интересам. Вот почему не приходится удивляться тому, что когда авторы при обсуждении вопроса, что же является ведущим в эволюции — форма, или функция, занимали ту или иную позицию опираясь не на

содержание понятия мультифункциональности, а на обобщения иного рода, часто постороннего характера.

Невозможность с помощью понятия мультифункциональности исчерпывающе обосновать происхождение элементарных эволюционных изменений и ответить на вопрос, что при этом является ведущим — форма или функция, поставило всю проблему соотношения формы и функции в весьма затруднительное положение. Это обстоятельство неизбежно привело к тому, что центр тяжести в решении кардинальных вопросов об источниках эволюционных изменений и роли в этом деле функций переместился из области морфологии в область вновь сформировавшейся науки — генетики.

Вероятно нет ни одной биологической науки, которая бы оказала столь мощное влияние на всю проблему соотношения формы и функции, как это сделала генетика. Можно без преувеличения сказать, что эта наука буквально перевернула все существовавшие до нее представления о единстве и взаимосвязи между формой и функцией, наложила свою печать на все рассуждения о факторах приспособительной эволюции в органическом мире. Поэтому попытаемся хотя бы в самых общих чертах рассмотреть то воздействие, какое оказала генетика на вопрос о примате формы или примате функции.

Как показывает история развития генетики, ее первые шаги как самостоятельной науки были тесно связаны с неodarвинизмом. Теоретическую основу этой науки составило учение Вейсмана (1905) о зародышевой плазме, учение, которое разделило организм на герму и сомю, соответственно резко противопоставив наследственные изменения ненаследственным. К этой основе добавилось положение Де Фриза (1901) о спонтанной мутационной изменчивости признаков, возникающих периодически, наподобие взрывов, независимо от среды. Сюда же присоединилось учение Иогансена (1933, 1935) о чистых линиях, введшего понятие гена и разделившего тело организма на генотип и фенотип. Тем самым факторы наследственности были перенесены вглубь организма, клетки, а эволюционные изменения поставлены в зависимость от мутаций генов.

На первом этапе своего оформления в качестве самостоятельной науки в генетике, как впрочем и в других новых науках или новых теориях, дело шло главным образом о том, чтобы приобрести и отстоять свои основные принципы во всей их неразвитой напряженности. Так как эти принципы были еще недостаточно разработаны, ранние генетики, хватаясь за

голый формализм, впали при этом в односторонность, приведшую к быстрому отходу от дарвинизма. Уже Иогансен пришел к отрицанию естественного отбора, а Лотси (1916) — даже к отрицанию эволюции вообще. Дарвинистские принципы наследственности и изменчивости были объявлены неудовлетворительными, стали поговаривать даже о том, что Дарвин вообще не поставил вопроса, как возникают наследственные изменения. Так наметился уклон в сторону антидарвинизма и абсолютного автогенеза.

Конечно, не все генетики встали на путь полного разрыва с Дарвином и эволюционизмом. Среди них были и такие, как, например С. С. Четвериков (1926) и Т. Морган (1927, 1936), которые следовали положению Дарвина о неопределенной изменчивости и отстаивали значение естественного отбора как фактора эволюции, хотя и трактовали его как механического деятеля, сохраняющего полезные и элиминирующего вредные наследственные изменения. Вместе с тем была признана материальность гена, который понимался в виде частички хромосомы, неделимой единицы наследственности.

Единственно, что составляло интерес генетиков — это мутации генов, доставляющих материал для отбора и, следовательно, для эволюции. Фенотипические модификации возникающие под воздействием среды и функциональной деятельности, объявлялись ненаследственными и, поэтому, не имеющими никакого значения для эволюции. Так утвердилось мнение о ненаследуемости приобретенных признаков.

Представление о генах как о материальных частицах, каждый из которых определяет отдельный признак, а также оценка изменений именно по признакам, которые представляют собой не что иное как отображение формы, привело к выводу о том, что в процессе эволюции первенство принадлежит форме, а функция играет второстепенную роль. Многие представители других биологических наук, наряду с принятием установок генетики, приняли и положение о первичности формы и вторичности функции в происхождении эволюционных изменений.

Так, Р. Рихтер (1929), изучавший девонских кораллов и трилобитов, пришел к выводу, что исторически форма развивалась раньше функции. По его мнению, форма может вызвать функцию. Он считает, что уплощенная сторона неприкрепленных четырехлучевых кораллов рода *Calceola* возникла еще у предков, которые вели прикрепленный образ жизни. Уплотнение, возникшее филогенетически еще до перехода к лежащему положению и сделало возможным это последнее.

Известный палеонтолог О. Шиндевольф (1931) полагал само собою разумеющимся, что форма есть первичное потому, что никакая функция невозможна без материальной основы. Это положение он основывал не столько на фактическом материале, сколько на созданной им теории протерогенеза, согласно которой филогенетические изменения возникают внезапно в виде новых типов организации независимо от функциональных приспособлений. Как видим отрицание роли функции в эволюции опирается уже не только на установки генетики, но большое влияние тут оказывают и побочные концепции, в данном случае — теория протерогенеза.

Шиндевольф, разумеется, был не одинок в этом отношении. По этому пути шли и некоторые другие деятели науки. Например, Г. Осборн (1933) доказывал ведущее значение формы и независимость возникновения признаков от функции, исходя из своей теории аристокенеза. Аристокенез, по мысли этого ученого, представляет собой творческий процесс создания из генной плазмы совершенно новых наследственных признаков и адаптивных биомеханизмов. Эволюция протекает таким образом, что новые признаки возникают раньше, чем получают функциональное назначение.

На признании примата формы и вторичности функции в эволюции стоял также Л. С. Берг (1922). Эволюция, по его мнению, направляется изначальной целесообразностью, действующей в определенном направлении. Поэтому изменчивость не случайна, а строго закономерна. Новые признаки возникают в определенном месте и в определенном числе и если они полезны, то не случайно полезны. Индивидуальные вариации и флюктуации не наследственны, поэтому они не могут творить новых форм. Для создания нового нужен генотипический материал — мутации, т. е. изменения, сохраняющиеся в потомстве. Организмы сами по себе не могут приспособляться к условиям существования, но если они оказываются приспособленными, то это зависит от того, что в них вложена изначальная способность к развитию в определенном направлении. Получив, благодаря номогенезу, те или иные органы в готовом виде, организму остается только использовать их.

Так, говорит Берг, африканская яичная змея питается яйцами, глотая их целиком. В полость пищевода этой змеи, прободая его стенки, проникают нижние остистые отростки 22—26 позвонков, служащие «кишечными зубами», которыми раздавливаются яйца; содержимое идет внутрь, а скорлупа

выбрасывается через рот наружу. Из этого факта он делает заключение, что способ питания определяется строением позвонков, а не наоборот, змея имеет зубы не потому, что питается яйцами, а потому, что изначальная целесообразность обеспечила ее такими зубами. Следовательно, функция зависит от формы.

Слепые пещерные животные, продолжает далее Берг, потому приспособлены жить в пещерах, что имели тенденцию к слепоте, а не потому, что их слепота, связанная с редуцией глаз, явилась результатом жизни в темноте, вызвана этими экстремальными условиями. Таким образом, не функция определяет существование органа, а наоборот, орган приспособляется к себе функцию.

Примеров подобного рода Берг приводит немало, черпая их из морфологии, систематики, экологии, эмбриологии, палеонтологии и физиологии, как животных, так и растений. Такое обилие фактических данных создает впечатление большой убедительности его доводов в пользу ведущей роли формы. Однако уже беглое знакомство с этими примерами заставляет усомниться в правильности их интерпретации этим ученым. Нетрудно убедиться, что Берг отправляется от вполне сложившихся, целиком оформленных структур и их функций и уже отсюда, ретроспективно, принимается за истолкование их первоначального возникновения и приспособления. При таком подходе, конечно, очень легко сделать вывод, — и мы на самом деле, видим, что так именно поступает Берг, — что как построен орган, таково будет и его физиологическое отправление. Однако если исходить из уже готовых структур и их адаптаций, то с такой же легкостью можно прийти и к противоположному выводу, что от отправления зависит строение органа. Короче говоря, оба тезиса лишены значения необходимости или, иначе говоря, отношения причинности, а потому — оба ошибочны. В данном случае Берг допускает ошибку, которая в логике называется порочным кругом — аргументы, которые он приводит для доказательства выставляемого положения, сами нуждаются в самостоятельном доказательстве. Чтобы вся аргументация в пользу примата формы имела доказательную силу, следовало бы по меньшей мере проследить процесс происхождения и развития указанных структур и их функций в филогенезе, в результате чего мог быть получен и надлежащий ответ. Однако такого рода обоснования примата формы над функцией у него нет и впомяне. Когда Берг объясняет происхождение новых признаков, новых форм,

он исходит из положения о предопределенной эволюции. Эволюция, по его мнению, в значительной степени предопределена, она есть развертывание уже существующих зачатков. Поэтому новые признаки не возникают заново, а новые формы создаются в том случае, если заранее имеются задатки к тому — искомым признакам имелся с самого начала налицо. Эволюция органического мира совершается, по Бергу, под воздействием автономических причин независимо от влияния внешней среды. Развитие идет в определенном направлении и по своему содержанию есть ортогенез, который включает в себя в качестве моментов преадаптацию и предварение признаков.

Мы видим таким образом, как Берг, взяв за основу спонтанную изменчивость, пришел к автогенетическому ортогенезу (ногогенезу), преадаптации и предварению органов, а уже исходя из этих общих положений попытался обосновать первичность формы и вторичность функции в эволюции. Почти таких же взглядов придерживался и Д. Соболев (1924). Та же ортогенетическая целеустремленность эволюции, тот же преадаптивный характер происхождения приспособлений и предварение филогенетически предшествующими признаками признаков последующих, определяющих господство формы над функцией, какое мы наблюдали у Берга, проходит красной нитью и у Соболева. Исходя из изначальной целесообразности защищает примат формы и К. Петер (1947).

Несколько по иному подходит к вопросу соотношения формы и функции К. Бойрлен (1933), который исходит из представления о цикличности филогенеза. Начальная фаза образования новых форм, по Бойрлену, характеризуется внешним преобразованием признаков в онтогенезе животных. Эти сальтационные изменения оказываются мало приспособленными к изменившимся новым условиям существования, в силу чего большинство таких животных элиминируется. Только немногие формы выживают и вступают во вторую фазу ортогенетического развития. Только на второй фазе происходит активное приспособление к окружающей среде. Исходя из этих предпосылок, Бойрлен выводит заключение, что на первой фазе развития примат принадлежит форме, а на второй — функции. К такому пониманию соотношения формы и функции присоединяются также Э. Дакке (1935), Ф. Хюне (1937) и некоторые другие палеонтологи. С таких же позиций рассматривают эволюцию и некоторые эмбриологи.

Так В. Гарстанг (1922) и Г. де-Бир (1930) полагают в основу эволюционного процесса педоморфоз или неотению. Пе-

доморфоз обеспечивает изменения на ранних стадиях онтогенеза, которые приводят к большим структурным изменениям потомков, в результате чего складываются крупные таксоны — отряды, классы, типы. Однако такие резкие изменения ранних стадий неустойчивы, большинство их обладателей гибнет в результате жесткого отбора и лишь немногие жизнеспособные линии сохраняются. Неотенический этап эволюции для этих последних линий сменяется этапом геронтоморфоза, при котором изменения наступают на конечных стадиях онтогенеза и носят приспособительный характер. На первом этапе доминирует форма, на втором — функция.

На ведущей роли формы и второстепенном значении функции настаивали К. Цайгер (1933), Р. Лулл (1949), З. Рабе (1955), У. Лич (1961), Э. Синнот (1957), А. П. Быстров (1957), Ж. Камарыт (1965) и многие другие исследователи, взгляды которых в отдельности мы здесь разбирать не будем, так как в них не содержится чего-либо оригинального, на чем можно было бы остановить свое внимание. У этих авторов в защиту примата формы, как обычно, выставляется положение, что форма есть первичное, прирожденное всего живого, или просто утверждается фальшивость догмы о примате функции над формой, или, наконец, опровергается индетерминистский функционализм на том основании, что этот последний прокламирует господство внешнего над внутренним.

Пожалуй, наиболее яркое выражение примат формы над функцией находит в так называемой теории преадаптации — термин, впервые введенный К. Девенпортом (1903). Поэтому на этом вопросе нам придется немного остановиться.

Так, например, Л. Кено (1911, 1925) полагает, что проникновение в новую среду возможно только тогда, когда организм предварительно располагает уже готовым приспособлением в виде определенной структуры, позволяющей ему выжить в измененной среде. Все свободные места в природе заселяются только теми формами, которые по своим наследственным свойствам оказываются преадаптированными к новым условиям. Население заброшенных шахт или пещер, говорит Кено, составляется исключительно из таких представителей, которые вообще уже приспособлены жить в сырости и темноте. Такой же точки зрения придерживается и Парр (1926). Организм, по мнению этого автора, должен уже иметь признаки, которые делали бы его жизнеспособным в новых условиях, либо иметь соответствующие перспективные функции прежде, чем они реализуются. Это и есть преадаптация.

Теория преадаптации оказалась весьма удобным способом объяснения приспособлений организмов к новым условиям. Поэтому она получила широкое признание и применяется и в наше время особенно тогда, когда исследователи не находят или не хотят искать подлинных предпосылок возникновения адаптаций кроме тех, которые содержатся в уже готовых структурах, возникших заранее путем спонтанных мутаций.

Например, К. Вилли (1959) уверен в том, что теория преадаптации является одной из новейших изменений и дополнений, внесенных в теорию естественного отбора. Теория преадаптации, по словам Вилли, исходит из того, что «поскольку мутации возникают случайно, некоторые из них порождают признаки, не имеющие важного значения для организма в его обычной среде или даже неблагоприятные для него. Если, однако, среда изменится или же организм перейдет в новую среду, эти признаки могут оказаться весьма существенными для выживания. Таким образом, животное может оказаться преадаптированным еще до того, как оно попадает в новую среду» (стр. 549).

Приблизительно в том же духе трактуют преадаптацию Г. Оше (1962) и К. Коссвиг (1960, 1962). По мнению этих ученых, неадаптивные спонтанные мутации имеют значение преадаптаций, которые в новых условиях могут оказаться адаптивными. Освоение новой среды всегда связано с преадаптациями. Этим, якобы, доказывается «полезность» вначале бесполезных генов. Коссвиг, желая, по-видимому, избежать упрека в идеализме, говорит, что преадаптация не означает какой-то мистической тенденции в смысле предназначения. Можно отчасти согласиться с Коссвигом в том, что в теории преадаптации не содержится ничего мистического. Однако не приходится спорить и о том, что вся эта теория является насквозь автогенетической, игнорирующей единство организма и среды, а следовательно и значение функций в выработке приспособлений.

Теория преадаптации не раз подвергалась критике не только со стороны неоламаркистов, но ее серьезно критиковали и дарвинисты. Не будем приводить высказанных рядом ученых возражений против этой теории, сошлемся только на ее оценку крупным советским морфологом И. И. Шмальгаузенем (1938). Проанализировав большое число явлений приспособления на фактическом материале, этот ученый делает следующий вывод: новые адаптации возникают не путем преадаптации, а приобретаются уже в данной новой среде, т. е.

путем адаптивной эволюции. Вся логика преадапционистов построена на изолированном рассмотрении отдельных мутаций, на мутационном изменении отдельных признаков организма, который понимается как мозаика признаков. Особенно ярко выступает несостоятельность теории преадаптации при рассмотрении процессов прогрессивной эволюции. «Если быть последовательным и проводить теорию преадаптации до конца, — пишет этот ученый, — то мы неизбежно приходим к признанию чуда... теоретические построения неодарвинистов, пытавшихся использовать данные генетики для дальнейшей разработки эволюционной теории, привели либо к отрицанию самой сущности эволюционного процесса и в конце концов к признанию чуда, либо к неизгладимым противоречиям» (стр. 73).

Отчасти под влиянием критики, но главным образом в результате развития генетики, некоторые наиболее дальновидные ученые теперь отказываются от первоначальной трактовки теории преадаптации, хотя она все еще продолжает жить, правда, не в таком грубом как прежде, а в относительно измененном и уточненном виде.

Вот как ныне истолковывает преадаптацию один из крупных современных палеонтологов Дж. Симпсон (1944, русский перевод 1948). «Выработка прямых приспособлений к одним условиям, — пишет этот ученый, — может оказаться преадаптивной для других. Это постоянно подтверждается сменой функций в истории животных. Эволюция плавников кистеперых была явно адаптивной в водной среде. Возрастание их механической прочности и эффективности нельзя назвать случайным, независимым от внешних условий, или преадаптивным. Но развитие их достигло такого уровня, когда, оставаясь прекрасной адаптивной структурой для передвижения тела, взвешенного в воде, они сделались способными поддерживать и подталкивать тело на твердой почве. Тогда эта структура оказалась преадаптивной по отношению к новым условиям существования. Дальнейшая ее эволюция в этих условиях была снова адаптивной или постадаптивной в отношении основного поворота от приспособления к плаванию — к приспособлению к ходьбе. Вначале это был не очень хороший механизм для ходьбы, он только едва давал возможность выполнять эту функцию. Были необходимы миллионы лет постадаптации, прежде чем сформировалось такое почти совершенное средство передвижения, как нога лошади» (1948, стр. 282). Это, сравнительно осторожное, а на деле эклектическое,

толкование преадаптации, приобретает однако более автогенетическую окраску в следующей цитате: «...высокую изменчивость в популяции, — пишет Симпсон, — можно рассматривать как своего рода банк, где на текущем счету находятся мутации и откуда их можно при первой надобности изъять, не ожидая возникновения *de novo*. При этих условиях в «запасах» могут быть и вредные мутации, но при изменении условий они могут стать полезными и дать быстрые эволюционные изменения. Этот процесс — один из аспектов явления преадаптации (там же, стр. 69).

Инвазия новой ниши или адаптивной зоны, утверждает другой видный американский ученый Э. Майр (1960), возможна только путем преадаптации. «Есть основания полагать, — пишет Майр, — что группа рептилий, предковая в отношении птиц, уже имела перья, если даже таковые были приобретены для контроля температуры, как эпигамический признак, не связанный с полетом. Далее эти проавес были преадаптированы будучи древесными бипедальными и снабженными хорошо развитыми функционально передними конечностями. Они имели все необходимое снаряжение для того, чтобы стать летающими машинами» (стр. 369). Предсуществование строительных блоков, по Майру, преадаптирует соответствующие организмы к приобретению нового комплекса признаков. Преадаптивными Майр называет и такие структуры, которые могут функционировать в двух адаптивных зонах существенно одинаковым образом. Он считает полезным различать два вида преадаптации: преадаптацию всего организма для новой адаптивной зоны и преадаптацию, возникающую из первой, ограниченную выполнением единичной новой функции.

Майр несколько критически относится к прежнему представлению о преадаптации, сложившемуся, по его словам, в период расцвета мутационизма. По мнению этого ученого, «преадаптация в современной теории постепенной эволюции есть нечто совершенно отличное от концепции, принимаемой мутационизмом» (стр. 364). Действительно, Майр уже считается до известной степени с участием функции в выработке адаптаций, говорит о смене функций, интенсификации функций и что-то напоминающее мультифункциональность (*multiple*). Однако во всех его рассуждениях красной нитью проводится мысль о второстепенном значении функции; примат так или иначе сохраняется за преадаптированной формой.

Таким образом, мы видим, что как старое, так и новое представление о преадаптации в основном базируется на

признании ведущей роли в эволюции формы при подчиненном значении функции. При таком понимании, действительной приспособляемости нет и впопине — организм уже заранее имеет все необходимое в готовом преадаптированном виде. Простое соображение подсказывает, что для того, чтобы осуществлялась адаптация, необходимы, помимо формы (структуры), еще деятельное участие функции, затем морфофункциональные коррелятивные связи структур в системе органов и, наконец, взаимодействие с факторами среды. В содержании преадаптации, однако, тот или иной момент обязательно отсутствует. Уже это одно свидетельствует о несостоятельности этой теории, что ставит под сомнение и те доказательства, которые приводятся ее сторонниками в пользу примата формы над функцией.

Если было много сторонников, ратовавших в пользу примата формы, то не меньшее число было и защитников, настаивавших на ведущей роли функции в эволюции. Отставание примата функции исходило из разных предпосылок: отчасти оно объяснялось приверженностью к механоламаркизму, отчасти же — протестом против автогенетического принципа эволюции, который навязывался биологам старой мутационной теорией в качестве своеобразного «категорического императива». Это последнее течение научной мысли базировалось на принципе эктогенеза, на признании того, что эволюционный процесс представляет собой следствие взаимодействия организма и среды. Автогенез смущал некоторых биологов, так как предполагал наличие в организме непонятных, внутренних таинственных сил, направляющих по заранее предначертанному пути индивидуальное и историческое развитие. Эти биологи в общем и целом сознавали, что эволюция в какой-то мере стоит в связи с изменениями в окружающей обстановке, в которой жили организмы и в которой совершалась последовательная смена их поколений. Кроме того они сознавали, что организмы, не в пример неорганическим телам, не могут беспомощно поддаваться непосредственному воздействию среды, скажем, под воздействием влаги разжижаться, а в аридных условиях высыхать, как это представляли себе некоторые ламаркисты, твердившие об адекватном характере эволюционных изменений. Для биологов-дарвинистов давно не составляло секрета, что на всякое изменение среды организм отвечает реакцией противодействия и, в первую очередь, изменением своих функций. Вот почему такие биологи придавали первостепенное значение именно функции, как по-

среднику между организмом и средой, первой принимавшей на себя давление изменившихся условий.

С позиций эктогенеза отстаивали примат функции над формой большинство видных отечественных биологов. Наряду с А. Н. Северцовым, борющимся, как известно и с неолamarкизмом и с автогенезом и отстаивавшим принцип эктогенеза, можно отметить имена таких крупных деятелей науки, как К. А. Тимирязев (1937), А. П. Карпинский (1945), В. Л. Комаров (1940), В. М. Шимкевич (1928), Т. П. Сушкин (1922), П. П. Иванов (1937), А. А. Заварзин (1938), А. А. Борисяк (1928), Д. П. Филатов (1939). С тех же эктогенетических позиций ныне освещают вопросы соотношения формы и функции Б. С. Матвеев (1945, 1957), С. В. Емельянов (1963, 1968), В. П. Касьяненко (1957, 1961), Д. М. Федотов (1927), Б. А. Домбровский (1941, 1967), В. В. Попов (1964), R. Tischer (1955), Б. П. Вьюшков (1951), А. А. Махотин (1940, 1947), А. Г. Кнорре (1946), Е. М. Лукин (1964), G. Wahlerl (1961) и многие другие. Разбираемые этими учеными-дарвинистами материалы и соответствующие выводы из них недвусмысленно говорят в пользу определяющей роли функции, изменения которой оказывают свое влияние на преобразование формы.

Примат функции над формой защищался особенно энергично исследователями ламаркистского направления. Мы не будем останавливаться на работах авторов, настаивающих на наследовании приобретенных признаков потому, что в них недостаточно четко выражена роль функции. В самом деле, из положения о наследовании **признаков** можно заключить, во-первых, что факторы среды непосредственно воздействуют на форму, вызывая в ней изменения, которые передаются потомству. Во-вторых, можно сделать и такое, противоположное, заключение, когда внешняя среда сначала оказывает свое влияние на функции, изменяет их, а уже потом, функция воздействует и преобразует форму. Поэтому мы рассмотрим некоторые из тех работ, где роль функции более или менее ясно обозначена.

Автор «биологической анатомии» Г. Бёкер (1935) пытается доказать, что анатомия животного стоит в причинной зависимости от условий окружающей среды и что форма стоит в зависимости и определена функцией. По мнению этого автора, подобное предположение не является гипотезой, но оно доказывается опытом. Изменение внешней обстановки ведет к изменению жизнепроявления, а затем и к изменению анатомической конструкции. Эти свои положения Бёкер обосновы-

вает рядом примеров вроде развития приспособления к роющему образу жизни в ряду форм, начиная от рыб и кончая рептилиями, а также развитие активного полета из пассивного, планирующего, у летучих мышей и т. д. Но особый интерес вызывает объяснение этим ученым происхождения новообразований, в частности, возникновения парных конечностей у наземных позвоночных. По Бекеру, зачатки конечностей у предков указанных животных первоначально возникли в виде мозолей. Именно, при змееподобном движении первых безногих позвоночных на тех местах тела, которые испытывали наибольшее трение при упоре о почву, образовались мозоли, которые от постоянного употребления усиливались, внутри мозолей постепенно образовался расчлененный скелет; так возникла сложнорычаговая конечность современного четвероногого наземного позвоночного животного. Этот пример подкрепленный кстати схематическими рисунками, должен, по мысли Бекера, убедить всех в том, что новообразования, как и вообще все анатомические конструкции, возникают под непосредственным воздействием внешней среды при руководящей роли функции. Подобное объяснение, притом крайне неправдоподобное, способно, разумеется, только подорвать доверие к самому принципу доминирования функции над формой.

Гораздо более серьезные доводы в пользу примата функции над формой содержатся у Ф. Джонса (Jones, 1943). Этот исследователь рассматривает пример с наличием особой фасетки на нижнем конце большеберцовой кости (*tibia*), характерной для азиатских народов, привыкших сидеть на корточках. Эта фасетка имеется у плода до рождения, т. е. появляется прежде ее функциональной полезности. Джонс утверждает, что фасетки не развиваются у людей, не принимающих такую позу покоя и они не встречаются и у зародышей и новорожденных детей таких людей. Австралийский абориген, по словам Джонса, сидит на корточках совершенно иначе, поэтому и фасетки у него отличаются от таковых у азиатов. И у австралийских детей фасетки имеются до того, как они начинают садиться на корточки. Эти факты приводят Джонса к выводу, что адаптивные фасетки возникли вначале как прямой результат сидения на корточках этими двумя способами и что их развитие закрепилось в наследственности каждой расы, так что они появлялись авансом у детей независимо от функционального стимула, первоначально их вызвавшего (стр. 50). Эти доводы Джонса в пользу формирующей роли

функции представляются нам весьма интересными, так как, по-видимому, оказались неуязвимыми для критики со стороны мутационистов. Появление и развитие указанных сочленовых фасеток нельзя, очевидно, объяснить отбором случайно оказавшимися полезными мутаций хотя бы потому, что естественный отбор по этому признаку, как правило, на человека не распространяется.

Среди сторонников примата функции над формой есть немало и таких, кто считает процесс функционального приспособления структур к изменившимся условиям среды недостаточным для объяснения эволюции. Некоторые из них полагают, что кроме обычного приспособления, обусловленного действием внешних условий, существуют еще и внутренние причины, определяющие направленность эволюции. К числу таких биологов принадлежит Е. Рассел (1962), задавшийся целью выяснить происхождение разнообразия в мире животных.

На примере филогенетической дифференциации отряда десятиногих ракообразных и особенно трибы раков-отшельников Рассел развивает общую мысль об основных модусах эволюции. Он находит, что эволюция разнообразия осуществляется двумя модусами: 1) типовой диверсификации и 2) адаптивной специализации. Первый модус касается происхождения основных типов животных. Каждый тип возникает путем появления в раннем онтогенезе координированных и направленных изменений, определяемых внутренними причинами и характеризуется особым структурным планом, отличным от других типов. Поэтому между типами нет связующих звеньев, все они полностью обособлены. В свою очередь, внутри каждого типа происходит дальнейшая эволюция разнообразия, которая находит свое выражение в образовании высших таксономических категорий путем внезапных девиаций. Мы не знаем, говорит Рассел, реальной основы упорядоченности и направленности онтогенетических процессов, но представляется абсурдным приписывать ее мистическим способностям контроля и направления, проявляемым генами. От ген-мутаций, больших и малых, являющихся беспорядочными и ненаправленными, продолжает он, мы не можем ожидать направленного и координированного изменения, которое изменяет ход развития гармоничным способом, переводящим его в новое направление без ущерба для жизнеспособности (стр. 133). Следовательно, модус типовой диверсификации постулирует изменения широкомасштабные, детерминирован-

ные внутренними причинами и не связанные с изменениями условий среды. Что же касается модуса адаптивной специализации, то изменения такого рода вызываются и следуют за прямым функциональным ответом на изменение условий среды и тоже ведут к адаптивному разнообразию. Адаптивные ответы и привычки, которые обычны в течение многих поколений, по Расселу, могут весьма постепенно становиться наследственными, так что они появляются прежде и независимо от функционального стимула, первоначально их вызвавшего. Однако эти наследственные функциональные приобретения касаются только мелких внешних признаков.

Основной вывод Рассела сводится к тому, что эволюция является направленным и креативным процессом, в значительной мере определяемым изнутри и дающим начало паразитическому разнообразию и множественности форм. Без директивной и креативной выработки большемасштабная эволюция вообще невозможна. Адаптивная специализация имеет только второстепенное значение и вызванные ею изменения приводят только к формированию рас и видов (стр. 139).

В том же духе высказывается и У. Шайделер (1952), утверждающий, что 75% всей эволюции двухкамерного сердца в четырехкамерное осуществлялась без участия естественных причин — ламарковского и дарвиновского факторов — и только 25% этого эволюционного процесса может быть объяснено с позиций дарвинизма (стр. 184). Ясно, что такое объяснение означает не что иное, как сведение функционального момента до второстепенного значения и, наоборот, придание главной роли в эволюции внутренним, имманентным причинам, о сущности которых сам автор не имел, по-видимому, достаточно ясного представления.

Из приведенного разбора в достаточной степени определились те предпосылки, которые послужили основанием в одном случае принимать примат формы, а в другом — примат функции.

Генетики и те из биологов, которые следовали за ними, доказывая примат формы, опирались на неодарвинистскую доктрину, постулирующую абсолютное разделение организма на генотип и фенотип. Из этого разделения следовало, что существуют две, независимо идущие эволюции: генотипическая и параллельная ей фенотипическая. Первая из них базировалась на спонтанной изменчивости наследственной субстанции, природа которой была неясной. И хотя Мёллером экспериментально, действием рентгеновых лучей, были полу-

чены мутации, а вскоре аналогичные мутации были вызваны и другими агентами — химическими, температурными и др., тем не менее эти мутации трактовались как неадекватные, ненаправленные, а воздействие внешних агентов объявлялось неспецифичным. Отсюда делался вывод, что ни факторы среды, ни функциональная деятельность не могут вызывать мутаций. В лучшем случае эти агенты могут только ускорять или замедлять появление мутаций, природа которых исключительно спонтанейна, автономна. На этом основании решительно отвергалось всякое влияние среды и функций на наследственную основу организма, на его генотип. Генотипическая эволюция протекала автогенетически, определяя собою развитие основных организационных признаков.

Идущая параллельно и независимо от генотипической фенотипическая эволюция касалась только соматических признаков, изменения которых определялись влиянием функций, их изменениями, вызванными внешними условиями. Однако эти функциональные изменения ограничивались исключительно индивидуальной жизнью организма, не затрагивали наследственную основу и потому не могли наследоваться потомством. Какая бы то ни была соматическая индукция не одаривнистами целиком отвергалась. Поэтому, хотя функции и отводилась некоторая второстепенная роль, которая имела значение для выживания индивидуума в борьбе за существование, однако, непосредственного влияния на ход эволюции она не оказывала. Это мнение настолько прочно укоренилось в биологических науках, что вошло в учебные руководства. Так, М. Гартман в своем руководстве «Общая биология» (1936) писал: — «Важнее всего однако то, что экспериментальное учение о наследственности до сих пор еще не дало ни одного доказательства в пользу наследственности функциональных приспособлений. Наоборот, огромный фактический материал говорит скорее против этого предположения» (стр. 629).

Что же касается защитников примата функции, особенно тех, кто стоит на позициях ламаркизма, то их доказательства в этом отношении также далеко не безупречны. Механоламаркисты отстаивали и отстаивают прямое воздействие среды и адекватный ответ организма на это воздействие. При этом изменяются сперва поведение и реакции организма, а затем и его функций, под воздействием которых, происходит наследственное изменение органов и структур животного.

Понятно, что такое поверхностное представление о наследственном фиксировании функциональных реакций не мо-

жет выдержать никакой критики. Очевидно, организм не принимает в себя непосредственно внешнего воздействия, ему свойственно, наоборот, прерывать и преобразовывать это внешнее влияние внутри себя. Воздействие внешних условий поэтому может рассматриваться только как повод, как внешний возбудитель и лишь реакция организма как его внутренний процесс, является причиной происходящих изменений в его функциях и органах. Организм, как известно, обладает сложной системой внешних и внутренних барьерных механизмов, которые пресекают внешнее давление среды, охраняя всю его конституцию. Благодаря барьерным механизмам организм противодействует внешнему давлению, нейтрализует его, но в процессе этой борьбы изменяется и сам. Следовательно, способ закрепления физиологических реакций не так прост, как это представляется механоламаркистам.

Как было отмечено выше, некоторые ламаркисты стоят на той точке зрения, что изменения, приобретаемые как прямой функциональный ответ на воздействие среды, хотя и наследуются в потомстве, однако они формируют только признаки расы и вида и недостаточны для объяснения всего эволюционного процесса. Это доказывал уже упоминавшийся нами выше Е. Рассел и некоторые другие ламаркисты. Там мы отмечали, что Рассел выделял кроме того еще крупномасштабную эволюцию, которая обусловлена исключительно внутренними причинами, не связана с изменением условий среды и независима от функциональных стимулов. Таким образом, перед нами снова чисто автогенетическая эволюция, но уже созревшая на неоламаркистской почве. И снова мы видим две параллельных, не связанных между собой эволюции: одна второстепенная, функционально-приспособительная, имеющая отношение к мелким незначительным признакам и другая, главная, крупномасштабная, направляемая непонятными внутренними силами.

Итак, мы являемся свидетелями поразительного явления: две, постоянно враждующие между собой концепции — неodarвинистская и неоламаркистская, следуя каждая своим методам доказательств, пришли к одинаковому заключению относительно содержания эволюции. И та и другая раскололи эволюционный процесс на два независимых потока, один из которых, самый мощный, управляется принципом автогенеза и другой, в виде незначительной речушки, пробивает себе дорогу среди препятствий, чинимых условиями среды, защищаясь от них функционально-приспособительными моди-

фикациями. Различие между двумя указанными концепциями состоит только в том, что первая отрицает наследственное закрепление этих модификаций а, вторая, наоборот, признает их наследование путем соматической индукции.

Подобный разрыв между имманентной и адаптивной эволюциями не импонировал некоторым биологам, которые мыслили эволюцию как единый процесс и поэтому искали возможности связать генотипические изменения с фенотипическими. Такая попытка делалась как со стороны неodarвинистов, так и со стороны неоламаркистов. Например, Р. Гольдшмидт (1927, 1933), тщательно проделанными и многократно повторенными опытами над дрозофилой показал, что под действием высокой температуры получают ненаследственные модификационные изменения, которые полностью совпадают с известными мутантами и даже с географическими подвидами этих мух. Такое фенотипическое сходство модификаций с мутантами он назвал фенокопиями. Действием температуры на личинок мух с генетически различающимися признаками, вызывалось фенотипическое усиление этих признаков, что свидетельствовало о том, что как наследственный, так и температурный факторы, действовали одинаково на течение одного и того же морфогенетического процесса. В этой, так называемой параллельной индукции, можно, следовательно, видеть намек на определенную связь между генотипическими изменениями и изменениями фенотипическими.

Иначе подходит к этому вопросу Л. Плате (1928, 1935). Он считается с положением генетики о существовании как наследственных мутаций, так и ненаследственных модификаций. Однако он предполагает, что модификации связаны с мутациями прямым переходом, который осуществляется таким образом, что обычные модификации сперва приобретают длительный характер, затем превращаются сначала в неустойчивые и, наконец, в устойчивые мутации. Таким образом получается, что функционально приобретенные адаптации (модификации), в ходе филогенеза превращаются из ненаследственных в наследственно закрепленные мутации.

Попыток устранить разрыв между генотипом и фенотипом было немало. Это старались сделать, например, К. Мартин (1953), Г. Кеннон (1958) и другие. Но ближе всех, по-видимому, подошел к решению этого вопроса И. И. Шмальгаузен. «Нужно твердо условиться, — пишет этот ученый, — называть всю реализуемую организацию только фенотипом, а под генотипом понимать только ту наследственную базу, ко-

торая при данных условиях среды привела к реализации именно такого фенотипа. Определенная наследственная норма реакции характеризует генотип, а **результат** реакции при определенных условиях среды выражается данным фенотипом». Что же касается модификации, то она «означает не фенотип, а **изменение** фенотипа, обусловленное изменением внешней среды, как же как мутация означает **изменение** фенотипа, обусловленное изменением наследственной базы развития, т. е. генотипа» (1938, стр. 65). Много лет спустя Шмальгаузен углубляя эти свои положения подчеркивает, что хотя факторы внешней среды и вызывают изменения в развитии, характерные особенности этих изменений, их специфика определяются наследственными свойствами данного организма и не могут быть вызваны у другого вида организмов, обладающего другой нормой реакции. «И в этих случаях, — пишет он, — мы имеем, следовательно, развитие по унаследованной программе, в которой уже заложена и способность к различным формам реагирования на внешние факторы. Они образуют каждый раз характерные для данного вида организмов (точнее для данной наследственной основы — **генотипа**), ему одному свойственные **модификации** его внешнего вида и строения (т. е. его фенотипа)» (1964, стр. 15, подчеркнуто автором).

Приведенные высказывания Шмальгаузена с очевидностью показывают, что, во-первых, эволюция есть единый процесс, обусловленный связью генотипа с фенотипом; во-вторых, что модификации, как следствие функционального взаимодействия организма и среды, не являются беспорядочными и неопределенными, но как и мутации, определяются свойственным данному виду генотипом; в-третьих, что особенно интересно, сам генотип определен как норма реакции, т. е. получает **физиологическую** характеристику.

Признание взаимосвязи генотипа и фенотипа, определение обоих с точки зрения их физиологического содержания привело к заключению, что любые, как наследственные, так и ненаследственные изменения захватывают как форму, так и функцию; форма и функция стали рассматриваться в их единстве. Так развилось еще одно представление о соотношении формы и функции, суть которого состоит в том, что в процессе эволюционных преобразований организмов и их органов форма и функция изменяются синхронно. Этой точки зрения придерживаются главным образом сравнительные морфологи и экспериментальные эмбриологи.

Шмальгаузен (1936, 1938, 1946) неоднократно обсуждал вопрос о соотношении формы и функции и, в основном, склонялся к тому, что изменение формы и функции происходит одновременно. «Мы вообще не знаем никаких конкретных форм без определенных функций, — писал этот ученый. Взаимозависимость формы и функции ясно проявляется как в индивидуальном развитии организмов, так и в видообразовании» (1936, стр. 102). Вследствие единства формы и функции подчас бывает трудно говорить об изолированном органе и его функции. В отдельных случаях структура органа может изменяться в зависимости от структур и функций других органов и всего организма и тогда функция определяется формой органа. В других случаях наблюдается обратная зависимость строения органа от его функции, что наблюдается при атрофии или гипертрофии органов. Однако, в целом, «смена функций является всегда одновременно и сменой формы» (1946, стр. 425). Шмальгаузен весьма критически относится к тем, кто отстаивает примат функции, равно как и к тем, кто стоит на позициях примата формы. «Точно так же и во взаимоотношениях между формой и функцией, — подчеркивает он, — метафизическая мысль обнаруживает непрерывное шатание между принятым примата формы и примата функции» (там же, стр. 414).

Число сторонников единовременного изменения формы и функции в последнее время непрерывно возрастает, хотя особо веских доказательств в пользу этой точки зрения, за исключением общих соображений, по существу, не приводится (см. например, Г. Вебер (1955); В. Грегори (1951); М. Бейтс (1958); Р. Рохгаузен (1964). Исключением является только интересная статья Л. Я. Бляхера (1962), специально посвященная этому вопросу, на которой необходимо коротко остановиться.

Уже в самом начале своей статьи, после определения понятий формы и функции, Бляхер формулирует свое отношение к разбираемой проблеме: «Быть может парадоксально на первый взгляд прозвучит утверждение, — пишет он, — что проблема соотношения формы и функции рассматриваемая как антитеза: примат формы — примат функции принадлежит к категории мнимых проблем» (стд. 119). И тут же подкрепляет этот свой тезис высказыванием известного органиста Дж. Вуджера (1929) о том, что биологическая мысль на протяжении всей ее истории истощалась этой антитезой.

По мнению Бляхера, суждения о примате формы или примате функции в большинстве случаев носили априорный характер и не подтверждались строго проверенными фактическими данными (стр. 120). «Подобные суждения, — продолжает этот автор, — оказываются особенно необоснованными применительно к соотношению формы и функции в процессе исторического развития живых существ, т. е. в той области, где строгие доказательства того, что изменилось раньше — форма или функция — невозможны, и поэтому остается широкий простор для произвольных утверждений» (там же, стр. 145).

Бляхер почти не затрагивает критикой сторонников примата формы, но зато основательно критикует тех, кто отстаивает примат функции, критикует за то, что они основывают свои доказательства на «ламарковском принципе первичности функциональных изменений» и тем самым отрывают функцию от формы, нарушая единство этих последних. В отношении же дарвинистов, которые тоже держатся убеждения о примате функции, как, например, Северцов, то их суждения, по Бляхеру, являются не выражением научного, основанного на строгих доказательствах убеждения, а всего лишь мыслью, облеченную в неудачную форму (стр. 148). Сторонники примата функции, по словам Бляхера, «без всякой аргументации фактами допускают, что внешние воздействия вызывают только изменения функций, не затрагивая формы и структуры органа, и что форма и строение изменяются лишь впоследствии, после изменения функции и под влиянием ее изменений» (стр. 144—145).

Основная мысль Бляхера, пронизывающая всю его статью, сводится к тому, что форма и функция изменяются одновременно. Предпосылкой для такого заключения служит тезис о нерасторжимом единстве и взаимообусловленности формы и функции, а в качестве доказательства приводятся экспериментальные данные, полученные рядом исследователей на анатомическом, эмбриологическом, гистологическом и цитологическом материале. Опираясь на этот материал этот автор доказывает, что способность органов и структур изменяться в условиях измененной функциональной нагрузки может быть объяснена только с точки зрения единства формы и функции и их одновременного изменения. Что же касается палеонтологических доказательств, то к ним этот ученый относится с явным недоверием, хотя и отмечает, что иногда и на объектах, изучаемых палеонтологами, можно обнаружить, «что изменения функций, возникшие в измененных условиях суще-

ствования и приводящие к выживанию в этих новых условиях, возможны только при одновременном появлении обеспечивающих функцию морфологических изменений» (стр. 145).

Аргументация и тщательно подобранные доказательства, которые Бляхер приводит для обоснования одновременного изменения как функции, так и формы, делают его выводы весьма впечатляющими. И все же с некоторыми его положениями мы согласиться не можем.

Во-первых, нельзя согласиться с его утверждением, что сторонники примата функции не аргументировали фактами защищаемой ими точки зрения. Всем хорошо известна та борьба, которая велась вокруг этого вопроса. Как сторонники примата функции, так и их противники, стоявшие на позициях примата формы, одинаково собирали факты, ставили эксперименты. Фактов приводилось много, другое дело — насколько они в обоих случаях были доказательны. Во-вторых, мы не можем разделить мнение автора о том, что из единства формы и функции должно с неизбежностью вытекать, что и изменяются они одновременно. Из простого, замкнутого в себе единства, взятого независимо от его внешнего отношения, вовсе не следует такой вывод, к которому приходит автор. Точно также отсюда не следует, что когда функция изменяется первой должен обязательно произойти ее отрыв от формы. Наконец, мы не можем согласиться с тем пренебрежением, которое высказал этот автор по отношению к историческому подходу, допускающему, якобы, только «широкий простор для произвольных утверждений» и неспособному поэтому представить строгие доказательства для решения вопроса, что является ведущим в эволюции — форма или функция. Мы, напротив, думаем, что только исторический анализ филогенетического развития формы и функции и их взаимодействия способен дать ответ на этот наболевший вопрос, и это мы попытаемся показать при последующем изложении. Что же касается доказательств (каковы бы они ни были), основанных только на рецентном материале, все равно, экспериментальном, или добытом путем наблюдений; на чем именно строит свои выводы указанный автор, то по этому поводу следует заметить, что такой материал, чтобы стать достоверным, должен пройти сначала генетическую проверку в поколениях, т. е. опять таки получить историческую корректировку.

Только что высказанные соображения заставляют думать, что и эта последняя точка зрения, отстаиваемая едино-

временность изменения формы и функции, не является вполне безупречной и поэтому не дает полного решения вопроса.

Предпринятый разбор вопроса о том, что является ведущим в эволюции — форма или функция, приводит к неутешительному выводу: ни сторонники примата формы, ни их противники, отстаивающие взгляд на примат функции, ни, наконец те, кто придерживается мнения об одновременном изменении формы и функции, не дали удовлетворительного ответа на этот вопрос. Причина такого положения, как показал анализ взглядов различных авторов, кроется в том, что источники первичных эволюционных изменений искали не в выяснении природы самой функции, под которой чаще всего понималась внешняя ее сторона, как простое упражнение, и не во взаимодействии функции с формой в процессе их исторического самодвижения, а выводили эти источники отчасти из посторонних соображений и чуждых концепций, таких, как преадаптация, протерогенез, изначальная целесообразность и т. д. отчасти же из чисто механоламаркистских предпосылок. Таким образом, сложилось ложное положение, а именно, вместо того, чтобы объяснять происхождение эволюционных изменений исходя из подлинной основы, какой является внутренняя природа функции, это объяснение находили в том, что являлось, так сказать, только обоснованным, производным. В результате всего этого вся проблема очутилась в тупике, научная мысль билась в тенетах не находящего выхода противоречия, созданного альтернативой: примат формы — примат функции.

Определяющую роль в сложившейся ситуации, несомненно, играла генетика, долгое время придерживавшаяся неodarвинистских позиций. Эта прежняя генетика, общим принципом которой был автогенез, полностью отрицала значение внешних факторов и роль функций в происхождении эволюционных изменений. Отличительной чертой формальной генетики было то, что каждый этап ее развития выдавался за «истину в последней инстанции», подавлявшую всякую мысль, которая не совпадала с тем, что ею признавалось бесспорным. Такое положение не могло не вызывать протеста со стороны инакомыслящих биологов, постепенно нарастала критика ее автогенетических установок (И. И. Шмальгаузен, 1933, стр. 68). Такая критика коснулась и таких уязвимых сторон генетики, как отрыв генотипа от фенотипа (М. Bates, 1960), закрепления в течение ряда поколений приобретенных адаптивных особенностей микроорганизмами (Nanney, 1960), не-

способность организма контролировать свои собственные зародышевые клетки (Cannon, 1958), неувязка генной теории с законом параллельного зародышевого развития (Martin, 1953) и т. д. С критикой мутационизма начали выступать с позиций кибернетики некоторые палеонтологи (Lavocat, 1961), биохимики (Wintrebert, 1953) и наконец, в среде самих генетиков и селекционеров стали появляться высказывания, не согласующиеся с раз и навсегда утвердившимися канонами этой теории (Г. Нильсон, 1937; Mather, 1944; Dean and Hinchelwood, 1952 и др.).

Отчасти под влиянием указанной критики, но главным образом в силу собственного развития, опирающегося на широко поставленные экспериментальные исследования, генетика пришла к отказу от неodarвинизма с его автогенезом и отрицанием взаимодействия организма с окружающей средой. Современная генетика, а также и молекулярная биология в сотрудничестве с химией, физикой и математикой достигли поразительных результатов в изучении субклеточных и молекулярных структур. Открытие и расшифровка наследственного кода, выяснение механизма синтеза белков, наконец синтез гена аланиновой РНК американским биохимиком Х. Г. Хорана, поставило генетику перед необходимостью серьезного пересмотра ряда своих, казавшихся ранее нерушимыми, теоретических положений. Это может означать только одно — генетика решительно встала на путь самокритики.

Можно было бы привести немало примеров такой самокритики, исходящей из недр самой генетики в лице ее наиболее авторитетных представителей. Здесь мы сошлемся только на высказывания одного из ведущих генетиков нашей страны Н. П. Дубинина.

Н. П. Дубинин (1968) характеризует формальную генетику как автогенетическую и метафизическую. Автогенез и метафизика старой генетики заключалась, по его словам, в отрыве генов от обменных процессов и от действия факторов внешней среды. Генотип понимался как мозаика генов, а организм (фенотип) — как мозаика признаков. Сам по себе ген изображался как вечно равный себе и неизменный элемент, не испытывающий развития и не изменяющийся под воздействием внешних факторов. В другой своей, более ранней работе, возражая против абсолютизации случайности мутаций Дубинин писал: «Концепция Дельбрюка, Шредингера и других о принципиальной случайности появления мутаций должна быть заменена признанием принципиальной зависимости

характера мутаций от качества воздействующих условий» (1957, стр. 153).

Преодоление автогенетической догмы оказало благотворное влияние на прогресс генетики, заставило по иному смотреть на природу и происхождение элементарных эволюционных изменений. Мутация, как и способность мутировать, предстала теперь в свете взаимодействия внутреннего и внешнего, организма и среды.

Однако, быстрый прогресс генетики и молекулярной биологии сначала характеризовался той особенностью, что почти все внимание исследователей было сосредоточено на дискретности молекулярных элементов, на выяснении их структуры. Следовательно, имелась в виду по существу только форма этих последних, в то время, как на их функцию почти не обращалось внимания. Правда, такой подход к изучению материальной природы наследственности и изменчивости можно считать исторически оправданным — сначала требовалось исследовать структуру, форму, и только после этого заняться выяснением их функций. Но когда вплотную встал вопрос о механизме передачи генетической информации, о взаимодействии нуклеотидов внутри ДНК, синтезе белков, ферментов, и о других процессах, протекающих как внутри ядра, так и вне его, наконец, когда встал вопрос о происхождении адаптивных реакций под влиянием меняющихся внутренних и внешних условий, только после этого было обращено должное внимание на функциональную сторону явлений. В результате всего этого обнаружились сложные системы регулирования процессов молекулярных превращений, функционального взаимодействия входящих в ядро и клетку компонентов. Было показано, что синтез ДНК и белка зависит от функции всей клетки (Мейерсон, 1967). Генетики теперь прямо говорят, что понятие гена наполнилось физиологическим и биохимическим содержанием (Н. П. Дубинин, 1968) и, что ген является скорее функциональным, чем морфологическим понятием (В. Л. Рыжков, 1967). Последние 5—10 лет характеризуются особенно интенсивным исследованием функций субклеточных и ядерных (молекулярных) структур. Этому вопросу посвящаются не только журналные статьи, но и целые монографии (Goodwin and Lindberg, 1961, А. С. Спириин, 1970; Ж. Г. Шмерлинг, 1970; Р. Б. Хесин, 1970; Г. Бюген, 1970; И. И. Кикнадзе, 1971 и др.). Сейчас, вероятно, мало кто из генетиков будет протестовать против того, что такие структуры, как ДНК, РНК, нуклеотиды, ферменты и т. д. являют-

ся только выразителями формы, только хранителями наследственной информации, но не находятся в постоянном функциональном взаимодействии. Очевидно, что передача наследственной информации и возникновение наследственных изменений основаны именно на функционировании генов. «Структура и функция, или форма и жизненные процессы, — вот два взаимообусловленных аспекта жизни» (Боген, 1970, стр. 18).

Функциональный подход современных генетиков и молекулярных биологов при исследовании субклеточных структур представляет отрадное явление, так как устраняет отрыв функции от формы — мнение, которое долгое время владело умами генетиков. Благодаря функциональному подходу механизм возникновения наследственных изменений приобретает динамический характер, а сама функция становится действенным фактором эволюционного процесса. Все это показывает, что в вопросе соотношения формы и функции, между морфологическими науками, с одной стороны и генетикой и молекулярной биологией — с другой, началось сближение точек зрения. Можно также наблюдать и тот важный факт, что обобщения, к которым постепенно приходят эти науки, часто совпадают с теми, к которым в свое время пришла морфология. Это и понятно, так как основные закономерности, управляющие эволюцией организмов, оказываются общими для всех структурных уровней. В связи со сказанным представляет большой интерес статья А. Н. Белозерского (1971), в которой обсуждается вопрос о связи нуклеиновых кислот с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. По словам автора, изучение нуклеотидной последовательности может привести к пониманию не только систематических и филогенетических отношений организмов, но и, что особенно важно, к пониманию механизмов самого эволюционного процесса (стр. 45).

И все же, хотя новая генетика и избавилась, правда, пока неполностью, от пут автогенеза и вплотную подошла к признанию единства формы и функции, она однако еще не дала ответа на вопрос, что является ведущим в эволюции — форма или функция. Возможно это объясняется тем, что происхождение элементарных приспособительных изменений выводится этой наукой исходя лишь из генетико-статистических процессов в то время как исторический момент при этом почти не принимается во внимание. Мы однако думаем, что только на исторической основе, когда форма и функция про-

явят себя в движении в процессе эволюции, можно получить положительный ответ на поставленный выше вопрос.

Некоторые морфологи утверждают, что палеонтология на своем материале не способна решать вопрос о факторах эволюции вообще, в том числе и о роли функции в приобретении наследственных изменений. Такого мнения придерживается например, И. И. Шмальгаузен, который прямо говорит, что «вопрос о факторах эволюции вообще не может быть разрешен на ископаемом материале» (1939, стр. 122). Еще более резко подчеркивает ту же мысль Л. Я. Бляхер (1962), который, как было показано выше, категорически утверждает, что палеонтология не может вообще решить, что изменяется раньше — форма или функция. Это убеждение, по-видимому, настолько прочно укоренилось в науке, что ему поверили и некоторые палеонтологи. Например, Э. Олсон (1966) соглашается, что палеонтология не дает материала для решения одной из основных проблем эволюционной биологии — проблемы природы и происхождения наследственных изменений.

С подобными суждениями согласиться никак нельзя. Прежде всего по этому поводу следует заметить, что палеонтология, точнее, палеобиология, в отличие от неонтологии, обладает тем преимуществом, что она вполне свободна от необходимости решать вопрос о том, наследственны или ненаследственны те изменения, которые она находит на своем материале. Дело в том, и это очевидно соответствует истине, что ненаследственные индивидуальные изменения, поскольку они не закрепляются в потомстве, не фиксируются палеонтологически, не сохраняются в ископаемом состоянии в силу той же неполноты геологической летописи и статистических законов. Следовательно, то, что не наследуется, не входит в состав исторического развития. Поэтому, можно с уверенностью принимать, что все изменения, которые палеонтолог обнаруживает на своем материале, имеют эволюционное значение.

Все сказанное в этой главе приводит нас к убеждению, что палеобиология, как наука историческая, может представить веские доказательства, внести необходимые коррективы в решение вопроса о соотношении формы и функции и того, что является ведущим в эволюции — форма или функция. Только эта наука может последовательно проследить историческое движение функции, при котором раскроется ее подлинная природа, ее истинное содержание, что в свою очередь позволит раскрыть ее роль в эволюционном преобразовании органов.

О СОДЕРЖАНИИ ПОНЯТИЙ «ФОРМА» И «ФУНКЦИЯ»

Рассмотренные в предыдущей главе разнообразные суждения привели нас к заключению, что решение вопроса о примате формы или о примате функции равно как и выяснение механизмов изменения функций и преобразования органов в процессе исторического развития, не лежит в плоскости представления о мультифункциональности и не в объяснении посторонними теоретическими положениями, а коренится в самой природе функции и ее носителя — органа. Задача сейчас состоит именно в том, чтобы выяснить, что представляет собою форма и что — функция, по своему истинному содержанию. До сих пор мы пользовались терминами «форма» и «функция» в общеупотребительном значении. Теперь же нам надлежит определить их с существенной стороны.

В биологии учение о форме и функции уже давно выкристаллизовалось в две обособленные, но обширные многоплановые науки — морфологию и физиологию. Именно, морфология исследует форму, а физиология — функцию.

Морфология, понимаемая в широком смысле, распадается на ряд соподчиненных наук — анатомию, эмбриологию, гистологию и палеонтологию, каждая из которых имеет свой особый предмет, свои задачи и методы исследования. Однако, основным содержанием всех этих наук является изучение формы, внешнего и внутреннего строения, структуры, организации, а также закономерностей формообразования в процессе индивидуального и исторического развития. Строение, структура, организация, хотя и различаются между собой этимологически и отчасти по смыслу, тем не менее охватываются единым понятием — **форма**. С этой точки зрения живая материя, любое живое вещество, определенным образом оформлено. Бесформенной живой материи не существует в природе точно так же, как и не существует нематериальной формы. Живое вещество и его форма представляют собою поэтому неразложимое целое и разделить их можно только в абстракции. В таком понимании биологическая форма обладает вещностью, а следовательно и протяженностью. Вместе с тем, форма как таковая не является только внешним отображением строения, структуры, организации, но пронизывает собою все эти образования и изнутри и только благодаря такому всепроникающему охвату формой они получают свою определенность, становятся тем, чем они являются на самом деле — строением, структурой, организацией. Поэтому, когда биологи выделяют отдельно внешнюю форму (облик, очерта-

ние), а строение, структуру, понимают только как внутреннюю архитектонику, то такое разделение следует принимать весьма условно. В действительности, внешняя форма только и существует как выражение внутренней констелляции живого и, наоборот, строение, структура, которая не имела бы внешнего проявления формы, оказалась бы своего рода непознаваемой «вещью в себе».

Но, далее, морфологически понимаемая форма всегда носит конкретный характер. Конкретным выражением формы, по крайней мере у относительно высокоорганизованных животных, являются **клетка, ткань, орган, система органов, целостный организм**². Все эти подразделения формы, хотя и воспринимаются как реальности, однако (исключая организм), не существуют обособленно, а составляют части целого, изолировать которые можно только анатомически. В силу такой зависимости, клетка представляет собой структурную основу ткани, ткань — структурную основу органа, орган таким же образом включается в состав системы органов и, наконец, система органов, в совокупности с другими системами, составляет целостный организм.

Здесь мы рассмотрели основные морфологические подразделения формы так, как они существуют в теле животного. В таком состоянии они обнаруживают только различие в степени сложности и соподчинение менее сложных более сложным структурам. Являясь результатом исторического развития, эти структуры, однако, сами по себе не несут никаких признаков исторического движения формы. Подлинное, внутренне обусловленное, развитие формы, включающее смену формы, с последующим ее усложнением и становлением структурных уровней, осуществляется только в филогенезе и онтогенезе. Посмотрим теперь как протекает процесс разветвления формы в ходе эволюционного и индивидуального развития; по необходимости рассмотрим это кратко, схематически. Заметим кстати, что здесь мы совершенно не затрагиваем теории систем и структурных уровней — бурно развивающихся направлений в современной биологии. Интересующимся этими теориями мы рекомендуем книгу В. И. Кремянского (1969), обстоятельно и всесторонне освещающую развитие идей в этом направлении. Мы касаемся уровней и си-

² Здесь мы не затрагиваем субклеточных структур по той причине, что их рассмотрение сильно осложнило бы выяснение содержания понятия формы.

стем только в той степени, какая необходима для выяснения природы формы и функции и их взаимоотношения в том аспекте, как мы ее понимаем сами.

Согласно современным гипотезам, жизнь на нашей планете зародилась на доклеточном уровне. Относительно доклеточных форм жизни палеонтология и зоология не располагают никакими материалами. Поэтому свой разбор филогенетического движения формы мы начнем с одноклеточных организмов.

Где-то, в глубинах докембрия, появились организмы, структурной основой которых была **клетка**. Такой организм, находясь в постоянном взаимодействии со средой, должен был обладать и особой формой организации, которая первоначально, по-видимому, мало отличалась от структурной основы. Позднее, на базе одноклеточности развились разнообразные формы организации простейших одноядерного, моноэнергидного типа. Дальнейшее развитие пошло, в основном, в двух направлениях: по линии многоядерности (некоторые полиэнергидные инфузории и фораминиферы) и по линии колониальности, от которых, по мнению большинства биологов, берет начало многоклеточные животные.

Следующим крупным этапом филогении был переход к организмам **тканевого** типа строения. Именно ткань явилась той структурной основой, на базе которой развились животные с новой формой организации. Первоначально это были двуслойные животные, тело которых слагалось двумя пластами — эктодермой и энтодермой (губки, археоциаты, кишечнополостные), а затем и трехслойные, у которых добавился третий пласт — мезодерма (червеобразные, мшанки, плеченогие, моллюски, иглокожие, членистоногие). Среди червеобразных предполагают и родоначальников нового, более высокоорганизованного типа животных — хордовых, давших со временем наиболее совершенные формы жизни.

Главным принципом развития формы на тканевом уровне явилась дифференциация. Каждый из трех основных пластов дифференцировался на ряд производных, каждый из которых дал начало первичным, пока только гомогенным, органам, причем, некоторые из этих органов стали центрами формирования систем органов. Подобное расчленение внутри организма основных пластов на свои производные, явилось важнейшим условием перехода к новому, более высокому структурному уровню, господствующим принципом которого оказалась интеграция. Этот уровень можно назвать **органным**.

Важнейшей его особенностью является то, что все без исключения органы животных данного уровня гетерогенны, интегрированы из производных различных первичных пластов.

На основе гетерогенности формируется еще более высокий структурный уровень — **системный**.

Наивысшего развития два последних интегративных и, следовательно, гетерогенных структурных уровня достигли у позвоночных животных.

Таково, по нашему мнению, движение и раскрытие формы в филогенезе. Теперь посмотрим, и тоже в самых общих чертах, как происходит процесс развертывания формы в онтогенезе.

Как известно, всякое индивидуальное развитие начинается с одноклеточной стадии, представленной яйцом (зиготой). Яйца разных животных чрезвычайно разнообразны, т. е. обладают различной формой организации. Однако, несмотря на это разнообразие форм организации, структурной основой любого яйца является клетка. Следовательно, на этой стадии онтогенеза животное находится на **клеточном** уровне. Наступающий затем процесс дробления приводит к образованию бластулы и гастрюлы, которые характеризуются уже **тканевым** уровнем. К двум существующим зародышевым листкам добавляется и третий—мезодерма. На тканевом структурном уровне возникает еще большее разнообразие форм организации зародышей, однако основой этой стадии является именно ткань.

Как на клеточном, так и на тканевом уровнях, доминирующим моментом развития является дифференциация. Однако, по мере углубления дифференцировки все большее значение приобретает интеграция, которая становится господствующей на стадии органогенеза. С этого момента совершается переход на **органный** уровень, где структурная основа представлена органом. Формирование органов обеспечивает переход к **системному** уровню — система органов и есть та структурная основа, которая характеризует данную стадию индивидуального развития. В онтогенезе, как и в филогенезе, органный и системный уровни представлены гетерогенным устройством органов и систем. Полностью развившийся организм животного представляет собой единство гетерогенных систем органов.

Мы рассмотрели состояние и движение формы в трех аспектах — в целом организме, где форма показана вне движения, статически, а также в филогенезе и онтогенезе, где

она проявляется в движении и развитии. Мы видели, что во всех трех случаях обнаруживаются вполне однозначные структурные уровни — клеточный, тканевой, органнй, системный и организменный. Строгая последовательность уровней указывает на закономерное видоизменение формы, выступающее как ступеньчатый ряд развития, как смена одного типа организации другим типом при скачкообразном характере переходов между структурными уровнями. Историческое движение формы сопровождается при этом прогрессивным усложнением каждого последующего уровня по сравнению с предыдущим.

Высказанные соображения о разворачивании формы не являются только плодом логического умозаключения. В данном случае весь ход конструирования формы вполне обнаруживается простым эмпирическим наблюдением при прослеживании ее движения в филогенезе и онтогенезе. Однако, одно эмпирическое наблюдение, отображающее только чисто внешнюю связь, не объясняет характера внутренней связи между различными уровнями, не раскрывает самого механизма переходов от одного уровня к другому. Более того, такое наблюдение не дает вообще ясного представления о самом процессе становления и последовательного усложнения уровней как преемственного разворачивания формы. Пытаясь разобратся в механизме подобного рода опосредования переходов, мы пришли к выводу (Стрелковский, 1968), что при всех значениях формы в ней необходимо различать две стороны: во-первых: **структурную основу**, и, во-вторых, **форму организации**.

Под структурной основой следует понимать то, что составляет базис, внутреннее содержание формы. Клетка вообще, ткань вообще, и т. д., представляют собой именно структурную основу формы. Что же касается формы организации, то эта сторона может быть охарактеризована как внешнее выражение конкретной формы, как то, что проявляется в действительном существовании животного как такового. Форма организации в данном случае выступает не просто в виде клетки, ткани, и т. д., но клетка, например, в организме животного, это уже эпителиальная, нервная, мышечная и проч. клетка. В онтогенезе она выступает в качестве яйца, в филогенезе — одноклеточного организма. То же самое можно сказать о форме организации на тканевом, органном и других уровнях. Форма организации базируется на структурной основе, включает последнюю внутри себя и поэтому она шире структурной основы, богаче своим проявлением. Структурная

основа и форма организации составляют единство реальной, морфологической формы. Но, вместо с тем, как стороны этого единства, они и заметно различаются между собой. Уже из предыдущего обсуждения можно заключить, что во всех трех аспектах (в отдельном организме, в филогенезе и в онтогенезе), в пределах каждого уровня структурная основа остается тождественной. Наоборот, форма организации характеризуется чрезвычайным разнообразием. Вследствие такого разнообразия, переход от одного уровня к другому в процессе исторического развития может осуществляться только путем снятия прежней формы организации и замены ее новой. Напротив, структурная основа никогда не выпадает из развития. При переходе к следующему уровню эта последняя освобождается от присущей ей формы организации и в таком очищенном виде входит в состав следующего уровня развития в качестве его связующего и конструирующего элемента. Только потому, что структурная основа предыдущего уровня не растворяется в последующем, но сохраняет свои существенные черты, только поэтому создаются предпосылки для становления нового уровня с его заново возникающей структурной основой, на базе которой складывается новая форма организации. Подобный механизм переходов характерен вообще для всех морфологических уровней. Тот факт, что структурная основа, раз возникнув на том или ином уровне, никогда не выпадает из развития, включаясь во все последующие уровни, объясняет нам истоки закономерного прогрессивного усложнения формы и, кроме того, раскрывает причины процессов интеграции. В силу такого комплексования структурных основ, конечный результат исторического и индивидуального развития — организм, оказывается сформированным из клеток, тканей, органов и систем органов. Именно в таком плане нам представляется эволюция формы с ее последовательным усложнением и становлением морфологических уровней. Многие морфологи положение о становлении структурных уровней в онтогенезе и филогенезе основывают исключительно на представлении о прямолинейной последовательности стадий и этапов развития. А именно, онтогенез, как правило, трактуется в духе «закона» К. Бэра, гласящего, что развитие идет от общего к частному, а также в согласии с биогенетическим законом в формулировке Э. Геккеля с его антагонизмом между палингенезами и ценогенезами. В свою очередь, филогенез понимается только как цепь сменяющих друг друга онтогенезов (Garstang, 1922). Очевидно, что такое толко-

вание указанных процессов не объясняет ни характера переходов, ни усложнения строения, ни, наконец, взаимопроникновения старого новым, общего частным. Только различение структурной основы от формы организации и познание их взаимосвязи в процессе переходов позволяет понять механизм прогрессивного усложнения структурных уровней, как и понять тот непреложный факт, что каждая стадия онтогенеза и каждый этап филогенеза заключают в себе как черты общего, так и особенного, как старого, так и нового (Стрелковский, 1963, 1964, 1968).

Положение о раздвоении любой конкретной формы на структурную основу и на форму организации имеет большое значение потому, что непосредственно подводит к пониманию подлинной природы функции, к освещению которой мы сейчас и перейдем. Но прежде всего нам следует разобраться в содержании понятия «функция», как оно до сих пор трактовалось в биологической литературе. Это тем более необходимо сделать, что в определении функции гораздо больше неясности, чем в определении формы.

Если обратиться к различным справочникам, энциклопедиям и учебным руководствам, то там можно встретить определение, что функция — это отправление, деятельность, специфическая работа органов, тканей, клеток, словом, проявление организмом определенных реакций, имеющих приспособительное значение. Несмотря на обстоятельное изучение многочисленных конкретных функций, ее понимание остается чисто абстрактным и, по существу, хаотическим представлением о функции, из которого можно понять только то, что функция есть — функция.

Именно так трактуется это понятие в некоторых руководствах по физиологии. Например, в учебнике «физиология человека» под редакцией Е. Б. Бабского (1936) функция определяется как имеющее приспособительное значение, жизненное проявление отдельного живого организма. Такие жизненные процессы, как обмен веществ, формообразование, рост, размножение, восприятие и ответ на раздражение, движение, протекающие в живом организме, являются его функциями и возникают при взаимодействии организма со средой (стр. 20). В учебнике физиологии К. М. Быкова (1948) функция определяется как работа здорового организма и его органов.

Некоторые физиологи, пытаясь уточнить понятие функции, привязывают ее к определенным морфологическим структурам. Х. С. Коштоянц (1940), например, следующим об-

разом определяет функцию: «Под функцией надо понимать отдельные физиологические процессы, которые свойственны данной специфически дифференцированной клетке, например, секретобразование и секретовыделение секреторных клеток; сокращение и расслабление мускульной клетки; проведение возбуждения нервными волокнами; специфические процессы синтеза в тех или иных клетках — синтез мочевины и откладывание гликогена в клетках печени; образование кровяных телец в кроветворных органах; всасывание питательных веществ клетками ворсинчатого эпителия и т. д. и т. д.» (стр. 19).

Д. А. Бирюков (1964) дает почти такое же определение. Он пишет: «Функции представляют собой специальную деятельность, строго ограниченную определенной морфологической структурой. Мышечные волокна могут только сокращаться, клетки слюнной железы только продуцируют слюну и т. д.» (стр. 7).

Наряду с постепенным приближением ко все большему уточнению понятия функции, в физиологии одновременно сложилось представление и о своего рода физиологических уровнях. Понятно, что процессы, разыгрывающиеся в органическом мире на разных уровнях организации оказались неоднозначными. От элементарных явлений агрегации протоплазмы в теле простейших до сложных координированных движений высших животных существует ряд переходов от одного типа физиологических явлений к другому. Еще Клод Бернар (1878), обобщая и группируя жизненные явления по степени их усложнения, выделяет, с одной стороны **свойства**, а с другой — **функции и акты**. По мнению этого ученого, свойства принадлежат протоплазме клетки, а функции и акты — органам и аппаратам как совокупности анатомических частей.

Развивая положения К. Бернара, Х. С. Коштоянц (1940) различает уже три основных типа физиологических явлений: 1) **свойства**, общие протоплазме всякой клетки как, например, раздражимость, сократимость, а также процессы ассимиляции и диссимиляции; 2) **функции**, определение которых приведено выше, и, наконец, 3) **акты**, под которыми подразумеваются уже сложные физиологические явления, осуществляемые разнородными по функции элементами организма, выражающими, по сути дела, функции системы органов.

В свою очередь Д. А. Бирюков (1964) считает возможным выделить только два типа физиологических уровней: во-

первых, функцию, как специальную деятельность, всегда ограниченную определенной и постоянной структурой и во-вторых, деятельность как, например, дыхание, пищеварение, водно-солевой обмен, т. е. деятельность, которая всегда полиструктурна.

Совсем иной подход к пониманию функции мы находим у многих морфологов. Последние интерпретируют функцию с биолого-экологической точки зрения, как приспособительную деятельность целого организма. Именно так понимали функцию Дорн (1875), Плате (1912), Северцов (1939), так понимают ее Ремане (1956), Майр (1968) и многие другие.

А. Н. Северцов особенно подчеркивал биологический смысл функции, рассматривая ее, в отличие от физиологов, как средство, с помощью которого виды сохраняются и выживают в борьбе за существование. Органы же — это только орудия, благодаря которым образуются биологически важные активные или пассивные приспособления (1939, стр. 345).

По мнению Б. С. Матвеева (1957), у физиологов и медиков нет правильного понимания функции, следствием чего имеет место ряд методологических ошибок. Сам этот ученый — морфолог дает следующее определение функции: «Под функцией нужно понимать жизненные проявления, реакции живого организма, целесообразно отвечающие потребностям организма в данных условиях существования, т. е. имеющие приспособительное значение при взаимодействии организма со средой» (стр. 21).

Таким образом мы видим, что у морфологов функция получает совсем другое, чисто приспособительное истолкование; в данном случае она определяется как внешнее отношение и связь со средой, или вообще с внешними объектами, организма и его органов. Если подобное определение конкретизировать, связав его с отдельными органами, тогда мы получим функцию в таком значении: например, функция конечности наземного животного будет хождение, функция крыла птицы — летание, лапа плезиозавра — плавание, функция глаза — зрение, молочной железы — кормление детеныша и т. д. Иногда выделяют отдельные варианты таких функций. Так А. Ремане (1956) находит нужным выделить различные способы плавания (веслообразный, торпедный, угреобразный), которые типичны для разных жизненных форм; эти вариации способов передвижения в водной среде он называет особым термином — *эквивункциональной специализацией* (стр. 242).

Предложенное морфологами биолого-экологическое определение функции вызвало своего рода замешательство в

стане биологов. В самом деле, одно и то же физиологическое явление, одно и то же понятие — «функция», приобрело вдруг два различных по содержанию определения. Оказалось, что понятие функции далеко не однозначно, что взамен прежнего унитарного определения ему можно дать и другую интерпретацию, а именно, как такую деятельность, которая находится в отношении к внешнему, т. е. имеет приспособительное значение.

Однако, указанное замешательство объясняется не только тем, что функция получила два различных по содержанию определения. Оно усугубляется также и тем, что одно и то же физиологическое явление зачастую обозначается совершенно разными, не тождественными терминами. Так, если обратиться к только что приведенным высказываниям различных авторов, то можно увидеть, что, например, обмен веществ одни из них называют свойством, а другие — функцией. При этом, тот же обмен веществ в одном случае привязывается к клетке, а в другом — ко всему организму. Или такие физиологические процессы, как дыхание, пищеварение, кровообращение и т. д., определяются уже не как функции, а как акты (Коштоянц) или как деятельности (Бирюков) в то время, как другие авторы те же самые процессы называют «основными функциями организма» (И. В. Давыдовский, 1954) и, следовательно, не актами. Бывает и так, что между функциями и актами не делается различия и одна и та же деятельность называется то функцией, то актом (П. К. Анохин, 1948).

Не меньшая неопределенность в трактовке содержания понятия функции царит и среди морфологов. Так, например, Л. Я. Бляхер (1962а) различает два рода функций: **общую**, свойственную всем клеткам, тканям и органам (газообмен, ассимиляция и выделение продуктов обмена) и **специфическую**, присущую определенным структурным образованиям (сократительная функция миофибрилл, секреция желез, экскреция клетками почечного эпителия и т. д.). Другие морфологи значительно расширяют понимание функции, по сравнению с тем, как оно дано А. Н. Северцовым и Б. С. Матвеевым, до пределов чисто экологических отношений организма и среды (Böker, 1935, Remane, 1956).

Разноречивое истолкование функции, противоречия, обнаруживаемые в ее содержании, очевидно, оправдывают требования некоторых авторов пересмотреть само понятие о функции с целью приведения его к однозначному определению. Б. С. Матвеев (1957) не без основания упрекает физиологов в том, что у них нет правильного понимания функции,

хотя казалось бы именно они должны были дать ее определение (стр. 19). Но и сами физиологи очень хорошо сознают это. Так Д. А. Бирюков (1964) отмечает, что «понятие о функции далеко не однозначно у разных авторов... Вместе с тем довольно давно определилась задача пересмотреть само понятие с функции» (стр. 7). Еще более решительно говорит об этом И. А. Аршавский. «Для физиолога, изучающего индивидуальное развитие, — пишет он, — представляется не очень удобным пользоваться тем понятием «функция», какое принято в классической физиологии. Согласно представлениям, традиционно закрепившимся в физиологии, функция определяется как специализированная физиологическая деятельность (actio), совершающаяся в соответствующем органе. Связывая функцию с деятельностью того или иного органа, физиология, главным образом зарубежная, не только отрывает понятие, функции от целостного организма, но кроме того отрывает функцию от условий среды, порождающей ее» (1956, стр. 268).

Это требование пересмотра понятия функции следует признать справедливым. Нельзя однако думать, что спорящие стороны мечтают о выработке нового, отличного, понятия. Скорее, каждая сторона стремится к тому, чтобы перетянуть противников на свою сторону, заставить их принять свою точку зрения. Однако уже сама необходимость пересмотра указанного понятия говорит о том, что оба определения страдают известными недостатками. Поэтому было бы ошибочным принять ту или иную сторону исходя из соображений, что одни определения могут показаться правильными, а другие ложными. Очевидно, все они содержат в себе кое-что правильное, а кое-что и ошибочное и трудность состоит в том, чтобы отделить зерна от плевел, истину от заблуждения. Правильны все указанные определения потому, что они, так или иначе, отражают отдельные стороны реальных физиологических процессов, но именно в силу такой односторонности они отражают их неполно и, следовательно, ошибочны.

Так, физиологи правильно, по нашему мнению, выделяют такие явления, как свойства, функции и акты, представляющие собой своеобразные физиологические уровни. Однако существенным недостатком следует считать то, что они не указывают и даже не замечают как взаимосвязей, так и различий между этими явлениями и их переходов друг в друга. Нельзя не признать ошибочным и высказанное физиологами положение, что свойства присущи только протоплазме и не

присущи клетке, ткани, органу и т. д. Правильнее было бы считать, что свойства, притом многие — физические, химические, и биологические — обязательны для всех без исключения морфологических структур; без наличия свойств наука не в состоянии была бы распознавать эти структуры. Приблизительно то же самое можно сказать и об актах. Верно, конечно, то, что акты представляют собой сложные явления, осуществляемые разнородными по функциям структурами организма. Но неверно то, что акты присущи только системам органов и не присущи отдельным органам, тканям и клеткам, которые ведь тоже являются сложными образованиями с разнородными функциями составляющих их элементов. Может быть правильнее было бы под актами разуметь все же функции клеток, тканей, органов и систем органов, но функции, действующие прерывисто, спорадически, как, например, периодическое выбрасывание секрета или экскрета, временное сокращение или расслабление мышечного волокна, проведение или торможение нервного импульса, глотание, копуляция и прочие деятельности.

Что же касается самого понятия функции, то те различные определения, которые ей даются, также не свободны от заблуждений как и не лишены истины. Если физиолог определяет функцию как специфическую деятельность конкретного органа или клетки, то такое определение можно признать в известной мере правильным. Но столь же правильно и определение, даваемое морфологами, рассматривающими функцию с точки зрения биологически важного, приспособительного, т. е. направленного вовне, отправления. Однако, оба определения, взятые порознь, оказываются односторонними, не отражают полноты понимания функции и поэтому оба они в данном случае ошибочны. Очевидно, истина, как об этом будет сказано в дальнейшем, состоит в том, чтобы связать между собой эти оба противоречивые определения в одно понятие и тогда можно будет получить представление о реальной функции.

По-видимому, наиболее правильным было бы признать, что любой морфологической структуре присущи все три категории явлений — свойства, функции и акты. Так, способность мышцы сокращаться будет ее свойством, сам процесс сокращения — функцией, а периодичность сокращения — актом.

Итак, мы видим, что разработка теории о взаимоотношении формы и функции в биологии находится в состоянии серьезного кризиса. Этот кризис отчасти обостряется сложив-

шимися противоречиями в определении понятия функции, вызванными разным и односторонним толкованием ее содержания. Нельзя, конечно, думать, что этот кризис есть нечто ущербное, какой-то недостаток, закрывающий дорогу к познанию природы функции. Борьба различных мнений и существующие противоречия означают скорее, что исследовательская мысль продолжает неустанно работать над выяснением подлинного содержания функции. Суть же кризиса, по нашему мнению, заключается в том, что ни одно из предложенных определений не отражает процесса самодвижения функции, в результате чего остаются в тени ее связи с другими функциями и структурами, остается неясным механизм ее изменения и эволюционных переходов.

В результате многолетнего изучения проблемы соотношения формы и функции, сопровождавшегося критическим анализом существующих разноречивых представлений и выяснением причин кризиса в понимании содержания функции, мы в свою очередь пришли к выводу, что **истинная природа функции, ее существенная особенность, заключается в ее двойственности.** Впервые соображения о двойственном характере функции как основе филогенетических преобразований органов были изложены нами в небольшой статье (Стрелковский, 1961). Интерес, проявленный к этой статье рядом биологов, как советских, так и зарубежных, а также полученные замечания, касающиеся, главным образом краткости и даже конспективности изложения, в результате чего отдельные положения оказались недостаточно ясными, побудили нас шире развернуть обсуждение вопроса, глубже обосновать его со стороны содержания. Настоящая работа является, по существу, продолжением и дальнейшим развитием высказанных там положений.

Двойственный характер функции, как показало изучение, непосредственно вытекает из ее взаимосвязи с формой и соотношения с другими функциями. Попытаемся сначала выяснить, как и в чем проявляется связь функции с формой.

Едва ли в наше время есть необходимость доказывать тот, ставший тривиальным факт, что в живом организме и его органах функция находится в единстве с формой. Нельзя только забывать, что это-не обычное единство двух разных внешне связанных явлений, не простое приложение функции к форме. Смысл этого единства заключается в том, что форма и функция так переплетаются между собой, так пронизывают друг друга, что разорвать эту их связь практически невоз-

можно; обе они представляют собой одно целое. С этой точки зрения, форма есть не что иное как материализация функции, а последняя — жизнепроявление формы. Благодаря такому единству форма может существовать не иначе, как посредством функции, а функция — посредством формы. Как справедливо подчеркнул М. С. Гиляров (1960), само понятие «орган» — понятие в первую очередь функциональное, физиологическое (стр. 220).

Однако, функция не только материализуется в форме, но в форме она обретает и свою границу. Выше мы уже отмечали, что любая морфологическая структура, как выражение формы, обладает протяженностью, т. е. занимает некоторое место в пространстве и, следовательно, пространственно ограничена. Наоборот, функция сама по себе обладает временной характеристикой, т. е. совершается во времени. Продолжительность и интенсивность протекания той или иной функции делает ее количественно измеримой, что кстати сказать и позволяет физиологам изучать функции экспериментально. Благодаря тому, что форма пространственно ограничена, она, как носитель функции, ограничивает и эту последнюю и тем самым придает ей качественную определенность. Короче говоря, функция есть то, что она есть только благодаря форме; это уже не функция вообще, но всегда только особенная функция, скажем, пищеварительная, дыхательная, сократительная и т. д.

Если форма ограничивает функцию, сообщает ей качественную характеристику, то функция, в свою очередь, придает определенность форме. Только функция может объяснить, что собой представляет форма. О любой морфологической структуре ничего нельзя сказать, если неизвестна ее функция. Так, например, группа клеток среднего мозга, которой присвоено название «черная субстанция», функционально не определена; только предполагается, что она принимает участие в регуляции движений животного. Ректальная железа акулообразных рыб или же фабрициева сумка птиц, относительно которых до сих пор нет точных данных кроме предположения, что эти органы являются железами внутренней секреции. У костистых рыб существует своеобразная структура, функция которой неизвестна, поэтому она условно названа «супрабранхиальным органом» (У. А. Гослин, 1965, стр. 189). Водяницкий и Пчелина (1955) на хвосте хамсы нашли орган неизвестного назначения, названный ими паракаудальным органом. Авторы полагают, что это — орган стайного чувства.

Особенно демонстративно выступает роль функции в определении формы на палеонтологическом материале. До сих пор не прекращаются споры относительно таких образований у аммонитов, как, так называемые «ушки». Одни авторы определяют их как филогеронтические образования, связанные со старением и вымиранием таксонов (Ротпрески, 1894), другие — с характером роста раковины, нарастанием оборотов и образованием приустевых структур (Д. И. Иловайский, 1934), третьи — наличие ушек связывают с особенностями плавания и скольжения в воде (Schindewolf, 1958), наконец, высказывается и такое мнение, что ушки мезозойских аммонитов представляют собой вторично-половые признаки, имеющие отношение к половому отбору (Л. Ш. Давиташвили, 1961). У верхнесилурийских цефаласпид на дорзальной и латеральных сторонах головного щита имеются своеобразные структуры, функция которых была загадкой для палеонтологов. Затем эти образования были определены как электрические органы (Stensio, 1927, Jarvik, 1960). Однако теперь это положение оспаривается и то, что признавалось за электрические органы, рассматривается в качестве сенсорных органов (Schaeffer, 1969). Совершенно неизвестна функция своеобразной железы, располагавшейся на нёбе у среднедевонских кистеперых рыб (И. И. Шмальгаузен, 1964). Попрежнему спорят по поводу функционального назначения таких гротескных органов, как парус пеликозавров или гребень на черепе у некоторых гадрозавров мезозоя, например, *Parasaurolophus*. Можно было бы привести и еще ряд примеров подобного рода, но и тех, которые даны здесь, достаточно чтобы понять, что только знание функции может пролить свет на природу органа (формы). Только потому, что функции некоторых структур оставались неизвестными, последние определялись не по своему функциональному содержанию, а им просто давались случайные названия — по местоположению, по внешнему сходству с уже известными органами, иногда им присваивались имена знаменитых ученых или первооткрывателей.

Но далее, давая определение форме и получая в ней свою ограниченность, функция превращается во внутреннюю деятельность данной формы. Однако, только как внутренняя деятельность, без соотношения с другими деятельностями, функция оказалась бы попросту бессмысленной. Но именно потому, что функция деятельна, она не замкнута в себе, а проявляет себя во внешнем отношении к другим функциям.

Попытаемся теперь выяснить, что собой представляет это внешнее отношение, каковы его особенности.

Выше, говоря о движении и развитии формы от одного уровня к другому мы отмечали, что переход от клетки к ткани, от ткани к органу, от органа к системе органов происходит таким образом, что структурная основа предыдущего уровня не растворяется в более высоком последующем уровне, но сохраняется в нем, преобразуясь в элемент новой структуры. Понятно, что такой переход формы на другой уровень совершается вместе с функцией и благодаря ей, т. е. это, по существу, функциональный переход, осуществляющий живую органическую связь между уровнями. Входя в вышестоящий уровень, начальная структура входит в его подчинение, а его функция оказывается в зависимости от функции этого более высокого уровня. Отсюда с необходимостью следует, что та или иная структура, исполняя свою функцию, вместе с тем выполняет функцию того уровня, в состав которого он входит. Таким образом, функция морфологической структуры (формы) на любом уровне приобретает двойственный характер. Положение о двойственной природе функции имеет исключительно важное значение, так как лежит в основе вообще всех морфофункциональных преобразований животных, о чем будет идти речь ниже. А теперь, чтобы упростить понимание двойственности функций, перейдем от логических рассуждений к конкретным примерам.

Как известно, все органы животных, независимо от их строения и назначения, являются гетерогенными, состоят из разных частей, сложенных различными тканями, которые, в свою очередь, происходят из различных зачатков. Так, например, свободная конечность наземного позвоночного животного построена из многих элементов скелета, мускулатуры, нервов, кровеносных сосудов, покровов. Словом, это — довольно сложный орган, на подробностях строения которого мы останавливаться не будем, так как это отвлекло бы наше внимание от обсуждения разбираемого вопроса, не принеся при этом существенной пользы. Тот, кто заинтересуется подробностями строения данного органа может удовлетворить свою любознательность обратившись, например, к трехтомному труду П. Попеско (1961) «Атлас топографической анатомии сельскохозяйственных животных», или к весьма содержательной монографии В. Г. Касьяненко (1947) «Аппарат движения и опоры лошади», в которой дан глубокий функциональный анализ частей всего аппарата конечностей животного. Для

нас достаточно иметь в виду, что каждая из многочисленных частей конечности выполняет определенную, только ей свойственную функцию, не похожую на функции других частей, составляющих данный орган. Без особого разъяснения понятно, что функции мускулов отличаются от функций нервов, а функции крововов, в свою очередь, заметно отличаются от функций скелетных элементов и т. д. Различаясь между собой качественно, все эти функции, вместе с тем, сходны между собой в том, что все они необходимы и, следовательно, равноценны так, что ни одна из них не обладает каким-либо преимуществом перед другими. Нарушение функции того или иного компонента неизбежно привело бы к нарушению функции всей конечности.

В свою очередь, орган как целое, включая в себя отдельные элементы частей с их функциями, имеет кроме того и свою особую функцию, в несении которой участвуют все функции частей. Эта особая функция органа не является ни одной из функций частей органа, не возникает из них и не тождественна им вообще. В нашем примере, конечность, как целостный орган, выполняет опорнодвигательную функцию, которая не присуща в отдельности ни одной из функций указанных частей. В равной мере функции отдельных частей, взятые порознь, не могут превратиться в функцию органа как целого. Функция органа, таким образом, может рассматриваться не как простая сумма, а как результат сложного взаимодействия функций его частей, как некое особое качество, присущее только самому целостному органу и не присуща ни одной из его частей, взятых в отдельности. Являясь результатом взаимодействия функций частей, общая функция органа, в то же время, охватывает все эти функции, подчиняет их себе, делая их своими моментами.

Из факта подчинения функций частей общей функции органа вытекает еще одно очень важное обстоятельство. А именно, для того, чтобы орган выполнял свои отправления нормально, функции его частей должны быть тщательно согласованы и точно подогнаны к функции данного органа. Подобная согласованность функций частей непосредственно осуществляется самой функцией органа, которая придает им своеобразную **спецификацию**. Благодаря спецификации мышца, например, не просто только сокращается и расслабляется, чем кстати сказать, не выражает никакого функционального отношения. Мышца сокращается для того, чтобы приводить в движение строго определенный отдел или элемент скелета конечности и не как-нибудь, а только так, как диктует функ-

дия, данной конечности. Поэтому, не существует мышцы вообще, а есть всегда четко определенная мышца, несущая столь же определенную функцию. Так, трехглавая мышца плеча (*m. triceps brachii*), прикрепляющаяся своими верхними концами к лопатке и плечевой кости, а нижним — к локтевому отростку локтевой кости, выполняет только функцию разгибания передней конечности в локте. Наоборот, такие мышцы как *m. brachialis* и *m. biceps brachii* выполняют функцию сгибания конечности в локте. Эти примеры вполне отчетливо показывают, что функция конечности, специфицируя функцию той или иной мышцы, заставляет ее работать на себя. Из этого соотношения уже легко понять и определить функцию самой конкретной мышцы: помимо сокращения или точнее, благодаря своему сокращению, она участвует и в движении конечности. Таким образом, функция мышцы носит двойственный характер и это обстоятельство составляет ее подлинную природу, ее сущность. Здесь необходимо подчеркнуть, что подмеченные отношения касаются не только мышц, но и всех без исключения частей, составляющих конечность животного, всем им присуща двойственность их функций.

То же самое, что было сказано относительно функций частей, целиком и полностью приложимо и к функциям органов в их соотношении с функцией системы органов, в состав которой они входят.

Каждый входящий в систему орган с его функцией существенно отличается от других органов и их функций данной системы. Даже парные и гомодинамные органы, несмотря на их общее сходство, обладают известными различиями отчасти по местоположению, отчасти по форме и функции. Но именно на этом различии и зиждется общая функция системы, которая объединяет функции отдельных органов, связывая их в некоторое единство. Функция системы качественно отличается от функций органов и не может быть сведена к последним. В свою очередь, функция любого органа не может быть отождествлена с функцией системы. Обе категории функций, таким образом, существенно различаются между собой. Поскольку, однако, функции органов входят в общую функцию системы, постольку они взаимосвязаны, находятся в действительном взаимоотношении. Теперь следует рассмотреть, как это различие и эта взаимосвязь функций органов с функцией системы, отражается на функции отдельно взятого органа.

Если взять любой орган входящий в систему, то можно заметить, что он несет свою определенную функцию, отличающуюся от собственно функции системы. Но вместе с тем этот орган своей функцией принимает участие в работе функции системы, составляя ее необходимый момент. Так, например, отдельно взятая конечность наземного четвероногого животного выполняет опорнодвигательную функцию, но тем самым она участвует в локомоторной функции, которая осуществляется только всеми четырьмя конечностями. Функция коренного зуба млекопитающего состоит в перетирании пищи, но вместе с тем, эта механическая переработка пищевого материала является составной частью всего процесса пищеварения, выполняемого пищеварительной системой в целом. Жаберная дуга рыб выполняет функцию поддержания жабер и этим участвует в акте дыхания. Функция потовой железы имеет секреторный характер, она вырабатывает пот. Но потоотделение есть важнейший момент терморегуляции, без которой процесс секреции пота был бы совершенно ненужным. Функция молочной железы — продуцирование молока, необходима для выкармливания потомства. Таких примеров можно было бы привести множество, но и высказанных здесь достаточно чтобы убедиться, что и функции органов носят двойственный характер.

Положение о двойственной природе функции органа легко подтверждается и экспериментально. Для этого достаточно выключить функцию органа из функции той системы в составе которой этот орган действует. Если прибегнуть к эксперименту, аналогичному тем, какие выполняются физиологами и, например, ампутировать одно крыло у двукрылого насекомого или птицы, то этим будет нарушена функциональная связь другого крыла со всей локомоторной системой. И хотя оставшееся неповрежденным другое крыло будет совершать нормальные колебания, насекомое или птица полететь не смогут. Ампутация одного крыла лишила оставшееся крыло необходимой связи с функцией системы, освободила его от влияния последней, а тем самым разрушилась и двойственность его функции. Не менее убедительно доказывается двойственность функции и при культуре тканей. Если в развивающемся организме ткань формируется нормально, по законам исторической детерминации, то этим она обязана прежде всего той органической связи, которую она имеет в лице соответствующего органа или системы, элементом которых она является. Будучи же вырвана из этой связи, при воспитании в искусственных условиях, такая ткань утрачивает свои спе-

цифические функциональные и структурные черты, дезорганизуется, а ее клетки приобретают как бы эмбриональный характер (С. Я. Залкинд и Г. Б. Бровская, 1970; П. М. Мажуга и Э. В. Бондаренко, 1970). Подобная же картина дезинтеграции и дезорганизации наблюдается и у эмбрионов при воздействии факторов, нарушающих нормальное развитие (Б. И. Балинский, 1936). Во всех этих случаях, следовательно, наблюдается разрушение двойственности функции и дезинтеграция системы подобная той, которую можно наблюдать при ампутации крыла насекомого.

Из факта дезинтеграции и разрушения двойственности функции в эксперименте относительно легко выясняется характер взаимозависимости и соподчинения между функцией органа и функцией системы в нормальных условиях целостного организма. А именно, функция системы, захватывая функцию органа в сферу своего влияния, подчиняет ее себе, делает частью себя и этим определяет особенности ее деятельности, специфицирует ее.

Приведенные выше соображения, очевидно, заставляют признать, что в определение функции органа необходимо включить и ту функциональную связь, которую она имеет с функцией системы. Иначе говоря, функция органа должна рассматриваться как двойственная. Только такое определение может дать истинное понимание **реальной** функции органа.

Нельзя однако думать, что орган, таким образом, несет две различные самостоятельные функции — свою непосредственную функцию и, кроме того, часть функции той системы, в состав которой он входит. В действительности это не так. Реальная функция органа — это одна, единая функция, которая, однако, имеет две стороны или два момента, но только эти моменты проявляются с двух точек зрения: во-первых, как функция в узком смысле слова, взятая безотносительно и непосредственно так, как она выступает исключительно в деятельности отдельно взятого органа и, во-вторых, как та же функция, но рассматриваемая в ее соотношении с функцией системы и как часть этой последней. Различие их состоит и в том, что первая прочно сращена с формой, неразрывна с ней, наоборот, вторая — есть выражение внешнего отношения.

На основании вышеизложенного мы с полным правом можем сделать следующий вывод: **реальная функция любого органа имеет двойственную природу — как выражение формы, с одной стороны и как выражение внешнего отношения, с другой.**

Что бы мы ни рассматривали, реальную функцию части органа или реальную функцию целого органа, всегда и всюду они будут носить двойственный характер. Это положение можно определенно считать правилом, не знающим исключения, ему подчиняются все морфологические структуры и все функции живого организма. Что это действительно так, можно судить хотя бы по тому, что более глубокое изучение взаимообусловленности формы и функции неизбежно подводит исследователей к осознанию природы функции именно в виде ее удвоенной деятельности. Так, К. С. Тринчер (1960) показывает, что легкие теплокровных животных выполняют двойную терморегуляторную функцию — как орган химической теплопродукции и как орган тепловыделения (стр. 200). Сходные мысли высказывает и Г. Бюген (1970). Разбирая вопрос о деятельности ферментов этот ученый пишет: «...каждый из них может произвести одно-единственное действие. При этом специализация является двойкой — в отношении характера субстрата и в отношении характера воздействия на субстрат ...двойная специфичность субстрата обуславливает и двойного рода активность: во-первых, «узнавание» субстрата и соединение с ним и, во-вторых, химическое преобразование присоединенного субстрата» (стр. 25—27).

Разумеется, в живом организме, его поведении и взаимоотношении с внешней средой, существуют чрезвычайно сложные функциональные взаимоотношения и взаимосвязности, где все связано со всем. Такую широкую взаимосвязь функций хорошо показал П. К. Анохин в своей теории системогенеза (1948). Наша же задача состояла и состоит в том, чтобы найти ту элементарную функциональную основу, то первичное функциональное отношение, которое позволяло бы дать не поверхностное и случайное, а строго причинное обоснование явлениям смены функций и преобразования формы в филогенезе. Долгие поиски привели нас к заключению, что такой **первоосновой является двойственность функций.**

Если присмотреться к реальной функции повнимательнее, то можно обнаружить характер отношения ее сторон. А именно, при обычном взгляде на функцию органа, она представляется как вполне самостоятельная. Однако, мы уже заметили, что функция органа подпадает под власть функции системы, становится частью последней, благодаря чему теряет свою самостоятельность. Но функция системы, завладевая функцией органа и накладывая на нее свой отпечаток, направляет ее деятельность вовне, на определенный внешний

объект (все равно, будет ли этот объект другим органом животного, или предметом внешней среды) и тем самым возвращает ей её «самостоятельность», или, иначе говоря, доставляет ей известную «степень свободы». Сущность такого отношения коренится следовательно в том, что функция системы проникает в функцию органа, специфицирует ее, а в свою очередь эта последняя отображает особенности отправления функции системы.

Тот факт, что функция органа, в силу своей двойственной природы, содержит функциональное отношение внутри себя самой и одновременно находится и во внешнем отношении с функцией системы, подобная ситуация представляет собой противоречие, которое создает возможность разрыва по линии связи между двумя сторонами реальной функции. Исключительно важно уяснить себе смысл этого противоречия потому, что оно включает в себе тот механизм, который обуславливает возможность смены функций и преобразования органов. Однако, этот механизм эволюционных изменений здесь пока что еще глубоко скрыт за непосредственностью функционального отношения, содержащегося в реальной функции. Чтобы он проявился необходимо чтобы он сам вступил на путь развития, раскрылся в ходе филогенеза.

Для того, чтобы показать, как проявляет себя в действии двойственность функции органов в процессе филогенеза, необходимо рассмотреть ее на каком-либо хорошо известном и более простом примере, где относительная простота строения органа и ясность функционального отношения лучше всего поддаются анализу. С этой целью можно проследить происхождение и эволюцию зубов позвоночных животных.

О зубах, их происхождении, эмбриональном развитии, морфологии и эволюции, существует многочисленная литература. Еще О. Гертвиг (1874) описал строение и развитие плакоидной чешуи и зубов селяхий; он же впервые высказал положение о происхождении зубов из кожных чешуй. К. Кемп (1923) подробно разобрал строение зубов у ряда животных. А. П. Быстров (1953) осветил эволюцию зубов позвоночных. Л. Лизон (1954) дал сравнительно-анатомическое описание зубов рыб. Л. Бертен (1958) рассмотрел происхождение и ранние этапы развития зубов рыб. А. Ромер (1956) уделил много внимания изучению зубов ископаемых животных. А. Майлз (1967) дал структурный и химический анализ зубов у разных животных. М. Гехт (1969) в работе о низших тетраподах детально изучил строение и эволюцию зубов амфибий.

А. Эдмунд (1969) дает обобщающую сводку о морфологическом и гистологическом строении и онтогенетическом развитии зубов у различных групп современных и ископаемых рептилий. Что же касается зубов млекопитающих, то со времен В. О. Ковалевского, уделившего много внимания филогенетическому развитию этих органов у третичных копытных, им посвящено очень много специальных работ, перечисление которых здесь заняло бы много места. Поэтому мы ограничимся указанием главнейших источников, как классическая работа В. Кюкентала (1892) о происхождении и развитии зубов млекопитающих, Депендорфа (1896) об истории развития зубной системы млекопитающих, К. Розе (1894) о строении зубной системы позвоночных. Много сведений о строении и эволюции зубов млекопитающих содержится в ряде работ общего характера по филогении млекопитающих (Remane, 1956, Rensh, 1954; Thenius и Hofer, 1960 и др.). Интересные соображения об инадаптивной эволюции зубной системы можно найти в статье Л. Ш. Давиташвили (1940). Проблема происхождения и дифференциации зубной системы млекопитающих давно привлекала к себе внимание, в результате чего возникла широко известная тритуберкулярная теория Копса-Осборна-Грегори (1887—1888). Правда, эта теория ныне оспаривается Б. С. Матвеевым (1962, 1963), который на основании изучения онтогенетического развития зубов млекопитающих, пытается восстановить выдвинутую Коссвигом (1951) и Стеньшо (1962), мультисериодонтную теорию, согласно которой сложные коренные зубы пришли путем слияния нескольких, первоначально разрозненных закладок.

Такое обилие литературных источников значительно облегчает понимание вопроса о происхождении и эволюции зубов, что избавляет нас от излишней детализации структурных особенностей этих органов и подробностей их филогенеза в разных таксономических группах. Мы, поэтому, затронем этот вопрос лишь в той степени, в какой это необходимо для выяснения роли двойственности функции в механизме филогенетического преобразования органов и их функций.

По мнению большинства исследователей, зубы позвоночных животных развились из плакоидных чешуй. Типичная плакоидная чешуя состоит из погруженной в кожу расширенной пластинки, являющейся основанием чешуи, на которой сидит конический шип, выдвигающийся своим, несколько отогнутым назад, острием через эпидермис наружу. Благодаря такой форме плакоидные чешуи часто называют кожными зубами.

Уже у древнейших позвоночных животных чешуйный покров был хорошо развит и покрывал всю поверхность тела. Наиболее примитивные представители бесчелюстных (*Agnatha*), нижнесилурийские *Palaeodus* и *Archodus* были покрыты многочисленными, рассеянными по всей коже, разрозненными чешуйками простой конической формы. Но уже в верхне-силурийское время, наряду с представителями *Agnatha*, имевшими коническую чешую, было много и таких, которые обладали чешуями разнообразной формы. Например, у *Phlebolepis* чешуя имела форму ромбических пластинок, снабженных высоким продольным гребнем. *Thelodus* обладал весьма своеобразной чешуей: острая вершина каждой чешуи была направлена назад, а одна из ее боковых сторон стала плоской и приобрела овальные очертания (А. П. Быстров, 1953). У многих *Agnatha* (*Cephalaspis*, *Birkenia*, *Drepanaspis* и др.) чешуи приобрели форму разнообразных пластинок, вероятно, либо за счет разрастания отдельных чешуй, либо за счет их слияния (Л. С. Берг, 1955; см. также Основы палеонтологии. Бесчелюстные рыбы, под редакцией Д. В. Обручева, 1964).

Несомненно, что по форме чешуя бесчелюстных животных испытала длительную эволюцию, но, несмотря на это, она не дала начало развитию зубов. Во всяком случае, палеонтология не знает ни одной формы из представителей бесчелюстных, которая бы обладала настоящими зубами. Таким образом, хотя предпосылки для формирования зубов, вытекающие из самого факта наличия хорошо развитой и разнообразной чешуи, которая, кроме поверхности тела покрывала также и эктодермальную выстилку ротовой полости, безусловно существовали, однако для этого очевидно требовались кроме того и некоторые другие условия, которых у бесчелюстных еще не было. Возможность преобразования чешуи в зубы обычно связывается с наличием челюстей, развившихся у первичных *Gnathostomata*. Это предположение не лишено основания. Так, уже девонские представители *Arthrodira*, например, *Soccosteus* и особенно *Dinichthys*, были вооружены весьма своеобразным аппаратом, приспособленным для захватывания добычи. Этот аппарат состоял из костных пластинок, расположенных на верхней и нижней челюстях. Наверху имелся небольшой срединный элемент, по бокам которого, на каждой стороне, располагались по паре костных пластинок; передняя из них была снабжена острыми выступами, несколько напоминающими клыки, задняя же пара об-

ладала острыми режущими краями. На нижней челюсти имелась только одна пара удлиненных элементов с «бивнем» впереди и режущим краем позади. Эти образования не были ни настоящими челюстями ни настоящими зубами в обычном смысле слова (А. Ромер, 1945; Л. Ш. Давиташвили, 1958). Грегори (1951) изображает их как кожные покровные костные элементы, залегающие на небноквадратном и меккелевом хрящах. Покровный характер указанных костных пластинок указывает на то, что они являются дериватами разросшихся и слившихся многих чешуй. Слияние их произошло, по-видимому, задолго до того, как появилась возможность для развития зубов. Поэтому, когда с развитием хрящевых челюстей такая возможность появилась, то материалом для них могли послужить только эти пластинки. Последние вступили в связь с хрящевыми челюстями, но благодаря своей сравнительно большой протяженности, естественно, заняли довольно большую площадь, тем самым имитировав собою накладные челюсти, хотя и предназначались в качестве зубов. Так, они функционально совместили в себе и челюсти и зубы, но именно благодаря этому и не могли развить настоящих зубов, так как последние могли образоваться только из отдельных разрозненных чешуй. Подобное строение зубо-челюстного аппарата, которым обладали очевидно многие представители класса Placodermi, может рассматриваться как пример инадаптивной эволюции (по В. О. Ковалевскому).

Настоящие зубы, образовавшиеся уже из отдельных чешуй, были у многих представителей Acanthodii. В большинстве случаев это были еще слабые образования, непрочно связанные с челюстями. У некоторых форм, как например *Climatius* и *Paraxus*, зубы располагались только на нижней челюсти. У других же, как *Acanthodopsis*, *Protodus* и др., челюсти были вооружены довольно крупными зубами. Форма и строение зубов ничем не отличались от формы и строения чешуй (Gregory, 1951).

Дальнейшее развитие зубы получили у древних акулopodobных рыб *Cladoselachii*. У этих рыб зубы располагались не только на челюстях, но покрывали также и края рта, постепенно переходя в чешую, покрывающую тело. От чешуй зубы отличались только своими большими размерами, а у некоторых форм получили дополнительные зубцы. У более совершенных ископаемых, а также и у современных акулобразных, зубы уже прочно прикрепляются к челюстям, размеры их увеличиваются, и они приобретают разнообразную

форму стилетовидных, зазубренных, мотовидных и т. п. зубов, что связано с характером питания, но их строение, структура сохраняется та же, что и у чешуй.

У высших рыб (*Osteichthyes*) зубы в основном сохраняют простую коническую форму (здесь мы не касаемся своеобразного усложнения лабиринтовидных зубов кистеперых и зубных пластинок двоякодышащих). Правда у рыб, а также у амфибий, зубы имеются не только на челюстных, но также и на многих костях висцерального скелета, окаймляющих ротовую полость — сошнике, парасфеноиде, небных крыловидных и др. Но в процессе эволюции, от класса к классу, эти зубы постепенно исчезают, и у рептилий, за немногими исключениями, их уже нет. Наоборот, зубы, связанные с челюстями, прогрессивно эволюируют, достигая высокой степени развития и дифференцировки. Так, уже у зверозубых рептилий *Theriodontia*, зубы начинают дифференцироваться, образуя коронки и корни, сидящие в глубоких альвеолах (текодонтный тип), а зубные ряды в свою очередь, дифференцируются на резцы, клыки, предкоренные и коренные, т. е. уже формируется зубная система. Наиболее высокой степени развития и дифференцировки зубы достигают у млекопитающих, у которых, помимо изменения формы, существенно преобразуется и структура, рост, смена зубов, развивается цемент и т. п.

Приведенный здесь лишь в самых общих чертах, очень краткий обзор вероятного исторического пути происхождения и развития зубов, показывает нам этот процесс только со стороны явления, в его непосредственном виде, но не раскрывает его содержания, не объясняет условий и причин, обусловивших превращение чешуи в зубы. Чтобы найти это объяснение необходимо, очевидно, выявить и рассмотреть те функциональные процессы, которые при этом происходят.

В своей совокупности чешуи выполняли одну общую функцию защиты тела от всевозможных внешних воздействий. Большое различие в форме чешуй, наблюдавшееся у разных представителей первичноводных позвоночных, несомненно свидетельствует о большом разнообразии в способах защиты. Как бы, однако, ни разнообразилась чешуя по своей форме, но до тех пор, пока она выполняла защитную функцию, она не могла видоизмениться в какой либо другой орган, а должна была оставаться тем, чем и была, т. е. чешуей. Общая функция защиты удерживала ее в сфере своего влияния и тем самым сохраняла ее в прежней качественной определенности.

Для того, чтобы чешуя получила возможность превратиться в зубы необходимо было, чтобы она вышла из подчинения общей защитной функции и была включена в сферу функциональной системы пищеварения, войти в состав ее органов. Это достигается, как мы видели, через посредство челюстного аппарата, развившегося у первичных Gnathostomata. Поэтому челюсти явились исторически необходимым условием, благодаря которому чешуи смогли обрести надлежащую опору для своего прикрепления и, таким образом, включиться в систему органов пищеварения, получив возможность участвовать в захватывании и удержании добычи.

Другое, столь же необходимое условие, обеспечившее возможность преобразования чешуи в зубы, заключалось в самой природе чешуи, ее строении и форме. Будучи сложена дентином, покрытым твердой эмалью, обладая при этом конической формой с острой вершиной, а также достаточной прочностью, чешуя, как никакой другой орган, обеспечивала все те качества, которые именно и были необходимы для зубов и их надлежащего функционирования.

Наконец, третьим условием явилось приспособление к более активному добыванию пищи и питанию подвижными, возможно, более крупными организмами, обитающими в той же среде.

Все три указанные условия были, конечно, очень важными, но отнюдь не решающими в процессе превращения чешуи в зубы; они лишь обеспечивали возможность такого превращения, но не вызывали его. **Решающим моментом в этом процессе был факт перехода из защитной функциональной системы в систему пищеварительную.** И действительно, как только этот переход осуществился, как только чешуи начали принимать участие в захватывании пищи, тогда возможность превратилась в действительность; чешуя превратилась в зубы.

Только что сказанное раскрывает перед нами то очень важное обстоятельство, которое, несомненно, относится вообще к подавляющему большинству органов, а не только к разбираемому в данном примере, обстоятельству, заключающееся в том, что **причина изменений органов лежит не в них самих, но в нарушении их функциональных отношений, в разрыве связи функции органа с прежней функциональной системой и установлении новой связи с другой системой, приводящей к смене органом своей функции.** Однако специфика или определенность изменения органа стоит в прямой зави-

симости от его собственной природы — от высоты организации, строения и формы, с одной стороны, и от характера новой функциональной системы, в состав которой он включается, с другой.

Итак, чешуя превратилась в зубы. Нетрудно однако заметить, что это превращение еще не является подлинным превращением. Это превращение еще не сопровождается какой бы то ни было морфологической перестройкой органов. На первых порах они сохраняются в старой форме и свою новую функцию начинают выполнять в силу тех своих структурных особенностей, того уровня организации, которых они достигли в процессе исторического развития в качестве чешуи. В равной мере еще сохраняется также и та сторона функции органа, которая, как уже отмечалось выше, представляет неразрывное единство, сращенность с формой. Так, например, если плакоидная чешуя при выполнении функции защиты могла производить уколы и царапины, то то же самое действие осуществлялось и образовавшимися из нее зубами при захватывании добычи. Короче говоря, новую функцию эти вновь возникшие зубы могли выполнять единственно только и возможным для них способом — путем нанесения уколов своей жертве, без чего невозможно было бы удерживать добычу, т. е. функционировать так, как позволяет существующая структура этих органов.

Таким образом, без какого бы то ни было морфологического преобразования, одно только лишь переключение чешуи в другую систему — пищеварительную, при обеспечении соответствующими условиями, заставляет орган сменить свою функцию и превратиться в зубы. Здесь следовательно, происходит смена функционального отношения — своего рода перемена знака. Если первоначально, при выполнении функции защиты, чешуи служили для отпугивания врагов или для защиты от внешних механических повреждений, т. е. находились в отрицательном отношении к внешнему, то в новой роли зубов эти органы, наоборот, уже стали служить для того, чтобы захватить, парализовать и **положительно удержать это внешнее**, служащее животному пищей.

Совершившийся переход, вызвавший становление зубов, произвел существенный перелом в дальнейшей судьбе этих органов. С этого момента вновь возникшие зубы вступают в новый этап своего филогенеза, получают стимул для дальнейшего развития, но уже в новом направлении, как того требует пищеварительная система. Вместе с тем и пищева-

тельная система пополняется новыми дополнительными органами, отчего происходит не только усложнение ее морфологической структуры, но она также обогащается и функционально, за счет механической переработки пищи, которой она раньше не имела. Правда, эта механическая переработка пищи пока что находится еще в зачаточном состоянии.

Если рассматривать функцию зубов — механическую переработку пищи — в ее наиболее развитой форме, как это, например, имеет место у млекопитающих, то можно видеть, что она состоит в захватывании и удержании, затем в размельчении или пережевывании пищи. Сравнивая эту полностью развитую функцию зубов с той, которую они имели на первых этапах своего филогенеза, не трудно заметить, что эта последняя сводилась только к захватыванию и удержанию добычи, т. е. являясь наипростейшей формой механической переработки пищи. Так, у акантод, как мы видели, зубы еще были рыхло связаны с челюстями, не были вообще дифференцированы и не обладали достаточной величиной, чтобы нанести глубокие раны и парализовать добычу. Скорее они были лишь вспомогательными органами, служившими только для усиления действия челюстей. Такими зубами еще нельзя было пользоваться для захвата более или менее крупной добычи. Функция зубов в своей начальной стадии находится, таким образом, в противоречии с той ролью, которую она по необходимости должна еще развить и которая действительно развилась в филогенетическом ряду от рыб до млекопитающих. Это противоречие, однако, только внешнего порядка, противоречие между требованиями системы и существующей пока непосредственной функцией зубов как отностительно самостоятельных органов.

Но кроме этого противоречия и наряду с ним, возникло также противоречие и внутри самой реальной функции зубов. Мы уже видели, что с переключением в пищеварительную систему и превращением чешуи в зубы, последние изменили свое функциональное отношение, стали органами механической переработки пищи. Однако, эта их функция на первых порах была настолько несовершенной, настолько не отвечала своему назначению, что не могла как следует выполнять тех требований, которые предъявляла им вся пищеварительная система. Слабо развитые и плохо укрепленные на челюстях зубы при захвате добычи могли отваливаться или ломаться. Внутреннее противоречие, сложившееся в реальной функции оказалось, таким образом, результатом ее двойственного характера, результатом несоответствия между той стороной,

которая выражает непосредственную ее деятельность и той, которая связана с обработкой пищи. Следует напомнить, что двойственность функции обусловлена тем, что зубы, хотя и входят в состав пищеварительной системы, тем не менее, не «растворяются» в ней, не теряют своей индивидуальности, но остаются все же отдельными органами. Тем самым функция этих органов оказывается в подчиненном, зависимом положении по отношению к функции пищеварительной системы в целом, она должна работать так, чтобы полностью и целесообразно отвечать требованиям этой последней. Но, как сказано, такого соответствия на начальных стадиях не могло выработаться — реальная функция оказалась противоречивой в самой себе.

Относительно этого противоречия мы должны сделать одно разъяснение. Дело в том, что некоторые палеонтологи, после ознакомления с нашей статьей, в которой разбиралось это противоречие (Стрелковский, 1961), высказались в том смысле, что обнаруженное противоречие выведено нами скорее чисто логически и вряд ли встречается в реальной действительности и, что в живой природе изменение органов и их функций происходит, якобы, без противоречий, согласованно и гармонично.

По поводу этого замечания прежде всего следует сказать, что всякое теоретическое обобщение является по существу логическим. Ценность логического обобщения состоит в том, что оно выводится из правильно понятных фактов и опирается на них. Именно, путем анализа фактов и делаются логические заключения. В этом смысле наш вывод о наличии противоречия внутри реальной функции при переходе органа из одной системы в другую является, разумеется, логическим. Но нельзя согласиться с тем, что противоречий нет в реальной действительности. Наоборот, и это следует с собой силой подчеркнуть, что противоречие возникает во всех без исключения случаях переходов и смены функций. Только благодаря противоречию происходит совершенствование и приспособление органов и их функций к новой обстановке. Чтобы сделать это наше утверждение более убедительным, обратимся к другим примерам, в том числе и к тем, которые приводят весьма авторитетные ученые.

Прежде всего сошлемся на В. О. Ковалевского, взгляды которого мы разобрали в третьей главе настоящей работы. Этот ученый, проследившая процесс становления однопалой конечности лошадиных и редукцию боковых пальцев, прямо

указывает на противоречие, сложившееся между неустойчивостью ноги при опоре на один средний палец и пользой редукации боковых пальцев (1960, стр. 130). Другой случай противоречия вытекает из анализа выработки устойчивого сочленения между метакарпальным элементом и первым суставом среднего пальца. Ковалевский показывает, что возникшее при этом противоречие разрешается образованием блока, который укрепляет сустав и устраняет опасность вывиха (1948, стр. 210). Трудно найти примеры более яркого проявления противоречий чем те, которые вытекают в данном случае из описанного Ковалевским процесса становления однопалой конечности, противоречий, возникших внутри реальной функции этого органа между двумя ее сторонами — собственно опорной и локомоторной, связанной с быстрым передвижением. Причем, эти противоречия не только наблюдались в действительности, но могли оказаться весьма чувствительными и даже роковыми для животного вследствие неустойчивого равновесия и возможности вывихнуть ногу. Эти противоречия разрешаются, по Ковалевскому, развитием блока, скрепляющего дистальные части конечности и делающего ногу устойчивой.

Интересный пример противоречия можно показать обратившись к вопросу эволюции плотоядных зубов хищных млекопитающих. О. Абель (1927), изучавший этот вопрос говорит, что хищные зубы, служащие для разрезания мускулов и раздробления костей должны, чтобы успешно выполнять свою функцию, располагаться в заднем челюстном углу. С этой точки зрения, говорит этот ученый, можно было бы ожидать, что плотоядными зубами должны были быть верхний коренной M^3 и последний нижний коренной M_3 , которые занимают наиболее подходящее для этой функции положение. Однако такая специализация зубов потребовала бы их удлинения, а это повлекло бы значительные изменения в черепе и нижней челюсти, что оказалось не осуществимым. Поэтому плотоядные зубы даже у древних креодонтов не состоят из последних коренных, а как, например, у *hyaenodon*, из M^2 и M_3 . Но и такое размещение хищных зубов было невыгодным, поэтому эволюция режущего аппарата пошла по линии его перемещения на P^4 и M_1 , что наблюдается уже у современных хищных животных. Следовательно и в данном случае существовало противоречие, которое и разрешилось указанным выше способом.

Приведем еще один пример, но уже из области ботаники. К. А. Тимирязев (1937), рассуждая о функции листа, за-

ключающуюся в усвоении углекислоты и солнечной энергии с одной стороны и в испарении воды — с другой, пишет следующее (стр. 308): «Но здесь очевидно, сталкиваются два противоположных интереса растения: если поверхность листьев будет непроницаемая для воды и газов, то будет понижена способность получать необходимую углекислоту из атмосферы; если же эта поверхность будет проницаема, то растение погибнет от испарения». Здесь налицо очевидное противоречие, которое, по словам К. А. Тимирязева, разрешается компромиссом между этими двумя противоположными потребностями растения — развитием среди малопроницаемой кожицы листьев особых образований — устьиц.

Нет необходимости приводить еще другие примеры в подтверждение того, что при переходах органов из одной системы в другую возникают противоречия. Всякая смена функционального отношения, любой случай новообразования, всегда сопровождается появлением противоречия. Без противоречия не может быть развития. Лучше было бы сказать, что именно противоречие движет всяким развитием. И не только функция, но и форма, в процессе перехода, указывает на противоречие поскольку она в своем развитии отстает от функции. О чем речь будет впереди. Но вернемся к предмету нашего обсуждения — зубам.

Первым шагом в процессе изменения функции зубов и в преодолении создавшегося противоречия явилось укрепление их на челюстях и увеличение их относительных размеров. Механическая функция зубов встала на путь установления единства с той ролью, которая им отведена пищеварительной системой. а это повело за собой и изменение формы этих органов. Отныне зубы встали на путь прогрессивного развития для чего функциональная система пищеварения открывает теперь широкие возможности. Но, открывая простор для филогенетического развития зубов, пищеварительная система одновременно и ограничивает его своей сферой. Зубы могут развиваться только так, как того требует эта система, т. е. не случайно, но определенно направленно. Эта направленность развития зубов определяется, кроме того, особенностями процесса питания. Дело в том, что сама по себе общая функция пищеварения выступает по отношению к зубам в материальной форме в виде определенного пищевого субстрата, обладающего многими качественными особенностями. Предмет пищеварения — пища придает пищеварению необходимую конкретность, без чего последнее носило бы пустой беспред-

метный характер. Но объекты питания, прежде чем стать пищей, сначала представляют собою внешние природные тела и как таковые совершенно безразличны к процессу пищеварения. Поэтому не объекты питания приспособливаются к акту питания и пищеварения, но наоборот, зубы, для того, чтобы быть в состоянии захватить и переработать пищу, должны приспособливаться к ней и соответственно изменяться как функционально, так и морфологически. И действительно, многочисленными экспериментальными исследованиями физиологов достоверно установлено, что пищеварительная система, включая все ее отделы и органы, положительно приспособляется к роду питания и составу пищи (Х. С. Коштоянц, 1940). Поскольку на долю зубов падает задача механической переработки пищи, постольку процесс их приспособления должен быть таким, чтобы при этом разрушались природные свойства пищевых объектов и тем самым эти объекты подготовлялись для последующих этапов пищеварения. Взаимодействуя с пищей, зубы сами функционально и морфологически изменяются и это изменение ведет в сторону более совершенного их отправления. Направленное изменение и развитие функции зубов исторически идет, таким образом, от простого захватывания и удержания добычи, до весьма совершенного способа размельчения и пережевывания пищи, завершающееся функциональной дифференцировкой с образованием зубной системы. В зависимости от характера пищи (животной, растительной и т. д.), складываются различные типы зубной системы, вырабатываются разнообразные формы и типы зубов, как это наблюдается у млекопитающих.

Развитие и усовершенствование зубной системы, обеспечившее лучшую переработку пищи, оказало, в свою очередь, воздействие на всю пищеварительную систему и ее органы. В результате этого произошли существенные изменения в физиологии желудка, кишечника, желез и т. п., вызвавшие в них также и морфологические преобразования. Все эти изменения привели к усложнению и значительному усовершенствованию пищеварительной системы в целом и тем самым подняли ее на новую, более высокую ступень.

Если вникнуть в содержание всего процесса исторического становления зубов, то перед нами раскроется следующая картина взаимозависимостей.

1) эволюция функции и формы зубов протекала под давлением двух факторов — требований общей функции пищеварительной системы, в состав которой эти органы входят и,

кроме того, под воздействием пищевого материала, к которому зубы должны были приспособляться. Давление этих факторов ограничивало развитие этих органов строго определенным направлением и одновременно специфицировало их функцию:

2) в свою очередь зубы, воздействуя на пищевой материал, изменяли его природные свойства, превращали в продукт, удовлетворяющий потребности пищеварительной системы. Тем самым зубы и их функции, доставляя обработанную пищу, оказывали обратное воздействие на всю пищеварительную систему, что обусловило ее усложнение и усовершенствование;

3) функция зубов, благодаря своему двойственному характеру, оказалась, следовательно, тем посредствующим звеном, которое связывало внешние природные объекты, служившие животному пищей, с внутренней деятельностью пищеварительной системы.

Таким образом, все три указанные момента, в процессе взаимодействия друг с другом, образуют единую сферу опосредствования, в которой каждый из них получает свою реальность и устойчивое существование.

Разобранный пример с происхождением и развитием зубов не является, разумеется, выражением единичного случая филогенетического преобразования органа и его функции. Напротив, мы воспользовались этим сравнительно простым примером как образцом морфофункциональных изменений, которые совершаются путем перехода органа из одной системы в другую и которые затрагивают многочисленные и самые разнообразные органы. Однако подобный способ преобразований не является всеобщим. Помимо этого, существует и другой, может быть менее обширный, но не менее важный способ, при котором перехода органа в другую систему не происходит и все изменения совершаются внутри самой системы. Подобные явления наблюдаются в тех случаях, когда из системы выпадает один или несколько важных органов, функцию которых вынуждены восполнять другие органы данной системы. Примером такого рода изменений может послужить происхождение мускульного желудка птиц, на чем мы кратко остановимся.

Эволюция птиц, как известно, сопровождалась значительными морфологическими изменениями в их организации. В числе прочих изменений произошла и полная редукция зубов этих пернатых животных. Утрата зубов, а следовательно и выпадение функции механической переработки пищи, повлек-

ло за собой нарушение нормальной деятельности всей пищеварительной системы, внесло коренные изменения в функциональные отношения оставшихся органов. Остальные органы этой системы, которые ранее было приспособлены к определенному режиму работы, теперь оказались вынужденными осваивать совсем не переработанную пищу. Это обстоятельство не могло не отразиться отрицательным образом на функциях органов и в первую очередь желудка со всеми вытекающими последствиями. Таким образом возникло всестороннее противоречие: противоречие внутри конкретной функции каждого отдельного органа, противоречие в самой функции пищеварительной системы и, наконец, противоречие между обоими этими моментами. В самом деле, ни один из оставшихся органов не мог производить механическую переработку пищи хотя, силою обстоятельств, вынуждался к этому. В свою очередь, общая функция системы должна была испытывать известное угнетение из-за неудовлетворительной первичной переработки пищевого материала, который ей надлежало усваивать. Все это держало всю систему в состоянии большого напряжения, а следовательно, противоречия.

Это противоречие могло быть устранено только двумя возможными способами. Либо перестройкой и значительной интенсификацией железистой функции переднего отдела пищеварительного тракта, при которой происходило бы эффективное химическое разложение грубой пищи, пригодной для переваривания и усвоения последующими отделами, либо путем восстановления механизма механической переработки этой пищи за счет одного из существующих органов. Разрешение противоречия, как показывает история птиц, пошло по второму пути. Оно заключалось в том, что один из органов системы, а именно, пилорическая часть желудка, превратилась в мускульный желудок, который и взял на себя функцию механической переработки пищи, утратив при этом секреторную функцию. Вся эта сложная перестройка опять таки оказалась возможной благодаря тому, что функции органов и функция системы носили и носят двойственный характер.

Итак, мы видим, что и в первом случае, когда совершается переход органа из одной системы в другую, что показано на примере превращения чешуи в зубы, и во втором — когда изменения происходят внутри системы, о чем мы только что говорили, принцип двойственности функции действует совершенно одинаково. И там и тут имеет место изменение функционального отношения между органом и системой, бла-

годаря чему создается возможность разрыва между двумя сторонами реальной функции и, следовательно, изменение функций органа в целом. Указанным двум способам изменений подчиняются вероятно все частные принципы или типы филогенетических изменений органов (формы) и их функций, включая и явления субституции, намеченные еще Дарвином и теоретически обоснованные Дорном, Плате, Северцовым и другими. Именно в двойственности функции мы находим ту основу, которая является первопричиной филогенетических преобразований органов.

Смена органом своей функции тесно связана с преобразованием его формы. Мы поэтому должны особо рассмотреть ту зависимость, которая наблюдается между изменением функции и преобразованием формы.

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ИЗМЕНЕНИЕМ ФУНКЦИИ И ПРЕОБРАЗОВАНИЕМ ФОРМЫ

Ознакомление с разными точками зрения по вопросу о том, что изменяется первой — форма или функция или же они изменяются одновременно, привело нас к заключению, что ни одно из толкований не дало обоснованного ответа на указанный вопрос. Как было показано, причиной такого положения явилось одностороннее понимание функции. Теперь попытаемся выяснить, что может дать в этом отношении установленное нами понятие о двойственности функции.

Из предыдущего обсуждения вопроса о происхождении зубов последовал тот вывод, что преобразование формы этих органов не происходит одновременно с изменением функции. Форма в своем развитии заметно отстает от функции. Там мы видели, что когда чешуи приняли на себя функцию зубов, последние еще долго сохраняли прежнюю форму и строение без сколько-нибудь заметных изменений.

И не только этот, но любой другой пример из истории развития и преобразования органов может послужить подтверждением факта отставания формы от функции. Следует отметить, что еще Дарвин обратил внимание на подобного рода явления.

Так, в «Происхождении видов» Дарвин указывает на горного гуся, который не пользуется своими конечностями для плавания, так как почти не приближается к воде, но тем не менее перепонки между пальцами у него сохранились. Океаническая птица — фрегат, имеет перепонки; связывающие все четыре пальца ноги, однако, как отмечает Дарвин, никто не

видел, чтобы эта птица когда-либо опускалась на поверхность воды. «Перепончатые лапы горного гуся, — пишет Дарвин, — можно сказать, сделались почти рудиментарными по своей функции, но не по строению. У фрегата глубоко вырезанные перепопки между пальцами указывают, что и строение начало изменяться» (1939, стр. 401). И еще один, приводимый Дарвином, пример отставания формы от функции. «Южноамериканская толстоголовая утка, — пишет он, — может только хлопать крыльями по поверхности воды; крылья у нее почти в таком же состоянии как у домашней айлесберской утки; замечательно, что, по наблюдениям м-ра Кеннингема, молодые птицы могут летать, тогда как старые утратили эту способность» (1939, стр. 369).

Аналогичные примеры отставания формы от функции приводят и В. О. Ковалевский. В своей работе «Остеология анхитерия» (1948) он освещает вопрос о преобразовании в ряду лошадей трехпалой конечности в однопалую. По этому поводу он пишет: «...после удлинения первой фаланги, удалившей боковые пальцы от земли, в результате получилась анатомически трехпалая, но практически однопалая форма, так как боковые пальцы уже не касались земли» (стр. 209). Другими словами, что означает, что в то время, когда конечность функционально уже вполне стала однопалой, морфологически она все еще продолжала оставаться трехпалой. На отставание формы от функции указывает также запаздывание с развитием корней на коренных зубах и моляризацией предкоренных (1960, стр. 233).

Явления отставания формы от функции настолько интересны и важны для понимания некоторых сторон эволюции морфологических структур, что мы приведем еще несколько примеров.

Вновь образовавшиеся челюсти у первых гнатостом долго еще сохраняют черты строения жаберных дуг, из которых они произошли. Не говоря уже о самых ранних представителях класса акантод, но даже более поздние из них, например, пермский *Acanthodes* обладал челюстями, явственно расчлененными на *pharyngo-epicerato* и *huro* — элементы наподобие того, как это наблюдается в типичных жаберных дугах рыб. Оперкулярные кости древних рыб, как *Climacium*, *Brachiacanthus*, *Ischnacanthus* и др., сохраняют все особенности кожных чешуй, которым они обязаны своим происхождением. То же самое можно сказать и о покровных костях крыши черепа; даже у осетровых (*Acipenseridae*) крыша черепа со-

ставлена очень большим числом костей, по своему строению, за исключением размеров, мало отличающихся от типичных для этих рыб туловищных чешуй. Пояс передних конечностей у самых древних тетрапод несмотря на сравнительно быструю эволюцию, связанную с приспособлением к передвижению по твердому субстрату, все еще хранил особенность строения, присущего их первичноводным предкам, а у эмболомерного земноводного *Eogyrinus* даже был еще связан с черепом посредством *posttemporale*. У более поздних представителей тетрапод форма и соотношение частей пояса постепенно изменялись, при этом происходило исчезновение некоторых элементов, но основные черты строения долго еще сохранялись в филогенезе (А. Romer, 1933).

Но отставание формы от функции характерно не только для органов, развивающихся прогрессивно. Может быть более ярко такое отставание проявляется на регрессивных и рудиментарных органах. Рассмотрим в связи с этим несколько примеров.

Latimeria chalumnae, это «живое ископаемое» отключилась от пути эволюции кистеперых рыб, которые обладали легочным дыханием, покинула пресные воды и ушла в море, где держится на глубине. Вследствие этого она утратила функцию воздушного дыхания, однако рудимент легкого у этой рыбы сохранился и подвергся окостенению (Arnould—Saget, 1953; Millot a. Anthony, 1959). Весьма яркие примеры отставания формы от функции показывают многие пещерные рыбы, которые полностью утратили зрение, но все еще сохраняют глаза со всеми их структурами, правда, сильно измененными и заросшими кожей (Lüling, 1953; Cahn, 1958).

Едва ли есть необходимость умножать число примеров наличия рудиментарных и регрессивно развивающихся органов. Еще Дарвин указывал, что трудно найти животных, у которых не было бы таких органов. Рудиментарные органы отмечены во всех классах позвоночных, как современных, так и ископаемых. Наличие органов, рудиментация которых зашла так далеко, что их закладка и исчезновение происходит только в эмбриональном периоде, рассматриваются как рекапитуляции древних состояний, свойственных отдаленным предкам (Стрелковский, 1957а). Факты рекапитуляций и литература по ним настолько широко известны биологам, что приводить их здесь едва ли есть необходимость. Все эти явления сохранения рудиментов некогда вполне развитых и функционирующих структур, представляют собой неоспоримое доказательство отставания формы от функции.

Таким образом, можно признать за правило, что и прогрессивная и регрессивная эволюция органов при их преобразовании сопровождается отставанием формы от функции. Однако это отставание формы относится исключительно к той стороне функции, которая выражает только функциональное отношение. Другая сторона ее, физиологическая, т. е. функция в узком смысле, все еще продолжает сохраняться при форме, в неразрывной связи с последней.

Выше мы уже отмечали, что во всех случаях изменений органов, объясняемых с точки зрения двойственности функции, имеет место разрыв между двумя ее сторонами. Понимание возможности подобного разрыва между двумя сторонами реальной функции имеет огромное эвристическое значение, позволяющее понять целый ряд эволюционных явлений, которые без этого трудно объяснимы. Как и чем, например, можно объяснить длительное сохранение в филогенезе упомянутых рудиментарных органов, полностью утративших адаптивное значение и ненужных организму? Обычно в таких случаях прибегают к тому объяснению, что хотя такие органы и утратили приспособительное значение и совершенно бесполезны, но они удерживаются в силу либо коррелятивных связей с другими необходимыми организму органами, либо в силу морфогенетических зависимостей в период индивидуального развития, хотя, обычно, не указывают, в чем конкретно заключается такая зависимость. Но какой корреляцией или морфогенезом можно объяснить сохранение остатков тазового пояса и задних лап у черноморского дельфина, описанных М. М. Слѣпцовым (1939), или тех же рудиментов, обнаруженных Т. Огава и Т. Камия (Ogawa and Kamiya, 1957) у кашалота? Между тем, все явления сохранения рудиментарных органов легко объясняются двойственностью функций, причем, легче это сделать тогда, когда удастся проследить начальные этапы регрессивной эволюции таких органов.

Грудные и брюшные плавники Protopterus, деградировавшие до простых жгутов, полностью утратили функцию, связанную с локомоцией, но сохранили способность свободного движения. Меловые хищные динозавры *Tyrannosaurus*, *Deinodon* и др. утратили функцию опоры и передвижения с помощью передних конечностей, однако, если судить по строению их скелета, эти ящеры могли совершать ими различные движения. Некоторые птицы, например, домашняя курица, страус и некоторые другие, потеряли способность к полету, но крылья их могут совершать взмахи, т. е. функция крыльев в узком смысле все еще сохранилась. По данным Р. Грейрита

(1955) и М. Леннокса (1956) кошки лишены цветного зрения, но глаза их все еще содержат структуры, связанные с цветовым зрением.

Эти и другие подобного рода факты свидетельствуют о том, что длительное сохранение рудиментарных и регрессивных органов в филогенезе обусловлено разрывом между двумя сторонами реальной функции, при котором полностью выпадает та ее сторона, которая выражает внешнее функциональное отношение и остается в соединении с формой только другая сторона, выражающая физиологическое отправление органа. Эта другая сторона хотя и оказывается таким образом без применения, но именно благодаря ей и поддерживается длительное существование таких органов.

Несколько иную картину мы наблюдаем при прогрессивном развитии органов. В данном случае, тоже происходит разрыв между двумя сторонами реальной функции. Но при этом взамен выпавшей стороны, выражающей прежнее функциональное отношение, становится новое функциональное отношение вследствие того, что, как показано выше, орган переключился в другую систему, или потому, что произошло изменение внутри самой системы. Такую перемену функционального отношения обычно и называют сменой функции. Другая сторона функции, которая все время остается при форме и в единстве с ней, продолжает сохраняться в состоянии своей первоначальной деятельности.

Подобный характер смены функции, по-видимому, дает прямой ответ, на давно оставшийся дискуссионным вопрос о примате формы или о примате функции. Мы уже высказали свое мнение о том, что как сторонники примата функции, так и те, кто отстаивает примат формы, оказались не в состоянии решить этот вопрос. Мы не согласились также и с теми, кто придерживается взгляда на одновременное изменение формы и функции. Как свидетельствует данный нами выше анализ, процесс изменения функции и формы не так прост, как казалось многим исследователям и, конечно, не является мнимой проблемой, как это утверждает Л. Я. Бляхер (1962). Будучи прослежен исторически, этот процесс показывает, что сначала изменяется функциональное отношение органа, включенного в другую систему, первоначальная функциональная связь заменяется другой связью и, уже в пределах этой другой системы и под ее влиянием, происходит изменение другой стороны функции и вместе с этим изменением совершается и изменение формы.

Процесс смены функции в целом и переход органа из одного состояния в другое следует именно такому, а не какому-либо иному правилу независимо от того, переходит ли орган в другую систему или изменяется система сама по себе. В обоих случаях переход начинается со смены органом функционального отношения, за которым следует изменение физиологического отправления и преобразование формы.

Причина, по которой изменение функционального отношения предшествует изменению формы, а форма отстает от функции, заключается в самом механизме перехода от одного качественного состояния органа к другому качественному состоянию. Если орган переключился в другую функциональную систему и установил с ней новое функциональное отношение, то такой орган приобретает уже новое содержание, по существу становится другим органом несмотря на все еще сохраняющуюся старую форму. Переход и превращение органа, таким образом, есть прежде всего функциональный переход, который кладет грань между двумя эволюционными состояниями, знаменует момент перелома, момент становления новым качеством. Такой переход, в основании которого лежит смена функционального отношения, представляет собой скачок.

По поводу скачкообразного развития живой природы биологами и палеонтологами высказано немало всевозможных суждений. Это и понятно, так как вопрос о скачкообразном или постепенном видоизменении органических форм был и остается одним из самых кардинальных в теории эволюции и представляет, по существу, большую и самостоятельную тему исследования. Мы поэтому затронем только некоторые, показавшиеся нам наиболее существенными, предпосылки, которые исследователи кладут в основание своих взглядов, а затем выскажем и свою точку зрения по данному вопросу.

По-видимому, три главнейшие предпосылки постоянно принимались во внимание учеными при обосновании скачкообразного развития. Это, во-первых, пробелы в палеонтологической летописи и ссылки на отсутствие переходных форм, поиски которых считались поэтому бесполезными. Во-вторых, появление в онтогенезе на самых начальных его стадиях неожиданных изменений, что полностью согласовывалось с мутационизмом ранних генетиков (Де Фриз, Йогансен, Коржинский и др.). В-третьих, недоверие к теории Дарвина, а в лучшем случае, попытка внести поправки в дарвинизм. На базе этих трех предпосылок появились и получили широкое рас-

пространение различные идеи и теории типострофизма, доказывавшие, что самые крупные таксоны (типы, классы) возникали внезапно, наподобие взрывов, путем гигантских скачков.

Так, А. Келликер (1864), предложивший, в противовес дарвинизму, свою «теорию гетерогенного рождения», пытался доказать, что из яйца животного одного типа может получиться животное другого типа. Например, из яйца губки может родиться гидроидный полип; из зародыша медузы — иглокожее; из яйца сумчатого млекопитающего — грызун, и т. д. и т. п. Весьма широкое распространение получил скальтационизм у палеонтологов. Например Э. Коп (1904), принимая во внимание особую силу роста — «батмизм», накапливающую внутреннюю энергию, полагал, что в известные периоды освобождение такой энергии может приводить к быстрому и внезапному превращению родов и других таксонов животных. Близких взглядов придерживался и А. Вудвард (1966), доказывавший, что такие, к примеру, органы, как веслообразные парные плавники или совершенный внутренний скелет позвоночных, могли возникнуть только путем внезапного взрыва накопленной энергии. О гигантских скальтациях говорит также О. Иекель (1902), называя их метакинезом. Подобные скачки происходят, по его мнению, в раннем онтогенезе, когда все части организма особенно пластичны. Особую известность в нашей литературе в качестве сторонников скальтационизма получили К. Бойрлен (1932), О. Шиндевольф (1937) и Л. Спэт (1933). Особенно ярко скальтационистские взгляды высказаны Шиндевольфом, писавшим, что «...выработка новых типов, приобретение основных, большей частью качественно-новых комплексов признаков, происходит скачкообразно на более или менее ранних стадиях онтогенеза, на тем более ранних, чем более высокого порядка возникает новый тип... Первая птица вылупилась из яйца рептилии» (стр. 201 и сл.). К числу сторонников скальтационизма принадлежали и наши отечественные ученые — Л. С. Берг (1922) и Д. Соболев (1924), о которых мы уже упоминали выше.

Концепция скальтационизма поддерживается некоторыми палеонтологами еще и в наше время, которые трактуют эволюцию некоторых групп животных именно с этих позиций. Так, Р. Реймент (1955) представляет себе историю развития верхнемеловых аммонитов как серию резких последовательных взрывов эволюционной активности.

Необходимо отметить, что сторонники скальтационной теории развития, как правило, держались точки зрения, что

в промежутках между скачками животные формы оставались постоянными, причем, структурной эволюции не происходило. Подобные взгляды позволяли им уклоняться от необходимости ответить на вопрос, каким образом осуществлялась подготовка к самому скачку. Задаться таким вопросом, или попытаться ответить на него, означало бы признание в развитии момента постепенности. Но сальтационисты именно не хотели считаться с этим моментом почему и отгораживались от него «законами» взрывной, эксплозивной эволюции, протерогенезом, изначальной целесообразностью и т. п. и т. п. Нежелание или неумение причинно объяснить процесс подготовки организма к скачку, естественно, придавало их идеям характер односторонности, чем, понятно, обесценивало всю концепцию скачкообразной эволюции.

Другую крайность составляли палеонтологи и зоологи, которые, отрицательно относясь к сальтационизму, отказывались принять и идею скачкообразного развития вообще. Эти исследователи твердо придерживались взглядов на непрерывность эволюции, на постепенность появления эволюционных изменений. Подобную точку зрения отстаивал, например, известный палеонтолог У. Скотт (1894), утверждавший, что эволюция — процесс совершенно непрерывный, идущий сплошным потоком. Следуя Ваагену, он на филогенетических линиях некоторых млекопитающих и аммонитов, показывал, что эволюция этих животных не подтверждает прерывности их происхождения и развития. Аналогичные мысли высказывали Г. Осборн (Osborn, 1923) видевший в эволюции ортогенетически непрерывный процесс; в изменении формы и соотношений, как и в росте, господствует непрерывность — подчеркивал этот выдающийся ученый. Также и У. Мэттью (1926), писал, что чем полнее палеонтологическая летопись, тем непрерывнее становится последовательность форм и тем очевиднее, что эволюция их шла через ряд последовательных мелких изменений, не выходящих за пределы обычных индивидуальных вариаций.

На точке зрения постепенности появления эволюционных изменений стоят и некоторые зоологи. Известный зоолог В. М. Шимкевич (1928) подчеркивал, что основное направление развития шло такими мелкими, в известном смысле мутационными, изменениями, что скачков, по существу, незаметно. Такие же высказывания делает и А. М. Никольский (1928).

В последнее время снова началось оживленное обсуждение вопроса о постепенном характере видообразования и

появления новых признаков. При этом нередко можно наблюдать, что ученые державшиеся ранее идеи скачкообразности, начали склоняться к точке зрения постепенного развития. Так, Дж. Симпсон еще не так давно утверждавший, что морфологической непрерывности не существует (1948, стр. 88), в своей недавней статье пишет о том, что «наиболее обычное направление эволюционного изменения является постепенным» (1969, стр. 158). И. И. Пузанов (1954) отвергает концепцию мутационизма — сальтационизма показывая, что резко выраженные мутации — результат гибридного происхождения, в природе происходят очень редко и являются летальными. Автор квалифицирует скачкообразное развитие как автогенетическое и отстаивает мнение о медленном, порой незаметном постепенном изменении организмов.

Сторонники постепенного развития пытаются показать, что как видообразование, так и возникновение новых признаков вообще, совершается плавно, без скачков и аргументируют это положение самой малостью изменений, настолько мелких, что их появление не поддается наблюдению. Однако, ссылкой на малость изменений данный вопрос не решается, но только маскируется. Как бы ни были малы изменения, они по-прежнему требуют выяснения того, появляются ли они сразу, скачкообразно, или все-таки постепенно. Неспособность разрешить этот вопрос именно и создает те трудности, которые мешают понять механизм перехода от одного качественного состояния к другому, все равно, касается ли это новосозраний или только преобразований органов и структур. Насколько много хлопот доставляет исследователям выяснение характера переходов, можно судить по статье известного американского зоолога Э. Майра, разбирающего вопрос о возникновении эволюционных новинок.

Э. Майр (1960) стоит на точке зрения постепенного появления новых признаков и высказывается против скачкообразного развития. При этом он отмечает значительные трудности, связанные с выяснением происхождения новообразований. «Все данные генетики, морфологии и физиологии, — пишет Майр, — однако же направлены против сальтационного происхождения новых структур, что остается только искать объяснение в области постепенного происхождения» (стр. 356). Постепенное возникновение новообразований, по Майру, происходит либо как случайный побочный фенотипический продукт генотипа, развитие которого может дать случайное изменение фенотипа, либо путем активации функции ранее су-

ществовавшей структурой. В этом случае не возникает чего-либо принципиально нового и обнаружить новую структуру довольно трудно. В большинстве своем — это просто изменение пропорций, слияния, утраты и т. д. Так, говоря о приспособлении древних девонских рыб к воздушному дыханию и, связанному с этим, образованием на дне глотки дивертикул для усвоения кислорода воздуха, Майер пишет: «Ясно, что такая вентральная дивертикула от дна фаринкса была началом дыхательной системы высших позвоночных. Однако, на этой ранней стадии это не был настоящий новый орган, а только увеличение существующего органа, всей эпителиальной поверхности, используемой для принятия кислорода» (там же, стр. 366). Более важным случаем возникновения новых структур — путем смены функций в смысле Дорна-Северцова. При этом структура развивается в связи с первоначальной функцией до тех пор, пока не окажется в состоянии принять на себя дополнительную вторичную функцию. Постепенность перехода структур в новое состояние, равно как и приспособленность к новой экологической нише этот ученый ставит в прямую зависимость от преадаптации к выполнению новой функции. «Преадаптация организма для совершенно новой адаптивной зоны, — пишет Майр, — переходит довольно незаметно в ограниченную преадаптацию для единичной новой функции» (там же, стр. 365).

Мы видим, что Майр положительно говорит о возникновении новообразований, но при этом пытается показать, что их появление происходит постепенно, без скачков. Для обоснования постепенности переходов он привлекает давно скомпрометировавшее себя понятие преадаптации, что должно, очевидно, означать, что новая структура и новая функция зарождаются еще до своего проявления, они уже существуют, но только еще незаметны.

Такой подход только маскирует процесс перехода и никак не снимает вопроса, когда, в какой момент прекращается старое и начинается новое, где находится та точка, в которой совершается перелом в качественном состоянии того, что изменяется. Постепенность представляет собой неопределенное изменение органа, не выходящее за пределы одного и того же качества, так как таким изменением затрагивается только внешняя сторона качества, а не само качество. Не убеждает в постепенности перехода и обращение к содействию функции, потому, что последняя рассматривается в данном случае исключительно с точки зрения абстрактного

тождества, не подозревая при этом, что помимо тождества функция содержит внутри самой себя и различие. Наконец, несколько не меняет дела и апелляция к естественному отбору, в частности, утверждение, что некоторые структуры и функции приобретают селективное значение еще до своего перехода в новое качество. Несуразность подобного утверждения настолько очевидна, что не нуждается в опровержении.

Сказанное указывает, что объяснить появление новообразований, исходя исключительно из представления о постепенности развития без скачкообразного перехода в новое качество, совершенно невозможно. Именно эта невозможность приводит в тупик тех исследователей, которые хотят представить себе постепенность перехода, так сказать, зримым, осязаемым. Но всякий раз, когда кажется, что точка перехода в новое качество уже найдена, что ее удалось схватить и зафиксировать, она неизбежно ускользает из поля зрения, становится неуловимой, расплывается в постепенности. Качественно различимыми оказываются только крайние признаки ряда изменившейся структуры, а все промежуточные звенья оказываются по существу неразличимыми. Очевидно, основная причина, мешающая уловить переломный момент перехода из одного состояния в другое, заключается в том, что сторонникам постепенного развития остается неизвестным тот деятель, который делает ту или иную структуру новым качеством.

Сторонники постепенного развития нередко ссылаются на Дарвина, якобы отрицавшего скачкообразную эволюцию. Дарвин, как известно, действительно, отрицательно относился к типострофистским скальтациям. Природа, по его словам, не делает таких головокружительных скачков, эволюция совершается постепенно. Но вместе с тем он признавал возможность скачкообразных изменений, как очень мелких, малозаметных, так и более крупных. Напомним хотя бы отмеченное Дарвином внезапное появление коротконогости у анконской овцы и почковые вариации у растений. Все эти изменения представляют собой несомненные скачки. Большое значение в уяснении характера развития могли бы представить разработанные великим ученым «способы переходов», которые, по своей внутренней природе, содержат указание на скачкообразность преобразования и появления нового качества органов. Но Дарвин не затронул самого момента приобретения органом новой функции, сосредоточил свое внимание исключительно на ходе совершенствования органа в новой функции,

благодаря чему представление о скачкообразности перехода выпало из его поля зрения.

Хороший пример скачкообразного перехода показал В. О. Ковалевский на преобразовании конечности из трехпалой в однопалую в эволюции лошадей. Как только боковые пальцы оторвались от земли и вся опора тела была перенесена на средний палец, отмечал этот ученый, конечность функционально превратилась в однопалую, хотя морфологически все еще оставалась трехпалой. На скачкообразный характер изменений прямо указывал и Л. Долло в своей работе о филогении двоякодышащих рыб. Он подчеркивал, что умножение сегментов тела этих рыб осуществлялось не иначе, как только скачкообразно (Dollo, 1895): Явления скачкообразного перехода были отмечены и А. Н. Северцовым (1939) на примере преобразования хвостовых позвонков в крестцовые и поясничных ребер в длинные грудные ребра.

Обращает на себя внимание тот факт, что во всех только что приведенных примерах нет и намека на гипострофизм — сальтационизм. Если вдуматься в сущность переходов, то можно заметить, что скачкообразные изменения в данном случае происходят благодаря смене функций. **Новое качество приобретает органами через изменение функционального отношения**, хотя органы сами по себе как будто остаются при прежней форме — палец лошади остается пальцем, сегменты тела — сегментами, позвонки и ребра соответственно позвонками и ребрами. Но вместе с тем указанные органы уже не те, какими они были до смены функционального отношения. Теперь позвонки оказались не хвостовыми, а крестцовыми, ребра из поясничных превратились в грудные и т. д. и т. п. Что же касается строения и структуры этих органов, то их изменение могло совершаться постепенно под воздействием той функции, которую они теперь начали выполнять. Таким образом, весь процесс изменений носит прерывно — непрерывный характер. Вот этой-то особенности переходов и не заметили сторонники постепенных изменений, игнорировавшие участие в развитии скачков. В свою очередь те, кто стоит на позициях сальтационизма, не заметили момента постепенности и оказались столь же односторонними, как и первые. Результат такой односторонности хорошо известен; сторонники сальтационизма ищут движущие силы эволюции в таинственных внутренних «законах», а сторонники постепенной эволюции, как правило, испытывают величайшие затруднения при установлении границ между формами (как морфологическими, так и систематическими).

В литературных источниках указываются, ставшие теперь всем хорошо известными, явления внезапного превращения признаков животных или отдельных их органов, например, неожиданное появление в Англии меланистических форм бабочек (индустриальный меланизм), появление дополнительного сверхсчетного позвонка в позвоночнике, или же луча в плавнике рыб. Особенностью подобного рода скачкообразных превращений является то, что механизм, подготовки к переходу в новое качественное состояние не совсем ясен, вероятно, потому, что сама подготовка как формы, так и функции, совершается внутри функциональной системы и обнаруживается только в момент скачка. Ясно только одно, что такие превращения или новообразования органов не могут происходить иначе, как только скачкообразно, распознаются же они путем сравнения с предковыми или близко родственными формами.

Несколько сложнее совершается скачкообразный переход в том случае, когда орган переключается из одной системы в другую. Механизм такого перехода мы уже показали на примере превращения чешуи в зубы. Можно это показать и на многих других органах, так как явления такого рода поистине неисчислимы, может быть правильнее было бы даже сказать — всеобщи. Здесь мы ограничимся только одним примером, касающимся происхождения трех слуховых косточек.

Почти всеми биологами, за немногими исключениями (см., например, Е. С. Шестакова, 1941; Б. А. Домбровский, 1941), принято считать, что молоточек (*malleus*) является производным сочленованной кости, наковальня (*incus*) — квадратной и стремя (*stapes*) — гиоидной дуги. Первоначально эти косточки несли другие функции, связанные с сочленением и поддержанием челюстей, но в ходе филогенеза они испытали морфофункциональные преобразования и превратились в проводящие звук элементы. Это преобразование стало возможным благодаря постепенно возрастающему упрочнению связи верхней челюсти с осевым черепом, в результате чего функция каждой из этих косточек стала ненужной и их связь с системой артикуляции полностью разорвалась. Расположение в непосредственной близости от слуховой капсулы создало необходимые условия для переключения их в систему органов слуха. И как только такой контакт осуществился, как только установилось новое функциональное отношение, все эти косточки, без заметной морфологической перестройки, сразу превратились в органы звукопередачи от барабанной перепонки

к внутреннему уху. Весь этот процесс перехода мог осуществиться только в филогенезе, в результате длительной постепенной исторической подготовки, но сам момент перехода, т. е. смена функционального отношения, оказалась возможной только в онтогенезе и этот момент является скачком, коренным образом изменяющим качество органа.

Едва ли есть необходимость особо подчеркивать, что и онтогенетическое развитие животного дает убедительные доказательства того, что становление особи протекает как прерывно-непрерывный процесс. Всякий, кто наблюдал этот процесс, прослеживал ход органогенеза, мог легко заметить это. В этом и мы в свое время убедились при исследовании развития эмбрионов и личинок осетровых рыб (Стрелковский, 1940). Здесь можно указать на сердце, скачкообразный переход которого к активной деятельности весьма демонстративен. Закладка сердца впервые становится заметной спустя 46 часов после оплодотворения. В течение последующих шести часов сердечная трубка остается совершенно неподвижной. Но вот внезапно, скачком, происходит первое сокращение этого органа. Первые отрывистые удары следуют друг за другом с небольшими интервалами, но через 4—5 сокращений, устанавливается уже полная пульсация. Точно так же скачкообразно начинается деятельность и других органов — сокращение миотомов, движение челюстей, жаберных крышек, сравнительно быстро происходит вылупление эмбрионов из яйцевых оболочек, переход к активному питанию и т. д. Словом, все качественные изменения органов, после некоторой постепенной подготовки, включаются в функцию не иначе, как путем скачкообразного перехода.

Как показывают данные примеры процесс перехода совершается так, что сначала происходит постепенное расшатывание и ослабление связи органа с системой, от которой он отторгается, и сближение с другой системой, в состав которой он должен переключиться. Постепенность такого сближения составляет ту особенность развития, благодаря которой качественная характеристика органа не затрагивается. Однако наступает момент, когда прежняя связь разрывается, устанавливается новое функциональное отношение с другой системой и орган скачкообразно приобретает новое качество — чешуя становится зубом, жаберная дуга — челюстями, сочленовная и квадратная кости — проводящими звук молоточком и наковальней и т. д., и т. п. При этом, и это следует особенно подчеркнуть, скачкообразное преобразование качества ор-

тана вовсе не означает изменения его формы и физиологического отправления. Орган вследствие единства его формы и физиологического отправления переходит в другую систему без заметных изменений; изменяется только его функциональное отношение. Такой характер перехода обусловлен двойственной природой функции. Всякий переход, любое эволюционное изменение, представляют собой прерывно-непрерывный процесс, при котором постепенность развития разграничивается качественными скачками. Таким образом, не преобразование самой формы является скачкообразным переходом органов в новое качественное состояние, но именно смена ими своего функционального отношения. Этим наше объяснение скачкообразности развития отличается от всех прочих толкований, которые, как правило, пытались обнаружить скачки исключительно на морфологической основе, исходя из формы и опираясь на форму, без учета участия в этом процессе функции.

Переключение органа в другую систему имеет своим результатом тот факт, что новая функция начинает выполняться пока еще не перестроившейся формой. Поэтому сам орган, а вместе с тем и выполняемая им функция оказываются еще совершенно примитивными. Это обстоятельство объясняет нам то чрезвычайно интересное в эволюционном отношении явление, почему родоначальники новых филогенетических ветвей и все переходные формы оказываются всегда примитивными. Анализируя подобные явления можно всегда обнаружить, что в основе их лежит исторически недавно совершившаяся смена функции и еще не начавшаяся или только лишь начинающаяся перестройка формы. Факты примитивности родоначальников новых филогенетических ветвей общеизвестны, это подтверждено палеобиологией. Первые челюстноротые позвоночные, первые амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие, были безусловно примитивными. Не совсем ясным оставался только вопрос, в чем состоит эта примитивность. Чаще всего она объяснялась так, что переходные формы обладали органами хотя и упрощенными, но так или иначе морфофизиологически уже перестроенными, преадаптированными для деятельности в новых условиях. В этом отношении мы пришли к другому выводу, заключающемуся в том, что всякий переход сопровождается почти полным сохранением старой формы и физиологической функции. Мало того, само преобразование формы и физиологического отправления органа в новых условиях происходит подчас настолько медлен-

но, что следы прежнего строения сохраняются на протяжении довольно длинного исторического отрезка времени. Так, Б. Б. Родендорф (1961) описал насекомое из девонских отложений Тимана, крылья которого были вполне приспособлены к полету, однако жилкование, представляющее собой опорный скелет пластины крыла, еще не было развито. Жаберная крышка осетровых рыб, которая, несомненно, испытала длительную эволюцию, все еще сохранила структуру чешуи, из которой она произошла, а кроме того, она приводится в движение посредством *hyomandibulare*, т. е. еще не приобрела функционального обособления как самостоятельного органа (Стрелковский, 1958). Млечные железы, как показывают гистологические и физиологические исследования, происходят из желез, типа апокриновых потовых желез и функционально тесно связаны с половыми функциями, т. е. моментами беременности и выкармливания потомства. У примитивных млекопитающих отделение пота-молока было только у взрослых животных в период кормления. И. Д. Рихтер (1939) показывает, что у однопроходных (*Monotremata*) «секрет этих желез далеко не является еще молоком, а представляет собой, как бы жирный пот, который стекает по волосам и здесь слизывается детенышем». У этих животных нет еще сосков, а только железистые поля — участки кожи, на которых сосредоточены выходы трубчатых желез, открывающихся в волосяные сумки, окружающие корни волос.

Таким образом, с нашей точки зрения, само понятие примитивности приобретает несколько иную характеристику. В данном случае примитивность состоит не столько в степени сложности строения органа, сколько в той новой роли, которая определена ему новой системой, в состав которой он был включен. Именно система оценивает достоинство органа, определяя его функцию и форму как примитивные по отношению к тем задачам, которые данному органу еще предстоит разрешать исторически. В самом процессе перехода выявляется и другая его сторона. Хотя орган, включившись в другую систему оказался физиологически и морфологически примитивным, он, тем не менее, обогатил данную систему, расширил ее физиологические возможности, сделав ее более гетерофункциональной. Подобное усложнение организации системы составляет базу прогрессивного развития, нередко приводящую к крупным эволюционным сдвигам наподобие ароморфозов.

Процесс преобразования формы органа начинается с некоторой уже готовой, определенным образом развитой струк-

туры, сложившейся в условиях прежней системы. Однако форма и физиологическое отправление такого органа еще не вполне соответствовали тем требованиям, которые предъявляла к нему новая система. Под воздействием этой последней начинается преобразование формы органа, открывается новая перспектива для его дальнейшего развития. Понятно, что последующее развитие не обязательно должно сопровождаться усложнением органа. Орган может испытывать как положительный, так и отрицательный аллометрический рост и развитие зависимости от той функциональной нагрузки, которая ему уготована данной системой. В ходе дальнейшего развития приобретаются новые особенности, новые свойства, которые расширяют эволюционные возможности органа и благодаря которым организм при изменившихся условиях существования может вступить на новый путь филогенетического развития (Стрелковский, 1967). Так, прогрессивное развитие и интенсификации жаберного дыхания в филогенезе вызывает появление сначала мезенхимных, а затем хрящевых жаберных дуг с соответствующим расчленением, обеспечивающим их подвижность, но эта подвижность составляет важнейшую предпосылку преобразования их в челюсти.

В предыдущей главе было показано, что переход органа в другую систему сопровождается появлением противоречия между вновь установившимся функциональным отношением и еще не изменившейся старой формой. Это противоречие разрешается тем, что новая функция, постепенно преобразуя орган, сообщает ему адекватную себе форму. Филогенетическое развитие органа носит, следовательно, не случайный, а определенным образом направленный характер. Если орган включается в другую систему и соответственно меняет свою функцию, то направление его изменения и дальнейшего развития будет определяться тем назначением и той ролью, которая навязана ему данной системой и которую он должен будет по необходимости выполнять теперь. Например, слепой вырост стенки кишечника, взяв на себя гидростатическую функцию, неизбежно должен был развиваться и в действительности развился в плавательный пузырь. Парные дивертикулы брюшной стенки глотки, сменив функцию пищеварения на функцию дыхания развились не во что иное, но именно в легкие, и т. д. и т. п.

Явления переходов, сопровождающиеся отставанием формы от функции, которые имеют место всегда и везде где происходит смена функций, приобретают большое значение

для филогенетических, особенно палеобиологических исследований, так как позволяют обнаруживать черты анцестрального строения, которые более или менее долго еще сохраняются в новом, а также понять и функции, которые некогда были присущи органам предков до их преобразования. Во всех этих случаях морфологические структуры, наряду с современными, довольно явственно будут обнаруживать и черты предковой формы. Если бы этого не было, то палеобиология и сравнительная морфология были бы совершенно бессильны восстанавливать генеалогические связи животных, строить филогенетические ряды и т. д. Если взять такие уклоняющиеся в своем развитии органы, как, например, индифферентные, эксцессивные и особенно рудиментарные, то в них всегда можно найти указание на особенности организации, существовавшей некогда в органах предков. По существу, гомология, план строения и другие наиболее общие категории, которые обычно выражают общность, единство происхождения, а с другой стороны расхождение в путях эволюции, по сути дела — не что иное, как отражение в организации современных животных признаков древних морфологических структур, как бы просвечивающих сквозь изменившуюся форму органов животных. Все это представляет собой не что иное, как результат филогенетического отставания формы от функции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каждая биологическая проблема имеет свою историю, свое возникновение и развитие. В этом отношении проблема соотношения формы и функции не составляет исключения. Зародившись еще в глубокой древности, она продолжала развиваться вплоть до наших дней. Это ее развитие не протекало плавным и равномерно, тут были свои подъемы и отступления, приливы и отливы, сравнительно быстрые продвижения и периоды застоя. Однако в целом, за всеми этими временными колебаниями, происходило общее неуклонное поступательное движение познания. В настоящей работе мы рассмотрели и обсудили состояние данной проблемы и высказали по ней свои соображения.

За все время поисков и решений, стержневым вопросом, занимавшим внимание исследователей, был вопрос о том, что является ведущим, определяющим в жизни организма, форма или функция. В разное время разными натуралистами этот вопрос решался по-разному. Однако во всех этих случаях оказывала влияние та или иная идея чаще всего мировоззренче-

ского характера. Так, в течение всего длинного доэволюционного периода господствовало в основном телеологическое мировоззрение. Органический мир рассматривался как неимеющий истории, а представление о развитии сводилось к вековечному и неизменному повторению жизненного цикла особи от рождения до смерти.

Казалось бы, эволюционизм должен был помочь окончательно разрешить спор между сторонниками примата функции и теми, кто отстаивает примат формы. На деле же оказалось, что борьба этих двух альтернативных точек зрения еще более обострилась, проблема соотношения формы и функции очутилась в состоянии острейшего противоречия. Механизм переходов органов из одного качественного состояния в другое оставался попрежнему неясным. Не могло устранить этого противоречия и понятие о мультифункциональности, так как не содержало в себе указания на возникновение новых функций и структур. В поисках выхода из создавшегося положения одни исследователи начали склоняться к тому мнению, что антитеза: примат формы—примат функции, является мнимой и что, на самом деле, изменение формы и функции происходит одновременно, другие объявили о неудовлетворительности существующего определения понятия «функция», которое, по их мнению, нуждается в основательном пересмотре.

Все сказанное заставило нас проанализировать современное состояние проблемы. В результате такого анализа было выяснено, что все упомянутые выше затруднения происходили из того простого факта, что с каких бы позиций ни подходили исследователи к решению данного вопроса, они, как ни странно, постоянно имели в виду, по существу, только изолированный орган с его непосредственной функцией. При таком понимании, функция оказывалась замкнутой в самой себе, лишалась соотношения и связи с другими функциями, почему и пребывала в застывшем, неподвижном состоянии. Уяснение этого простого факта позволило понять, что природа и содержание функции органа не могут быть познаны только из самих себя, но могут быть раскрыты исходя из функции высшего порядка и в связи с последней. Такой функцией высшего порядка является, очевидно, функция системы, которая обладает более широкой полнотой своей деятельности, поскольку может как включить в себя функции ранее не принадлежавших ей органов, так и исключать из себя органы для несения какой-либо другой функции. Следовательно, реальная функция органа имеет двойственный характер. Только благодаря

своей двойственной природе, функция способна измениться и вовлечь в изменение форму органа. Двойственная природа функции, конкретно, зависит от того, что она вообще не стоит обособленно, сама по себе, но находится во взаимосвязи и подчинении другой функции высшего порядка. Это означает, что функции органов связаны и подчинены функции системы. Функция системы, в свою очередь, находится в подчинении общей жизнедеятельности целого организма, в своем существовании отражающего неразрывную связь со средой. Цепь взаимосвязанностей и соподчинения охватывает, таким образом, все функциональные уровни, которые одновременно и различаются между собой и связаны в одно единство. По отношению к конкретному органу это будет означать, что кроме своего непосредственного физиологического отправления он вместе с тем выполняет и функцию системы в состав которой он входит; функция системы, следовательно, содержится в каждом из входящих в нее органов и проявляется как внешнее функциональное отношение. В силу этой внешности, орган может быть переключен в другую систему, его функция подвергнется воздействию последней, отчего начнет изменяться его физиология, которая неизбежно вовлечет в изменение и его форму. В настоящей работе мы и попытались по мере наших сил раскрыть природу функции органа в ее движении и развитии.

Если теперь попытаться обобщить все то, что говорилось в данной работе, то можно прийти к следующему выводу. В основе филогенетических преобразований органов лежит двойственная противоречивая природа функций. Эта особенность функций не только обуславливает возможность смены органами своих функций, в результате чего происходит преобразование формы, не только определяет характер переходов от одного морфологического строения к другому, но и позволяет раскрыть содержание и рационально объяснить многие стороны эволюционного процесса. Двойственность функций позволяет понять механизм переходов от одной формы к другой, скачкообразный характер качественных изменений органов, причины отставания формы от функции, явления длительного сохранения в филогенезе рудиментарных органов, а также проявление в онтогенезе потомков признаков предков, рассматриваемых как рекапитуляции. С точки зрения двойственности функций становятся понятными процессы усложнения организации животных, ведущие к прогрессивному развитию, процессы экогенетической экспансии новых экологических зон,

и т. д. и т. п. Раздвоение функции и взаимодействие ее сторон обуславливает возникновение и разрешение противоречий, которые и составляют движущую силу эволюционного процесса, ту силу, которая в процессе исторического самодвижения обеспечивает смену функционального отношения, подчиняет орган другой системе и этим заставляет его изменить свое физиологическое отправление и свою форму. В этом отношении двойственность функции может рассматриваться как основа, сущность или закон, управляющий филогенетическим преобразованием органов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алявдина П. А. 1951. К биологии и систематике осетровых рыб на ранних стадиях развития. Тр. Саратов. отдел. Касп. фил. ВНИРО, т. 1.
- Амалицкий В. П. 1896. О геологическом развитии организмов и земного рельефа. Речь в Варшавском ун-те.
- Анохин П. К. 1948. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса. Бюлл. exper. биологии и медицины, т. 26, № 8, вып. 2.
- Анохин П. К. 1949. О решающей роли внешних факторов в историческом развитии нервной деятельности. Усп. совр. биол., т. 28, вып. 1.
- Анохин П. К. 1968. Методологическое значение кибернетических закономерностей. В сб. Материалист. диалектика и методы естественных наук, «Наука», М.
- Аршавский И. А. 1968. Принцип смены функций в онтогенезе млекопитающих. Журн. общей биологии, т. 29, № 1.
- Аршавский И. А. 1956. К обоснованию понятия «функция развития». Сб. Проблемы современной эмбриологии. Изд. ЛГУ.
- Бабский Е. Б. 1936. Физиология человека. Введение. Учпедгиздат, М.
- Балинский Б. И. 1936. Развитие зародыша. Биомедгиз, М.-Л.
- Белозерский А. Н. 1971. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенезом и систематикой организмов. Вестн. Акад. наук СССР, № 2.
- Берг Л. С. 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Птргр.
- Берг Л. С. 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XX.
- Бернар К. 1878. Курс общей физиологии. Жизненные явления, общие животным и растениям. СПб.
- Бирюков Д. А. 1964. О функциональном и структурном принципах эволюционного исследования в физиологии. В кн. Эволюция функций. Изд-во «Наука», М.-Л.

- Бляхер Л. Я. 1962. Соотношение формы и функции. История биологических наук. Тр. Ин-та истории естеств. и техники, т. 40, вып. 9.
- Бляхер Л. Я. 1962а. Очерк истории морфологии животных. Изд. АН СССР, М.
- Боген Г. 1970. Современная биология. Изд. «Мир», М.
- Борисяк А. А. 1928. В. О. Ковалевский, его жизнь и научные труды, Л.
- Борисяк А. А. 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии, М.-Л.
- Быков К. М. 1948. Курс физиологии человека. М.
- Быстров А. П. 1953. Эволюция зубов позвоночных. Ежегодн. Всесоюзн. палеонтолог. Об-ва, т. XIV, АН СССР.
- Быстров А. П. 1957. Прошлое, настоящее и будущее человека. Медгиз, М.
- Бэр К. 1950. История развития животных. М.
- Вейсман А. 1905. Лекции по эволюционной теории, ч. I. Изд. Собашниковых. М.
- Вилли К. 1959. Биология. М.
- Водяницкий и Пчелна. 1955. Зоологический журнал, т. 34, вып. 4.
- Воронцов Н. Н. 1963. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций. Зоол. журн., т. 42, вып. 9.
- Воскобойников М. М. 1928. Аппарат дыхания рыб. Тр. III съезда ЗАГ в Ленинграде, 103—105.
- Вьюшков Б. П. 1951. Некоторые вопросы эволюции зверозубых рептилий. Усп. совр. биол. Т. 32, № 2(5).
- Гартман М. 1936. Общая биология. Биомедгиз, М.-Л.
- Геккель Э. 1908—1909. Естественная история миротворения Кн. 1 и 2. Изд. «Мысль» СПб.
- Геккель Э. 1940. Основной закон органического развития. В Кн. Ф. Мюллер, Э. Геккель. Основн. биоген. закон. М.
- Гиляров М. С. 1960. Некоторые общие задачи эволюционной морфологии беспозвоночных. Усп. совр. биол., т. 49, вып. 2.
- Гинецинский А. Г. 1961. Об эволюции функций и функциональной эволюции. М.-Л.
- Гольдшмидт Р. 1933. Генетика и физиология развития. «Природа», № 5—6.
- Давиташвили Л. Ш. 1940. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина.
- Давиташвили Л. Ш. 1940а. Закон Владимира Ковалевского. Палеонтолог. обозрение к Тр. ПИН АН СССР, вып. 2.
- Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней, М.-Л.
- Давиташвили Л. Ш. 1958. Краткий курс палеонтологии. М.

- Давиашвили Л. Ш. 1961. Теория полового отбора. Изд-во АН СССР, М.
- Давиашвили Л. Ш. 1968. Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира, Тбилиси.
- Давыдовский И. В. 1954. Вопросы локализации и органопатологии... Медгиз, М.
- Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов. Соч. т. 3, М.-Л.
- Дарвин Ч. 1941. Движение и повадки лазящих растений. Соч. т. 8, М.-Л.
- Дарвин Ч. 1941. Способность к движению у растений. Соч. т. 8, М.-Л.
- Дарвин Ч. 1951. Изменение домашних животных и культурных растений. Соч. т. 4, М.-Л.
- Домбровский Б. А. 1941. Опыт изучения филотектоники челюстного сочленения позвоночных. Сб. памяти А. Н. Северцова, т. 2, ч. 2, М.-Л.
- Домбровский Б. А. 1967. Некоторые вопросы теоретической и прикладной биологии. «Наука». Алма-Ата.
- Дорн А. 1937. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. ОГИЗ, М.-Л.
- Дружинин А. Н. 1933. Общее в строении конечностей. Тр. лабор. эвол. морфологии АН СССР, т. I, вып. 1, М.
- Дружинин А. Н. 1941. Морфо-функциональный анализ мышц переднего пояса конечностей индийского слона. Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, т. 2, ч. 2.
- Дубинин Н. П. 1957. Методы физики, химии и математики в изучении проблемы наследственности. Вопросы философии, № 6.
- Дубинин Н. П. 1968. Некоторые методологические проблемы генетики. «Знание», сер. биолог., № 6.
- Дубинин Н. П. 1968а. Философские основы современной генетики. «Правда», № 193.
- Емельянов С. В. 1963. Гетерохрония в закладке органов позвоночных животных. Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 38.
- Емельянов С. В. 1968. Современное состояние и задачи проблемы эволюции темпов индивидуального развития животных. В кн. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. «Наука», М.
- Ефремов И. А. 1946. О подклассе *Batrachosauria*... Изв. АН СССР, сер. биол., № 6.
- Заварзин А. А. 1938. Курс гистологии и микроскопической анатомии. Медгиз, Л.
- Залкинд С. Я., Юровская Г. Б. 1970. Проблема дифференцировки и детерминации культивируемых вне организма клеток. Усп. соврем. биолог. Т. 70, вып. I(4).

- Иванов П. П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология. Огиз-Биомедгиз. М.-Л.
- Иловайский Д. И. 1934. Руководство по палеонтологии беспозвоночных. М.
- Иогансен В. 1933. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. Сельхозгиз. М.
- Иогансен В. 1935. О наследовании в популяциях и чистых линиях. М.
- Карпинский А. П. 1911. Замечания о *Helicospirion* и о других эдестидях. Изв. А. Н., № 16.
- Карпинский А. П. 1915. К вопросу о природе спирального органа *Helicospirion*. Зап. Урал. об-ва любит. естеств., т. 35.
- Карпинский А. П. 1945. Собрание сочинений, т. I, М.-Л.
- Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади. Киев.
- Касьяненко В. Г. 1957. Некоторые соображения о содержании функциональной морфологии. Зоол. журн., т. 36, вып. 1.
- Касьяненко В. Г. 1961. Принципы филогенетического изменения органов и их значение для выяснения физиологической сущности эволюционных преобразований органов и систем. Зоол. журн., т. 40, вып. 12.
- Кикнадзе И. И. 1971. Функциональная организация хромосом. «Наука», Л.
- Кнорре А. Г. 1946. Вопросы сравнительной гистологии в свете работ А. Н. Северцова. Успехи соврем. биологии, 21.
- Ковалевский В. О. 1948. Палеонтология лошадей. Изд. АН СССР «Классики науки».
- Ковалевский В. О. 1956. Собрание научных трудов, т. II, М.
- Ковалевский В. О. 1960. Собрание научных трудов, том III, М.
- Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. М.-Л.
- Коштоянц Х. С. 1940. 1957. Основы сравнительной физиологии, ч. I и II. М.-Л.
- Кремянский В. И. 1959. Структурные уровни живой материи. «Наука», М.
- Крыжановский С. Г. 1933. Органы дыхания личинок рыб и псевдобранхия. Тр. лабор. эволюц. морфологии АН СССР, т. I, вып. 2.
- Лукин Е. И. 1964. Различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных. Зоол. журн., т. 43, вып. 8.
- Мажуга П. М., Бондаренко Э. В. 1970. Влияние условий культивирования на потенции клеток лимфатического узла. Изв. АН СССР, сер. биолог., № 5.
- Матвеев Б. С. 1939. Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизм. Зоол. журн., т. 18, вып. 4.

- Матвеев Б. С. 1945. О системе соотносительных изменений формы, функции и среды в эволюции животных. Зоол. журн., т. 24, вып. 1.
- Матвеев Б. С. 1953. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб. Зоол. журн., т. 32, вып. 2.
- Матвеев Б. С. 1957. О преобразовании функций в индивидуальном развитии животных. Зоол. журн., т. 36, вып. 1.
- Матвеев Б. С. 1963. О происхождении гетеродонтной зубной системы млекопитающих по данным онтогенеза. Труды МОИП, т. 10.
- Матвеев Б. С. 1966. Значение теоретич. наследия А. Н. Северцова в современной биологии. Зоол. журн., т. 45, вып. 9.
- Машковцев А. А. 1935. Роль функций при развитии органов позвоночных животных. Тр. Лабор. эволюц. морфолог. АН СССР, т. 2, вып. 3.
- Махотин А. А. 1940. О взаимоотношениях типов филогенетических изменений органов. Сбор. памяти А. Н. Северцова, т. 2, ч. I. М.-Л.,
- Медведев Л. 1937. Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция. Зоол. журн. т. 16.
- Мейерсон Ф. З. 1967. Пластическое обеспечение функций организма, «Наука», М.
- Морган Т. 1927. Теория гена. «Сеятель», М.
- Морган Т. 1936. Экспериментальные основы эволюции. Биомедгиз, М.
- Неймайр М. 1919. Корни животного царства. М.
- Некрасов А. Д. 1939. Примечания к «Происхождению видов», в. т. 3, Соч. Ч. Дарвина, стр. 790—813.
- Никольский А. М. 1928. Номогенез. Сб.: Теория номогенеза, М.
- Нильсон Г. 1937. Проверка путей и теорий инцухта. Мровизация, № 4.
- Обручев Д. В. и Маркс-Курик Э. Ю., 1965. Псаммостенды девона СССР. Таллин.
- Орбели Л. А. 1949. Эволюционный принцип в физиологии. Доклады VII Всесоюзного съезда физиолог. биохимиков фармакологов. М.
- Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы, 1964, под редакцией Д. В. Обручева.
- Павлов А. П. 1924. О некоторых еще мало изученных факторах вымирания. В кн. В. М. Павловой. «Причины вымирания животных», М.-Пгр.
- Парамонов А. А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса. Современные проблемы эволюционной теории. «Наука», Л.
- Плате Л. 1928. Эволюционная теория. ГИЗ, М.
- Попеско П. 1961—68. Атлас топографической анатомии с/х животных т.т. I, II, III, Братислава.
- Попов В. В. 1964. К эволюции и рекапитуляции формативных связей. Проблемы современной эмбриологии. МГУ. М.
- Пузанов И. И. 1954. Сальтомутации и метаморфозы. Бюлл. МОИП, т. 59(4).

- Рихтер И. Д. 1939. Биология молочных желез. Л.
- Родендорф Б. Б. 1961. Описание первого крылатого насекомого из девонских отложений Тимана. Энтномол. обозрение, 40, № 3.
- Ромер А. 1939. Палеонтология позвоночных. М.
- Рыжков В. Л. 1967. Что нового в новой генетике? Вопросы философии, № 12.
- Рындзюнский А. 1939. Типы связей между преобразованиями органов в филогенезе животных. Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, т. 1, М.-Л.
- Самойлов Я. В. 1929. Палеофизиология, ее геологическое значение. Сб. Биолиты.
- Северцов А. Н. 1934. Главные направления эволюц. процесса. Биомедгиз, М.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР. М.-Л.
- Северцов А. Н. 1945. Собрание сочинений, т. 3, Изд. АН СССР, М.-Л.
- Симпсон Дж. 1948. Темпы и формы эволюции. Изд. Иностран. литературы. М.
- Слепцов М. М. 1939. О рудиментах задних лап у черноморского дельфина. Зоол. журн., т. 18, вып. 3.
- Соболев Д. 1924. Начала исторической биогенетики. Гос. Изд-во Украины.
- Спенсер Г. 1870. Основания биологии, т. 1, СПб.
- Спирин А. С. 1970. Модель функционирующей рибосомы. Изв. АН СССР, сер. биол. № 2.
- Стрелковский В. И. 1940. Развитие осетра. Диссертация, МГУ.
- Стрелковский В. И. 1957. О формировании связи между гидной и челюстной дугами в онтогенезе осетра. ДАН, т. 115, № 2.
- Стрелковский В. И. 1957а. О рекапитуляции подгорловой складки в онтогенезе осетра, ДАН СССР, т. 115, № 1.
- Стрелковский В. И. 1958. Онтогенез оперкулярного скелета осетровых и его филогенетическое значение. ДАН СССР, т. 119, № 4.
- Стрелковский В. И. 1958. О влиянии света на поведение и экологию молоди осетра. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 20, № 1.
- Стрелковский В. И. 1961. Двойственный характер функций как основа филогенетических преобразований органов. Тр. ин-та палеобиологии АН ГССР, т. VI, Тбилиси.
- Стрелковский В. И. 1963. Возникновение и развитие представлений о связи между онтогенезом и филогенезом до Дарвина. Тр. Ин-та палеобиологии АН ГССР, т. 8.
- Стрелковский В. И. 1964. Дарвин, Мюллер, Геккель и создание биогенетического закона. Общие вопросы эволюционной палеобиологии, вып. I. «Мецниереба», Тбилиси.

- Стрелковский В. И. 1966. Некоторые соображения об условиях экогенетического процесса. XII науч. сессия ин-та палеобиологии. Тезисы доклада. Изд. «Мецниереба», Тбилиси.
- Стрелковский В. И. 1967. К вопросу о прогрессе в живой природе. В сб. Общие вопросы эволюционной палеобиологии, вып. 3, «Мецниереба», Тбилиси.
- Стрелковский В. И. 1968. О современном состоянии биогенетического закона. XIV науч. сессия ин-та палеобиологии. Тезисы доклада. Изд-во «Мецниереба», Тбилиси.
- Стрелковский В. И. 1970. К вопросу о факторах и условиях экогенеза. Общие вопросы эволюционной палеобиологии вып. 5, «Мецниереба», Тбилиси.
- Сушкин П. П. 1922. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений. Природа, № 3—5.
- Тимирязев К. А. 1937. Чарлз Дарвин и его учение.
- Тринчер К. С. 1960. Теплообразовательная функция легких. Успехи соврем. биологии, т. 49, вып. 2.
- Уоллес А. 1911. Дарвинизм, Изд. Сабашниковых, М.
- Ухтомский А. А. 1926. Физиология нервной системы, т. 3, № 1, Медгиз, М.
- Федотов Д. М. 1927. О некоторых случаях морфологической и физиологической субституции. Тр. второго съезда зоолог., анат. и гистологов. М.
- Федотов Д. М. 1944. Филогения в палеонтологии и зоологии. Усп. совр. биол. т. 17, вып. 1.
- Филатов Д. П. 1939. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. М.-Л.
- Хесин Р. Б. 1970. Роль генетики в молекулярной биологии. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.
- Хюне Ф. 1937. Проблемы палеонтологии, Изд-во Моск. Ун-та, т. 2—3.
- Четвериков С. С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журн. exper. биол. Сер. А, том 2, вып. 1.
- Шварц С. С. 1967. Противоречия между индивидуальным и филогенетическим развитием — движущая сила эволюции. Сб. Диалектические противоречия в природе. «Наука», М.
- Шестакова Е. С. 1941. К вопросу о гомологии слуховых косточек млекопитающих. Сб. памяти А. Н. Северцова, т. 2, ч. 2.
- Шимкевич В. М. 1928. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. Сб. «Теория номогенеза», М.
- Шмальгаузен И. И. 1935. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Биомедгиз.

- Шмальгаузен И. И. 1936. О взаимообусловленности формы и функции. В кн. О биологии. Партиздат.
- Шмальгаузен И. И. 1937. Дорн и эволюционная морфология. Вступительная статья в кн. А. Дорн «Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций», М.—Л.
- Шмалгаузен И. И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л.
- Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса, М.—Л.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Проблемы дарвинизма. М.
- Шмалгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных «Наука», М.
- Шмальгаузен И. И. 1964а. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии «Наука», М.
- Шмерлинг Ж. Г. 1970. Генетические функции ДНК митохондрий. Изв. АН СССР, сер. биол. № 6.
- Шмидт Г. А. 1940. Теория полового отбора Чарльза Дарвина. Природа, № 7.
- Яковлев Н. Н. 1915. Строение кораллов ругоза и происхождение их характерных особенностей. Изв. Акад. Наук, серия 6, № 5.
- Abel O. 1912. Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
- Abel O. 1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit.
- Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena.
- Abel O. 1931. Louis Dollo, Palaeobiologica. Bd. 4.
- Arnould-Saget S. 1953. La place du coelacanthé dans l'histoire des poissons. Bull. Soc. Sci. natur. Tunisie, 6, No. 1—4.
- Bartholomew G., Hudson J. 1961. Desert ground squirrels. Scient. Amer. 205, No. 5.
- Bates M. 1958. Food-getting behavior. Behavior and evolution. New Haven.
- Bates M. 1960. Ecology and evolution. Evolution after Darwin. Vol. I., Evolution of life.
- Bertin L. 1958. Denticules cutanés et dents. Traité de Zoologie, t. 13, P. P. Grasse, Masson et Cie. Paris.
- Beer G. de. 1930. Embryology and evolution. Oxford.
- Beurlen K. 1932. Funktion und Form in der organischer Entwicklung. Die Naturwissenschaft, 20, Jahrb.
- Beurlen K. 1933. Das Gesetz der Überwindbarkeit des Todes in der Biologie. Breslau.
- Blanc A. 1957. Una conferma quantitativa della cosmolisi. Bull. Soc. geogr. Ital., 10, No. 1—3.
- Boker H. 1935. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Jena.

- Cahn Ph. 1958. Comparative optic development in *Astyra mexicanus* and in two of its blind cave derivatives. Bull. Amer. Mus. Nat. History, 115, No. 2.
- Camp C. 1923. Classification of the lizards. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 48.
- Cannon H. 1958. The evolution of living things. The Univers. Press Manchester.
- Cuénot L. 1911. La g n se des esp ces animales. Paris.
- Cu n t L. 1925. L'adaptation. Paris.
- Cope E. 1887. The origin of the fittest. Essays on evolution. London—New York.
- Cope E. 1904. The primary factors of organic evolution. Chicago.
- Dacqu  E. 1935. Organische Morphologie und Pal ontologie. Berlin.
- Darwin F. (ed) 1888. The life and letters of Charles Darwin, vol. 3, London.
- Davenport C. B. 1903. The animal ecology of the Cold Spring sand spit, with remarks on the theory of adaptation. The decen. Publ. Univ. Chicago, 10.
- Dean A., Hinchelwood C. 1952. Induced and other variations in bacterial cultures. VI. The stability of the nutritional requirements of the strains isolated after irradiation of *Bact. coli*. Journ. Chem. Soc. Dependorf, 1896. Entwicklungsgeschichte des Lahnsystems der S ugetiere. Jen. Ztschr. Nat. Vol. 30.
- De Vries H. 1901. Die Mutationstheorie, I, Leipzig.
- Dohrn A. 1875. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Princip des Funktionswechsels.
- Dollo L. 1893. Les Lois de l' volution. Bull. Soc. Belge Geol. Paleont. Hydrol., vol. 7.
- Dollo L. 1895. Sur la phylog nie de dipneustes. Bull. de la Soc. Belge du G ol., de Paleont. et d'hydrol. Memoires, t. 9.
- Dollo L. 1900. Le pied du Diprotodon et l'origine arboricole des Marsupiaux, Bull. Scientif., t. 38.
- Dollo L. 1903. Sur l'evolution des Ch lonies marins. Acad. roy. de Belgique. Bull. de la Classe de Sci., No. 8.
- Dollo L. 1905. Les Dinosauriens adapt s a la vie quadrup de secondaire. Bull. de la Soc. Belge de Geol., Paleont., Hydrol. vol. 19.
- Dollo L. 1909. La pal ontologie  thologique. Bull. de la Soc. Belge de G ologie, etc. t. 23.
- Edmund A. 1909. Dentition. In Biology of the reptilia, vol. I. Acad. Press London—New York.
- Eimer T. 1897. Entstehung der Arten. Teil II.
- Emery C. 1896. Gedanken zur Deszendens-und Vererbungstheorie. Biol. Zbl., 16.

- Galton F. 1869. A theory of heredity. Journ. Anthropol. Institute. Vol. V.
- Garstang W. 1922. Theory of recapitulation. Journ. Linn. Soc. 35.
- Gegenbaur C. 1870. Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. Leipzig.
- Gegenbaur C. 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. u. s. w. Bd. I. Leipzig.
- Gelei I. 1950. Die Morphogenese der Einzeller mit Rücksicht auf die morphogenetischen Prinzipien von Sewertzoff. Acta Biol. Ac. Sci. Hungar.
- Goldschmidt R. 1927. Experimentelle Mutation und das Problem der sog. Parallelinduction. Biol. Zentralbl., 49.
- Goodwin T. Lindberg O. (ed.) 1961. Biological structure and function. Acad. Press, London-New York.
- Gordon M., Schmidt-Nielsen K., Kelly H. 1911. J. Exper. Biol., 38.
- Granit R. 1955. Receptors and sensory perception. New Haven, Yale Univer. Press.
- Gregory W. 1951. Evolution emerging. New York.
- Haeckel E. 1856. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.
- Haeckel E. 1858. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin.
- Haeckel E. 1894. Systematische Phylogenie. Berlin.
- Hecht M. 1969. The living lower tetrapods... Ann. N. Y. Acad. Sci., 167, No. 1.
- Hering E. 1870. Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. Wien.
- Hertwig O. 1874. Über der Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Ztschr. 8.
- Hilgendorf F. 1856. Planorbis multiformis im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsb. d. Berl. Ak., 3.
- Jaekel O. 1902. Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Zoologischer Kongress zu Berlin, 1901. Jena.
- Jaekel O. 1913. Wege und Ziele der Palaeontologie. Palaeontologische Ztschr. Bd. 1. Hft. 1.
- Jarvik E. 1930. Théories de l'évolution des vertébrés. Paris.
- Jones F. 1943. Habit and heritage. London.
- Kamaryt J. 1935. Methodologische Fragen der Entwicklungsdeklaration in der Biologie. Wiss. Z. Humboldt-Univers. Berlin. Math.-Naturwiss. Reihe, 14, No. 4—5.
- Kelbel F. 1898. Das biogenetische Grundgesetz und Coenogenese. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. 7.
- Kleinenberg N. 1883. Die Entstehung des Annelid aus der Larve von Lopadorhynchus. Ztschr. f. wissensch. Zool.

- Koelliker A. 1864. Über die Darwirsche Schöpfungstheorie. Ztschi f. Wiss. Zool. 14.
- Koken E. 1902. Palaeontologie und Descendenzlehre. G. Fischer. Jera.
- Kosswig C. 1960. Zur Phylogerese so erannter Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren. Int. Revue des Hydrobiol. Bd. 45.
- Kosswig C. 1952. Über präadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesuchtpunkt der Genetik. Zool. Anz. 169, No. 1—2.
- Kuhn O. 1939. Die Stammesgeschichte der wirbellosen Tiere im Lichte der Paläontologie. Jena.
- Kukenthal W. 1892. Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugetierzähne. Jen. Ztschr. Naturw., vol. 26.
- Lavocat R. 1961. Evolution biologique et information. Essai d'une théorie cybernétique de l'évolution. Rev. gén. sci. pures et appl., 68. No. 9—10.
- Leach W. 1931. Functional anatomy mammalian and comparative. New-York-Toro to-London.
- Lennox M. 1956. Genuiculate and cortical responses to colored light flash in the cat. J. Neurophysiology, vol. 19, No 3.
- Lison L. 1954. Les dents. In Traité de Zoologie (P. P. Grasse ed.) Masson et Cie, Paris. Chap. B.
- Lotsy J. 1916. Evolution by means of hybridisation. Hague.
- Lubosch W. 1938. Vergleichende Anatomie der Skeletteverbindungen. Berlin-Wien.
- Luling K. 1953. Über die fortschreitende Augendegeneration des Anoptichthys jordani. Hubbs und Innes (Characidae). Zool. Anz., 151, No. 11—12.
- Lull R. 1949. Organic evolution. New-York.
- Martin C. 1953. A non-geneticist looks at evolution. Amer. Scientist, vol. 41, No. 1.
- Mather K. 1944. Nature, No. 153.
- Matthew W. 1926. The evolution of the horse. Quart. Rev. Biol., 1.
- Matveiev B. S. 1962. Über das Entstehen des heterodonten Gebisses der Säugetiere nach den Angaben der Ontogenese. Acta biologica Cracovienska.
- Mayr E. 1960. The emergence of evolutionary novelties. Evolution after Darwin, vol. 1. The evolution of life.
- Mehnert E. 1898. Biomechanik erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese. Jena.
- Miles A. 1967. Structural and chemical organisation of teeth. Vol. 16, 18. Acad. Press New-York.
- Millot J. et Anthony J. 1959. Résultats actuels de l'étude du coelacanth Latimeria chalumnae, dernier des crossopterygiens. Proc. XV Intern. congress of Zoology. London.

- Nanney D. 1930. Microbiology, developmental genetics and evolution. Amer. Naturalist, 94, No. 875.
- Neumayr M., Paul C. 1875. Die Congerien und Paludinenschichten Slavonien und deren Faunen. Abhandl. d. geologischen Reichsanstalt, Bd. 7, Heft 3, Wien.
- Nopcsa F. 1923. Die Familien der Reptilien. Forsch. d. Geol. und Palaeont., Heft 2, Berlin.
- Ogawa T., Kamiya T. 1957. A case of the cachalot with protruded rudimentary hind limbs. Scient. Repts., Whales Res. Inst No. 12.
- Olson E. 1936. The role of paleontology in the formulation of evolutionary thought. „Bioscience“, 16, No. 1.
- Osborn H. F. 1893. The rise of the mammalia in North America. Proceed. Amer. Assoc. Advancem. of Sci., vol. 42.
- Osborn H. G. 1933. Aristogenesis, the observed order of biomechanical evolution. Proceed. Natur. Acad. Sci., vol. 19.
- Osche G. 1932. Das Praeadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. Zool. Anz. 169, No. 1—2.
- Parr A. 1925. Adaptogenese und Phylogenese. Abh. Theor. organ. Entw., 1.
- Pavlov A. P. 1884. Notes sur l'histoire géologique des oiseaux, Bull. Soc. Nat., Moscou, t. 60, Année 3.
- Peter K. 1947. Grundlagen einer funktionellen Embriologie. Leipzig.
- Plate L. 1912. Deszendenztheorie. Handwörterbuch d. Natur. Jena.
- Plate L. 1924. Allgemeine Zoologie, Jena.
- Plate L. 1935. Über Erklärung von Parallelförmigkeiten von Sömationen und Mutationen. Ztschr. u. Abst. u. Vererbungslehre, 68.
- Pompecki J. F. 1894. Über Ammonoiten mit „anormalen Wohnkammer“. Jb. Ver. Vaterl. Nat. Würt. Stuttgart.
- Raabe Z. 1955. Ontogeneza i filogeneza. „Kosmos“, A 4, No. 6.
- Raabe Z. 1931. O. Sjewiercowowskich zasadach morfogenetycznych, ich uzupelnieniach i konsekwencjach. „Kosmos“, SA, Biologia, No. 3(50).
- Remane A. 1955. Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.
- Remane A. 1956a. Methodische Probleme der Hominidenphylogenie. III. Die Phylogenie der Lebensweise und die Entstehung des aufrechten Ganges. Z. Morphol. und Anthropol., 48, No. 1.
- Rensch B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl. Stuttgart.
- Richter R. 1929. Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen *Senckenbergiana*. Bd. 2, No. 1—2.
- Rochhausen R. 1934. Zur Dialektik von Structur und Function und ihre Bedeutung für die moderne Biologie, Vortr. u. Schr. Dtsch. Acad. Wiss. Berlin, No. 90.

- Romer A. 1933. Vertebrate paleontology.
- Romer A. 1956. The osteology of the reptiles. Univ. Chicago Press. Chicago.
- Rose C. 1894. Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Erg. d. Anat., v. 44.
- Roux W. 1895. Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Ges. Abhandl. Bd. 1, Leipzig.
- Russel E. S. 1916. Form and function. A contribution to the history of animal morphology. London.
- Russel E. S. 1962. The diversity of animals. An evolutionary study. Acta biotheoretica, Vol. 8.
- Schaeffer B. 1969. Adaptive radiation of the fishes and the fish-amphibian transition. Ann. N. Y. Acad. Sci., 167, No. 1.
- Schindewolf O. 1931. Neuere Ergebnisse der Paläontologie. Die Naturwiss.
- Schindewolf O. 1937. Beobachtungen und Gedanken zur Deszendenzlehre. Acta biotheoretica, 3, Pars III.
- Schindewolf O. 1958. Über Aptchen (Ammonoidea) Palaeontographica 111 (A).
- Scott W. 1894. On the variation and mutation. Amer. Journ. of Sci., v. 48, No. 287.
- Sewertzoff A. N. 1931. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena.
- Shideler W. 1952. Paleontology and evolution. Ohio J. Sci., v vol. 52, No. 4.
- Simpson G. 1944. Tempo and mode in evolution. New-York.
- Simpson G. 1969. The present status of the theory of evolution. Proc. Roy. Soc. Victoria, 82.
- Sinnot E. 1951. Matter, mind and man. New-York.
- Spath L. 1933. The evolution of the cephalopoda. Biol. Rev., 8.
- Stensio E. 1927. Downtonian and Devonian vertebrates, p. 1, Cephalaspidae. Norsk. Vidensk. Akad. Oslo.
- Stensio E. 1962. Origin et natur des escailles placoids et des dents. Colloq. int. Cent. nat. Rech. scient, 104.
- Thenius E. Hofer H. 1960. Stammesgeschichte der Säugetiere. Leipzig.
- Tornier G. 1894. Das Entstehen der Gelenkformen und ein zoophyletisches Entwicklungsgesetz. Verh. anat. Ges. Strassburg.
- Tucker R. 1955. Studies in functional and analytical craniology. Austr. J. Zool., vol. 3, No. 4.
- Waagen W. 1869. Die Formenreihe des Ammonites subradiatus. Benecke's geognost. Palaeontol. Beitrage, Bd. 2.
- Wahlert G. 1961. Die Entstehung der Plattfische durch ökologischen Funktionswechsel. Zool. Jahrb. Abt. 3, 89, No. 1.

- Weber H. 1955. Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz., 18, Bd. 137.
- Wilser J. 1931. Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt.
- Wintrebert P. P. 1953. Position du lamarkisme chimique dans le determinisme de l'evolution. Vie et milieu., t. 3. No. 3.
- Woodger J. 1929. Biological principles. A. critical study London.
- Woodward A. S. 1906. The relation of paleontology to biology. Ann. Mag. of Nat. Hist., v. 18, No. 106.
- Woskoboïnikoff M. 1932. Der Apparat der Kiemenathmung bei den Fischen. Zool. Jahrb. Abt. Phys. 55.
- Württemberg L. 1873. Neues Beitrag zum geologischen Beweise der Darwinischen Theorie. Ausland, No. 2.
- Zeiger K. 1933. Das Problem der functionellen Struktur des Knochens. Nat. Museum., Bd. 63. Heft 3.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Учение Дарвина о «способах переходов»	10
Различные направления в изучении соотношения формы и функции после Дарвина	24
1. Палеонтологи-дарвинисты о ведущей роли функции в филогенезе	24
2. Соотношение формы и функции в представлении ранних дарвинистов-морфологов	32
3. Две точки зрения на наследуемость функциональных приобретений	37
Попытки создать общую теорию смены функций и преобразования органов	51
Современное состояние проблемы соотношения формы и функции	80
1. Применение «принципов смежности функций к конкретным филогенетическим исследованиям в морфологии, палеонтологии и физиологии	80
2. Мультифункциональность и затруднения, связанные с решением дилеммы: примат формы — примат функции	91
О содержании понятий «форма» и «функция»	118
Зависимость между изменением функции и преобразованием формы	153
Заключение	170
Литература	173

Василий Ильич Стрелковский

**ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЯ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ В
ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ**

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского совета
Академии наук Грузинской ССР

*

Редактор Г. А. Квалишвили
Редактор издательства Л. К. Кобидзе
Техредактор Э. Б. Бокерия
Корректор Л. В. Геловани

Сдано в набор 26.5.1972; Подписано к печати 19.2.1973;
Формат бумаги 60×90¹/₁₆; Печатных л. 11.75; Уч.-Издат. л. 11.69
УЭ 00942; Тираж 800; Заказ 1538;
Цена 1 руб. 12 коп.

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Издательство «Мецниереба», Тбилиси 380060, Кутузова, 19

საქ. სსრ მეცნ. აკად. სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Типография АН ГССР, Тбилиси 380060, Кутузова, 19

865