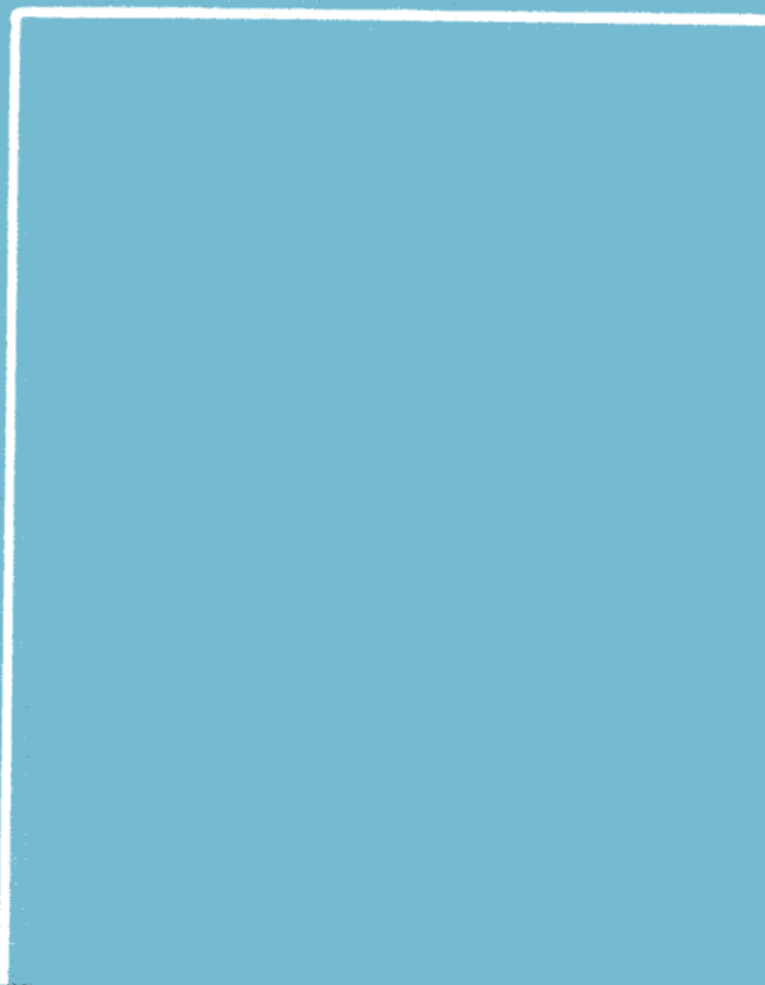


УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1980

Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980. 104 с.

Сборник включает материалы, представленные на V и VI школах по математическому моделированию сложных биологических систем. Рассматриваются принципы организации живых систем на разных уровнях. Особое внимание уделяется изучению структуры и функций сложной биологической системы на организменном уровне.

Книга рассчитана на широкий круг биологов.

Ответственный редактор

доктор физико-математических наук

А. М. МОЛЧАНОВ

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Утверждено к печати Научным советом
по проблемам биосферы и Научно-исследовательским
вычислительным центром Академии наук СССР

Редактор *Е. И. Маевский*. Редактор издательства *Д. В. Петрова*
Художественный редактор *И. Ю. Нестерова*
Технические редакторы *Н. Н. Пляхова, Т. А. Прусакова*
Корректоры *Л. И. Левашова, Л. П. Стрельчук*

ИБ № 17404

Сдано в набор 2.07.80. Подписано к печати 22.09.80
Т-14055. Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 2
Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 6,5
Уч.-изд. л. 7,3. Тираж 2600 экз. Тип. зак. 5059. Цена 75 коп.

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

ПРЕДИСЛОВИЕ

И биологам и математикам привычна статистическая обработка экспериментальных данных — традиционная форма использования математики в биологии. Чаще всего, правда, дело сводится к вычислению средних и дисперсии. Если же построен закон распределения (гистограмма), то это, несомненно, высшая математика.

Ничего похожего не найдет читатель в предлагаемом его вниманию сборнике. Цель сборника — привлечь внимание математиков к особенностям теоретических построений, характерных для биологии.

Самый очевидный, лежащий на поверхности, вывод состоит в том, что биологи и математики говорят на разных языках. Если бы, однако, дело этим и ограничивалось, то вряд ли стоило проводить школу и издавать сборник лекций, прочитанных на этой школе биологами для математиков.

Стоит пристальнее разобраться в том, почему столь различны языки биологии и математики. Наиболее распространенный взгляд на причину различия таков — жизнь сложна, а математика проста, вот и вся причина. В противовес такой точке зрения стоит попытаться проанализировать исторические причины разногласия биологических и математических подходов.

Суть математического подхода можно охарактеризовать одним словом — **аксиоматика**.

Аксиоматический метод блестяще зарекомендовал себя в геометрии и на два тысячелетия сделался образцом построения строгой теории. Замечательные исследователи от Коперника до Лапласа, создавшие небесную механику, гордо именовали себя геометрами и в их руках аксиоматический метод одержал, пожалуй, самую замечательную победу, позволившую естествознанию (в лице Лапласа) заявить, что оно не нуждается в гипотезе творца для объяснения небесных явлений. Тем парадоксальнее кажется живучесть пережитков теологии в делах сугубо земных, в проблемах жизни, в изучении биологических явлений. Одной из важных причин этого является очевидная, на первый взгляд, несостоятельность аксиоматического подхода к биологии, фактически беспомощность математических методов.

Статьи, собранные в предлагаемом вниманию читателя сборнике, позволяют несколько прояснить ситуацию. Основой любой математической схемы является выделение элементарных объ-

ектов. В геометрии — это точки, прямые и плоскости, в небесной механике — это материальные точки, в физике — это элементарные частицы.

И вот в этом главном пункте — определении элементарного объекта — аксиоматика в биологии не имеет, видимо, шансов на успех. Если в прошлом веке создание клеточной «теории» вызвало оптимизм, то, чем дальше развивались исследования, тем яснее становилось, что клетка не является элементарным объектом ни в каком смысле этого слова. Выяснилось, что клетки не менее разнообразны, чем предыдущий «претендент» на роль элементарного объекта — организм.

Некоторое время назад казалось, что молекулярная биология даст долгожданный теоретический базис для включения биологии в орбиту точного естествознания. Но сейчас уже мало кто разделяет эти надежды даже применительно к проблеме строения и функционирования органелл клетки, не говоря уже о самой клетке. И все же возможности именно аксиоматического метода далеко еще не исчерпаны в биологии.

Однако само понимание аксиоматического подхода нуждается в серьезном уточнении. Главную тему аксиоматики можно сформулировать так: после трудного, иногда многовекового отбора, отсева экспериментальных фактов удается выделить такие основные элементарные объекты и понятия, что все остальное экспериментальное знание может быть выведено (и уточнено!) чисто логически из этих основных элементарных аксиом. Но все дело в том, что элементарными объектами могут быть не только материальные, вещественные предметы — наравне с ними можно говорить об элементарных отношениях (связях) и об элементарных процессах.

Если элементарные объекты (материальные точки, частицы, звезды) весьма пристально изучались исследователями, то отношения, связи исследуются значительно реже. Пожалуй, наибольшее продвижение в этом направлении в биологии дает классификация Линнея, которая формально относится к объектам (организмам), но фактический ее предмет — отношения, принадлежность.

Но вот чему уже решительно не повезло, — так это элементарным процессам. Даже сама постановка вопроса о существовании элементарных процессов звучит еретически. «Неужели можно изучать процесс, движение, само по себе, независимо от того, что движется?» И хотя фактически именно этим и занимается математический анализ вот уже несколько веков, четкая формулировка обычно вызывает сопротивление и недоверие не только биологов, но даже физиков.

Возможно самый главный результат, который можно извлечь из взаимодействия биологов с математиками, состоит в следующем. Биология решительно отличается от наук «математического естествознания» своей чрезвычайной «неудобностью» для всех и всяческих рамок и формализаций. Надежды на по-

строение единой теории биологии подобно физике совершенно нереальны, по крайней мере в настоящее время. Тем не менее богатейший материал биологии может и должен быть формализован созданием частных теорий, построенных по аксиоматическому образцу.

Можно представить себе таблицу теорий с тремя входами. В одном входе перечислены элементарные объекты, другой вход — элементарные отношения, третий — элементарные процессы. Каждая частная теория берет несколько «клеточек» по каждому из входов (в частности по одной), а самые простые имеют дело либо с одним элементарным объектом, либо отношением, либо процессом. При этом надо предъявить два важнейших требования, решительно отличающих самую простую теорию от самой сложной модели.

В теории, во-первых, должны быть четко сформулированные постулаты — основные, элементарные объекты, отношения и процессы. Во-вторых, всякая теория должна содержать указания на границы применимости. Желательно, конечно, чтобы эти границы исследовались также теоретически, но можно указать и предположительные экспериментальные условия, при которых нарушается применимость теории. Из математики надо взять аксиоматичность, а из физики принцип соответствия. Но в отличие от физики, представляющей «принцип соответствия» иерархически, где новая теория объемлет старую — содержит ее как частный случай, в биологии теории должны быть более равноправны — существенно наличие зоны перекрытия между теориями. Формально это можно описать так: для пары теорий А и В должна быть теория С, являющаяся предельным случаем как теории А, так и теории В. Иными словами, могут быть условия, когда верно только А, есть условия, когда верно только В, но есть условия, когда обе теории приводят к одинаковым выводам (теория С).

Принцип соответствия в биологии не позволяет надеяться на то, что такая ситуация реализуется для любых двух теорий — они вполне могут не иметь общих объектов как виды, которые давно разошлись. Однако в полном соответствии с картиной происхождения видов любые две теории должна соединять цепочка совместных теорий.

Современное состояние науки (и, в частности, той области ее, что на стыке биологии и математики) предопределяет необходимость аксиоматического анализа по крайней мере трех «ипостасей» — элементарных объектов, элементарных отношений и элементарных процессов.

Понятна и оправданная тоска по синтетическим построениям, однако несостоятельность их объясняется прежде всего односторонностью и недостаточностью предшествующего анализа.

Разберем с этих общих позиций содержание сборника.

В статье Б. М. Медникова проведен анализ границ применимости классической математической генетики. Ее основные по-

стулаты — постоянство, независимость и аддитивность действия генов — при переходе к более сложным объектам и более глубоким проблемам становятся весьма приближенными, а нередко и неверными. Несостоятелен, в частности, не только прямолинейный принцип «один ген — один признак», но и значительно более компромиссный «один ген — один фермент».

Статья В. В. Малахова посвящена сравнительной морфологии. Среди биологов (а также среди математиков) обычно считается, что морфология — истинно биологическая дисциплина, которой нет аналогов в других науках. Между тем аналогичные идеи и подходы развиты и в точном естествознании. Наиболее разработанный пример — теория внутреннего строения звезд. Знаменитая диаграмма Герцшпрунга — Риссела (соотношение масса — светимость) есть расположение популяции звезд в сравнительный морфологический ряд. Следующий шаг — попытка эволюционного истолкования этого ряда. Эксперименты над звездами невозможны пока даже в воображении, поэтому довольно быстро пришлось ставить вычислительные модельные эксперименты. Сопоставление результатов вычислений с экспериментальными данными привело к выводу, что далеко не всегда эволюция идет вдоль сравнительного морфологического ряда. Бывают ситуации, когда морфологический ряд — это шеренга параллельно развивающихся форм. Это полезный урок и для биологии тоже.

Еще одно любопытное замечание вытекает из рассмотренной аналогии. Оно касается проблемы «утраченного звена». На диаграмме «масса — светимость» имеются бросающиеся в глаза провалы. По-видимому, как раз эти пустоты имеют глубокий эволюционный (а не только морфологический) смысл и соответствуют быстрым стадиям эволюции. Имеются основания связывать их с интересными периодами колебательных стадий («цефеиды») и взрывных этапов («новые» и «сверхновые») в эволюции звезд.

В статье М. В. Миньки анализируется понятие «вида» столь важное для любых эволюционных построений в биологии. Теоретическая и практическая необходимость уже давно свели вопрос о характеристике вида к вопросу о взаимодействии популяций, его составляющих, и в статье дискутируется главным образом вопрос о содержании понятия «популяция». Автор подчеркивает недостаточность и ограниченность существующих подходов — все они, как выразился бы физик, «квазистационарны». Между тем временные характеристики имеют большое значение не только теоретически, но и сугубо практически — настолько интенсивны в наше время ландшафтные перестройки, связанные с деятельностью человека.

Несколько особняком стоит статья А. С. Северцева «Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий». Ее содержание интересно для взаимодействия математики с биологией сразу по трем причинам. Во-первых, он дает пример

полнокровной биологической проблемы и не оставляет надежд на то, что современные художочные математические модели, основанные на элементарных физико-химических или кибернетических представлениях, смогут заинтересовать биологов классического направления. Во-вторых, она демонстрирует иной подход к идее элементарности, к понятию «существенных переменных», когда пространственная «делимость», физическая «делимость» и прочие «неатомарности» отступают на второй план по сравнению с решающей функциональной неделимостью. Сразу же возникает интереснейший методический вопрос — можно ли и как (если можно) формализовать, математизировать подобные построения. Есть еще и «третий интерес», имеющий прямое отношение к «злобе дня» — интенсификация экологических процессов. Но тут лучше всего предоставить слово автору.

Особый интерес для математиков представляет «тандем» статей С. П. Маслова «Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода» и А. С. Северцева «Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза». Главная мысль этих работ состоит в том, что эволюция вынудила практически все органы и системы работать не только по их прямому назначению, но выполнять множество иных обязанностей. Ясно, что это приводит к резкому падению эффективности. Однако в компенсацию одна и та же функция может выполняться разными способами. Это весьма любопытное положение, когда «все занимаются не своим делом», имеет, по-видимому, глубокий эволюционный смысл и, весьма вероятно, связано с принципиальной нелинейностью биологических систем. С точки зрения математика ситуацию можно попытаться представить себе (разумеется, весьма упрощенно и модельно) следующим образом. При слабых внешних воздействиях (в «комфортных» условиях) гомеостаз обеспечивается специализированными органами (если угодно, это и есть определение специализированности). Затем по мере усложнения обстановки — роста внешних нагрузок — требуется все большее и большее взаимодействие — «подстраховка» и, напротив, «распараллеливание» систем, что приводит к мощной перенастройке, наблюдаемой и в конкретном акте возбуждения, и в индивидуальном развитии, и в эволюционном плане.

Все возрастающий интерес математиков к точкам бифуркации, критическим режимам, сложной кинетике должен, рано или поздно, привести математику на «литораль». Это следует понимать как в переносном смысле — на границу математики и классической (качественной) биологии — так и в буквальном смысле этого слова — к поистине безграничным проблемам и задачам, которые возникают на литорали, в связи с литоралью и по поводу литорали.

Приглашение к сотрудничеству — вот главная цель школ по математическому моделированию биологических процессов.

Проф. А. М. Молчанов

ОГРАНИЧЕНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ГОМЕОСТАЗА МУЛЬТИФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬЮ И ГЛАВНЫЕ ПУТИ ЕГО ОБХОДА

С. П. Маслов

Биологический факультет МГУ

Представление о гомеостазе как конечном функциональном результате совокупности адаптивных реакций организма, обеспечивающем его устойчивость и успешное функционирование в условиях изменчивой среды, восходящее к работам К. Бернара [Bernard, 1878], лежит в основе современных представлений о принципах организации и функциональной роли механизмов адаптации. Хотя исходные определения природы этого явления в настоящий момент представляют лишь исторический интерес, а процесс их уточнения вряд ли можно считать приближающимся к завершению [Саппо, 1932; Штерн, 1960; и др.], значение вклада К. Бернара в современную теорию биологии трудно переоценить. Последующие исследования, не изменив принципиальной основы этих представлений, намного расширили границы их применимости. Сейчас очевидна плодотворность их использования при описании и исследовании механизмов устойчивости и процессов адаптации на всех уровнях биологической организации, от субклеточных органелл до биоценоза и биосферы.

Не меньшее значение имело установление того факта, что мультифункциональность является первичным свойством живого организма. Наличие мультифункциональности подразумевалось уже в логических построениях А. Дорна [Dohrn, 1875], но строгое определение дано впервые А. Н. Северцовым, продемонстрировавшим общность ее проявления на всех уровнях организации, от клетки до организма. А. Н. Северцов установил также, что «в основе всех частных типов филогенетического изменения органов лежит мультифункциональность органа...» [Северцов А. Н., 1939, с. 346]. И в этом случае дальнейшие работы показали более широкую распространенность явления. Сейчас очевидно, что в основе его лежит мультифункциональность молекул (способность вступать в несколько реакций) и субклеточных структур (способность каждой из них осуществлять несколько функционально важных процессов).

Описанию проявлений мультифункциональности и гомеостаза на разных уровнях организации посвящена обширная литература. Многие аспекты этих явлений исследованы довольно детально. Следует, однако, отметить, что внимание авторов в первую очередь привлекает общебиологическая роль явлений мультифункциональности и гомеостаза и их фундаментальное

значение для процессов жизнедеятельности, адаптации и эволюции. По-видимому, вследствие такого подхода гомеостаз и мультифункциональность обычно рассматриваются в этих работах как явления независимые, имеющие самостоятельное значение для исследуемых процессов и объектов. И хотя допущение возможности существования связи между ними вряд ли встретит у кого-нибудь серьезные возражения, специальные работы, посвященные изучению этого вопроса, отсутствуют.

Лишь некоторые авторы специально описывают возникновение конфликтных ситуаций в мультифункциональных системах, ограничивающих возможность реализации гомеостаза в определенных условиях адаптации. При этом они в первую очередь стремятся выяснить, как возникшая конфликтная ситуация повлияет на функциональные реакции и процессы адаптации. Вопрос о том, в какой степени наблюдаемая конфликтная ситуация является выражением общего характера связи между мультифункциональностью и гомеостазом, остается в стороне, и создается впечатление, что основной причиной ограничения возможности осуществления гомеостаза является действие экстремальных факторов внешней среды [Султанов, 1976] или своеобразие морфологической организации, условий адаптации и направления эволюции [Северцов А. С., 1972]. Тем более не рассматривался вопрос об ограничениях, налагаемых мультифункциональностью на возможность осуществления гомеостаза и пути его поддержания в условиях существования, близких к оптимальным.

Это до некоторой степени удивительно, потому что с явлением ограничения пределов гомеостаза мультифункциональностью органов и систем исследователи процессов индивидуальной адаптации сталкиваются буквально на каждом шагу. Примеры такого ограничения описываются регулярно, хотя при этом, по-видимому, обычно не достаточно ясно осознается, что ведущей причиной возникновения конфликтной ситуации является именно мультифункциональность. Многочисленность уже описанных наблюдений такого рода, значительная часть которых к тому же широко известна, исключает возможность сколько-нибудь подробного их перечисления в одной статье. Для целей дальнейшего изложения достаточно несколько общеизвестных примеров, наглядно показывающих сущность и природу возникающего ограничения на разных уровнях функциональной и адаптивной деятельности организма.

Так, в дыхательной цепи митохондрий невозможно одновременное осуществление прямого и обратного переноса электронов в пределах одного электронпереносящего комплекса. Так как прямой перенос электронов обеспечивает синтез аденозинтрифосфорной кислоты в процессе дыхания, а обратный — мобилизацию протонов для процессов восстановительного синтеза. Возможность одновременного участия одного и того же электронпереносящего комплекса в энергетических и пластических

реакциях клетки оказывается существенно ограниченной так же, как в процессах фотосинтеза невозможно одновременное осуществление «темновой» и «световой» стадий.

В хромосомах невозможны одновременная редубликация нитей ДНК и синтез информационной РНК на них. По-видимому, это ограничение является одной из причин заметного сужения адаптивных и функциональных возможностей клеток в момент деления.

Повышенный уровень потребления кислорода гомойотермными животными при быстром понижении температуры не может поддерживаться неограниченно долго, если степень сопряжения тканевого дыхания с фосфорилированием остается высокой. Накапливающейся при этом избыток аденозинтрифосфорной кислоты, не успевающей разлагаться, тормозит дыхание, что ведет к гипотермии и гибели животного. Терморегуляторное разобщение окисления с фосфорилированием повышает устойчивость и эффективность процессов терморегуляции, но одновременно приводит к снижению коэффициента полезного действия других функциональных процессов, в том числе мышечного сокращения [Скулачев, Маслов, 1960; Иванов, 1965].

На уровне органов примером такого ограничения может служить невозможность одновременного участия мышц гомойотермных животных в процессах локомоции и терморегуляторной дрожи.

У амфибий участие подъязычного аппарата в процессах принудительного вдоха и питания приводит к невозможности одновременного осуществления этих двух процессов. Острота ограничения в данном случае настолько велика, что в разных эволюционных ветвях амфибий либо редуцируются легкие, либо утрачивается прикрепление языка к подъязычному аппарату и опорное прикрепление языка переносится на нижнюю челюсть [Северцов, 1972].

На уровне целого организма в качестве примера такого ограничения можно отметить невозможность одновременного обеспечения максимальной скорости процессов роста и дифференцировки в процессе индивидуального развития.

Уже такого краткого перечня примеров достаточно для того, чтобы выделить некоторые черты обсуждаемого явления, существенные для дальнейшего изложения. Очевидно, что ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью исполнителных структур (или процессов) обнаруживается на всех уровнях индивидуальной организации. При этом не удастся обнаружить сколько-нибудь заметного эффекта ограничения возможностей гомеостаза, пока мультифункциональные исполнительные структуры или процессы осуществляют только одну из присущих им функций. Положение коренным образом меняется, как только возникает необходимость одновременного участия мультифункциональной структуры или процесса в осуществлении двух или более присущих им функций. В таких условиях

достаточно высокая степень гомеостаза в лучшем случае может быть обеспечена лишь в отношении одной из одновременно осуществляемых функций. Условия же осуществления всех остальных, а иногда и вообще всех одновременно реализуемых функций оказываются далекими от оптимальных, и эффективность их резко снижается. Во многих случаях реализация одной из функций, присущих данному органу или процессу, полностью исключает возможность одновременного осуществления остальных его функций.

Причины такой несовместимости достаточно очевидны: каждая из функций предъявляет к морфологическому или кинетическому субстрату, на котором они осуществляются, настолько качественно различные требования, что одновременная их реализация в пределах одной исполнительской структуры или процесса оказывается просто невозможной. Так, одновременное участие мышц в процессах локомоции и терморегуляторной дрожи невозможно хотя бы уже потому, что в первом процессе мышечные волокна должны сокращаться синхронно, а во втором — асинхронно. Не считая других механизмов, уже частичной резорбции структур клеток и тканей, предшествующей их перестройке в процессе дифференциации, достаточно, чтобы резко понизить эффективность всех осуществляемых ими функций, в том числе и процессов роста. Принципиальное сходство природы возникновения конфликтных ситуаций при осуществлении функций и механизма ограничения диапазона гомеостаза мультифункциональностью в остальных приведенных выше примерах, вероятно, очевидно из их описания и, наверное, не нуждается в дополнительных пояснениях.

Обсуждаемое ограничение вследствие его жесткости и распространенности, казалось бы, должно весьма существенно ограничивать уровень гомеостаза, который может быть достигнут. Однако даже элементарного знакомства с данными любой из отраслей биологии, описывающей явления эволюции и адаптации, достаточно, чтобы убедиться, что даже у относительно примитивных организмов возможности гомеостаза и диапазон условий, в котором он эффективно осуществляется, намного больше, чем этого можно было бы ожидать, если бы ограничение гомеостаза мультифункциональностью реализовалось в полной мере. В процессе прогрессивной приспособительной эволюции уровень гомеостаза организмов возрастает, в то время как степень мультифункциональности исполнительных структур и процессов если и изменяется, то гораздо менее заметно.

Такое увеличение уровня гомеостаза могло осуществиться лишь при условии формирования в процессе эволюции достаточно эффективных путей и механизмов исключения, обхода ограничения возможностей его реализации морфологической или кинетической мультифункциональностью. Набор возможных путей такого обхода невелик и легко обнаруживается при рассмотрении природы самого ограничения.

Если в пределах одной мультифункциональной исполнительской системы невозможно одновременное осуществление с достаточной эффективностью двух (или более) функций, то положение может быть исправлено путем их разграничения, разделения в пространстве или во времени, морфологически или кинетически.

В процессе адаптивной эволюции реализуются оба пути обхода ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью. Примеры их реализаций на разных уровнях организации биологических систем описывались неоднократно, хотя авторы этих описаний, по-видимому, никогда не формулировали в достаточно ясной форме обусловленность наблюдаемых явлений необходимостью исключения ограничения гомеостаза мультифункциональностью исполнительских структур и процессов.

Разграничение функций во времени, т. е. организация определенной последовательности их осуществления в пределах одной исполнительской системы или процесса, позволяет поочередно создавать условия, необходимые для надежного осуществления каждой из них, не требуя перестройки исходной морфологии эффектора. Нужна лишь взаимная координация функций, обеспечивающая сохранение определенного порядка их включения. Поэтому разграничение функций во времени является более простым, чаще наблюдаемым и, по-видимому, чаще реализуемым способом обхода ограничения гомеостаза мультифункциональностью.

Общеизвестными примерами реализации этого способа обхода ограничения диапазона гомеостаза является все многообразие биологических циклов (начиная с цикла деления клетки) и ритмов, являющихся одной из основ механизма функционирования биологических систем на всех уровнях. Сформировавшаяся в процессе эволюции, генетически закрепленная постоянная последовательность включения функциональных реакций, лежащая в их основе, позволяет создавать условия, обеспечивающие высокую эффективность каждой из этих реакций.

Очевидно, что этот способ повышения эффективности гомеостаза может нормально осуществляться лишь в определенном диапазоне условий, не приводящих к необходимости одновременного включения двух и более функций в пределах одной мультифункциональной исполнительской системы. Как только это условие перестает выполняться, нормальное протекание функциональных циклов или ритмов становится невозможным, их адаптивная ценность катастрофически снижается. Возможность изменения в процессе индивидуальной адаптации последовательности функциональных процессов, составляющих основу такого исторически сложившегося цикла или ритма, например митоза или мейоза, по-видимому, полностью исключена. Имеет место лишь некоторое ускорение или замедление протекания каждого из функциональных процессов, его составляющих (фаз

цикла или ритма), обеспечивающее в определенных пределах изменение общей скорости протекания цикла или ритма и приведение ее в соответствие со скоростью изменения внешних условий.

Пространственное разграничение функций в пределах одной функциональной системы, органа или процесса осуществляется путем морфологической дифференциации и специализации возникших частей, путем снижения степени мультифункциональности исполнительских систем, органов и процессов. Конечным результатом этого пути адаптивной эволюции является возникновение олигофункциональных (в идеале монофункциональных) исполнительских систем, органов и процессов, эффективность работы которых практически не ограничивается другими функциями объекта. Основные закономерности и способы дифференциации и специализации в процессе эволюции, так же как и значение их для процессов адаптации и повышения эффективности гомеостаза, на ряде объектов выяснены достаточно подробно [Северцов А. Н., 1939; Северцов А. С., наст. сб.].

Возможность использования этого пути повышения эффективности гомеостаза в процессах индивидуальной адаптации невелика и ограничена диапазоном возможных морфологических перестроек в процессе индивидуального развития. Кроме того, процесс дифференциации ведет к увеличению числа дискретных функциональных систем организма, количество которых не может увеличиваться бесконечно. Специализация же всегда сопровождается редукцией той или иной части второстепенных функций системы или процесса, не являющихся жизненно важными в условиях среды, приведших к процессу специализации. Такая утрата значительно ограничивает возможности адаптации при изменении условий существования, обрекая специализированные виды на жесткую привязанность к тем экологическим нишам, в которых они формировались. Исчезновение или значительная перестройка структуры экологической ниши, которую занимает специализированный вид, обычно ведет к его вымиранию.

Таким образом, диапазон возможностей исключения конфликтных ситуаций при осуществлении функциональных процессов и обхода ограничения, накладываемого на эффективность гомеостаза мультифункциональностью исполнительских систем, в пределах одной такой системы четко лимитирован. Прежде всего для достижения высокой эффективности такого обхода при осуществлении его в пределах одной мультифункциональной системы как по пути разграничения функций в пространстве, так и по пути разграничения их во времени необходимы значительные перестройки организации системы, возможные лишь в процессе эволюции.

Естественно, что в этом случае может быть достигнута адаптация лишь к некоторому среднему уровню или диапазону условий, остающемуся более или менее постоянным на всем от-

резке времени, в течение которого осуществляется эволюция. Адаптация к кратковременному изменению условий даже в том случае, если это изменение экстремально по своей величине, в пределах одной мультифункциональной системы возможна лишь в крайне узких пределах. Возможность такого разграничения в процессе онтогенеза очень невелика, так как необходимая величина перестроек функциональной системы не может быть обеспечена.

Иными словами, разграничение функций в пределах одной мультифункциональной системы любым из двух возможных способов может обеспечить лишь тот аспект процесса адаптации, который был описан нами ранее как процесс смены уровня адаптивной организации в соответствии со средним диапазоном (уровнем) внешних по отношению к системе условий [Корниенко, Маслов, Шилов, 1965]. Возможности осуществления адаптивных реакций на кратковременные изменения условий в границах такого диапазона, обеспечивающих второй аспект адаптации, в пределах одной мультифункциональной системы очень невелики.

Очевидно, что количество возможных путей исключения конфликтных ситуаций при осуществлении функций и обхода ограничения мультифункциональностью диапазона гомеостаза сразу namного увеличивается, если определенный функциональный результат может быть достигнут несколькими параллельными способами, не зависящими друг от друга. В том случае, когда такие параллельные пути примерно равноценны по своей эффективности, необходимый функциональный результат может быть достигнут в полной мере, если хотя бы одна из мультифункциональных структур (или процессов), способных его осуществить, в это время свободна, т. е. не занята осуществлением какой-то другой из собственных ей функций. С увеличением числа параллельных путей осуществления определенного функционального результата будет расти вероятность того, что в каждый из моментов времени, при любых изменениях условий внешней по отношению к системе среды, хотя бы один из этих путей окажется свободным.

Значение параллельных путей достижения определенного функционального результата не сводится к количественному эффекту увеличения возможностей обхода ограничения диапазона гомеостаза мультифункциональностью. Благодаря тому, что различные мультифункциональные процессы и структуры обычно работают не одновременно, разграничение функций в такой системе оказывается возможным осуществить путем реализации их одной из свободных в это время структур или процессов, а не путем морфологической или кинетической их перестройки. Поэтому в системе, обладающей параллельными путями достижения функциональных результатов, адаптивные перестройки, обеспечивающие разграничение функций в пространстве и времени, могут осуществляться в процессе онтогенеза.

Достижаемое таким образом значительное увеличение скорости и расширение диапазона адаптивных перестроек, обеспечивающих разграничение функциональных процессов, открывает возможность осуществления таких перестроек в ответ на кратковременные изменения условий внешней по отношению к системе среды, если она приводит к необходимости одновременного осуществления тех функций, которые ранее могли осуществляться разновременно. Оказывается возможным осуществить вторую группу реакций адаптации, — реакций на кратковременное изменение условий в границах определенного их диапазона. Включение этой группы реакций сразу namного расширяет диапазон гомеостаза и повышает эффективность его осуществления в системе, построенной из мультифункциональных элементов.

Существование параллельных механизмов, обеспечивающих достижение определенных функциональных результатов, обнаружено биологами достаточно давно и неоднократно описывалось на всех уровнях организации биологических систем. Демонстрация общеприродного значения этого факта была одним из основных мотивов известной монографии Дж. Баркрофта [1937]. В дальнейшем число подобных описаний namного увеличилось.

Параллельные пути достижения определенных функциональных результатов могут основываться как на дублировании гомологичных структур и процессов, так и на использовании процессов и структур, приводящих к необходимому функциональному результату принципиально различными способами. Примерами первого варианта дублирования могут служить парные органы (почки, легкие и т. д.), множественность мышечных волокон в мышце, митохондрий, микросом и ряда других оргanelл в клетке и т. д. Второй вариант дублирования механизмов достижения определенного функционального результата может быть иллюстрирован механизмами физической терморегуляции (выведения и удержания тепла в организме) гомойотермных животных, включающими пило- и птеромоторную реакции, изменение просвета поверхностных кровеносных сосудов, потоотделение и т. д. В этом случае механизмы объединяет лишь одинаковость достигаемого функционального результата, в то время как их морфологическая и кинетическая организация принципиально различны.

Следует, однако, отметить, что при описании механизмов параллельного достижения определенных функциональных результатов ранее никогда не рассматривалось их значение для поддержания гомеостаза в системе, построенной из мультифункциональных элементов. Причину возникновения таких параллельных механизмов и их адаптивное значение обычно связывают с проблемой надежности, с необходимостью обеспечить функционирование системы в условиях случайного отказа, поломки одного или нескольких элементов [Асратян, Симонов, 1963; Маркосян, 1969; и др.].

Обеспечение надежности работы функциональных систем, несомненно, является одним из важнейших аспектов биологической адаптации. Но легко убедиться, что степень «запараллеливания» большинства функциональных результатов намного больше той, которая необходима, чтобы обеспечить надежное функционирование системы при случайном отказе части элементов. Уже Дж. Баркрофт [1937], указывая на естественность такого объяснения, сомневался в его достаточности. Аналогичные сомнения в скрытой форме приводят к представлениям об «избыточном» обеспечении функций, существовании «избыточных», «нефункционирующих» клеток в мозге [Wallace, 1869; Будыко, 1977; и др.] и других органах, необходимости поисков способов реализации «неиспользованных» возможностей организма и т. д.

Авторы подобных представлений, очевидно, забывают о том, что мультифункциональная структура или процесс, не участвующий в осуществлении исследуемой функции, может в это время выполнять другую, свойственную ему функцию, не регистрируемую в процессе исследования. Кроме того, само допущение факта существования «нефункционирующих» структур или процессов требует специального объяснения и обоснования. Известно, что выключение функции приводит к быстрой деградации соответствующей функциональной системы не только в процессе эволюции, но и в онтогенезе (быстрое снижение работоспособности и деспециализация мышц при ограничении физической нагрузки и т. д.).

В то же время очевидно, что число независимых параллельных путей достижения каждого функционального результата, необходимое для надежного исключения конфликтных ситуаций при осуществлении функциональных процессов и обхода ограничения, накладываемого на эффективность гомеостаза мультифункциональностью исполнительных систем, должно быть достаточно велико. В простейшем предельном случае число таких параллельных путей, способных полностью обеспечить осуществление определенного функционального результата, должно быть не меньше числа функций, свойственных каждой из исполнительных систем.

В зависимости от диапазона возможных изменений внешней по отношению к гомеостатизируемой системе среды, определяющего вероятность необходимости одновременного осуществления большого или меньшего числа функций, и степени иерархичности организации исполнительных единиц системы число параллельных путей достижения каждого функционального результата, необходимых для надежного осуществления гомеостаза, может оказаться меньше, чем в этом предельном случае. Но в любом случае число параллельных путей достижения функциональных результатов, необходимых для надежного осуществления гомеостаза, будет определяться степенью мультифункциональности исполнительных систем и процессов и будет пропорционально степени их мультифункциональности.

Степень мультифункциональности большинства исполнительных систем оказывается достаточно большой даже в том случае, когда мы учитываем лишь известные нам функции [Северцов А. Н., 1939]. Действительное число функций, присущих каждой исполнительной структуре или процессу, несомненно, больше известного нам числа, так как часть из них нам неизвестна. Естественно, что число параллельных путей независимого достижения каждого функционального результата в системе, построенной из таких мультифункциональных единиц, тоже должно быть достаточно велико. Поэтому кажется очевидным, что главной причиной, приведшей к такому большому числу параллельных путей достижения основных функциональных результатов, которое обнаруживается у всех живых организмов, была необходимость осуществления гомеостаза в системе, построенной из мультифункциональных единиц.

Приведенные выше соображения, по-видимому, дают достаточные основания для следующего утверждения.

Гомеостаз системы, построенной из мультифункциональных элементов, может быть обеспечен в сколько-нибудь широком диапазоне изменений условий внешней по отношению к этой системе среды лишь в том случае, если каждый функциональный результат, необходимый для обеспечения гомеостаза, может быть получен несколькими параллельными путями при использовании подсистем или процессов, способных осуществить достижение этого результата независимо друг от друга. Число параллельных независимых элементов или процессов, каждый из которых способен осуществить в полной мере определенный функциональный эффект, необходимый для достижения гомеостаза такой системы, пропорционально степени мультифункциональности этих элементов или процессов и диапазону условий среды, в котором осуществляется гомеостаз.

В согласии с установившейся традицией названий основных путей (типов) морфофункциональной эволюции и адаптации это явление может быть названо принципом множественного обеспечения функций (*Subsidia functionarum multima*).

Большая часть использованных в предшествующем изложении примеров взята из наиболее изученного в этом отношении и более общеизвестного направления такого рода исследований — мультифункциональности структур и процессов и формирования гомеостаза организма. Однако все высказанные выше соображения сохраняют свое значение в гораздо более широкой области — во всем диапазоне явлений, по отношению к которым представления о гомеостазе, мультифункциональности исполнительных структур и процессов и адаптации к условиям внешней по отношению к системе среды сохраняют свой смысл.

Как уже указывалось выше, ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью проявляется на всех уровнях биологической организации. Поэтому множественное обеспечение функций необходимо для эффективного сохранения го-

меостаза соответствующих систем на всех уровнях биологической организации, от субклеточного до биосферы включительно. Так, интенсивно развиваемые представления о значении видового разнообразия для устойчивости биоценозов [MacArthur, 1955; May, 1974] наглядно демонстрируют один из аспектов необходимости множественного обеспечения функции для поддержания гомеостаза системы на этом уровне биологической организации.

Очевидно также, что принцип множественного обеспечения функций сохраняет свое значение и за пределами биологии (в кибернетике и т. д.) — во всех случаях, когда необходимо обеспечить гомеостаз системы, построенный из мультифункциональных элементов.

Почти тривиальным следствием принципа множественного обеспечения функций выступает явление множественности путей достижения функционального результата. В пределах каждой системы множественного обеспечения функции возможное число морфологических и кинетических вариантов путей (способов), обеспечивающих достижение определенного функционального результата, равно числу сочетаний из набора механизмов (и) функциональных структур, могущих участвовать в достижении этого результата. Я полагаю, что явление множественности путей достижения функционального результата является основой того многообразия морфологических и кинетических форм, которое создает биологическую индивидуальность. В частности, очевидно, что материальной основой давно известной неоднозначности путей эмбрионального развития [Белоусов, 1979] является множественность путей достижения функционального результата.

Естественно, что все многообразие морфологических и кинетических форм, могущих возникнуть в пределах одной системы множественного обеспечения функций, направлено на достижение одного и того же функционального результата. Адаптивное значение каждой из возникающих таким образом форм состоит не в каком-то самостоятельном значении или своеобразии осуществляемого ею функционального результата, а в том, что в зависимости от условий его осуществления один и тот же функциональный результат каждый раз достигается наиболее эффективным способом, с минимальными ограничениями со стороны других функций.

Непонимание природы этого явления приводит в недоумение исследователей, полагающих, что функциональная обусловленность формы подразумевает необходимость каждой из форм приписать самостоятельную функцию [Мейен, Соколов, Шрейдер, 1977]. Из предшествующего изложения ясно, что такое однозначное соответствие не может осуществляться в системах, способных к множественной реализации функциональных результатов, т. е. во всех системах, которые можно считать биологическими. Отсутствие такого однозначного соответствия не означает, однако, существования каких-то особых закономерностей реализации

формы, не зависящих от функции. Реализация функции в системе, построенной из мультифункциональных элементов, с необходимостью требует возникновения таких параллельных форм, не различающихся по функции, если внешняя среда изменчива.

Литература

- Асратян Э. А., Симонов П. В. Надежность мозга. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 136 с.
- Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.: Л.: Биомедгиз, 1937. 319 с.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 326 с.
- Иванов К. П. Мышечная система и химическая терморегуляция. М.; Л.: Наука, 1965. 127 с.
- Корниенко И. А., Маслов С. П., Шилов И. А. О некоторых общих принципах адаптации биологических систем. — Журн. общ. биол., 1965, т. 26, № 1, с. 121—126.
- Маркосян А. А. Развитие человека и надежность биологической системы. — В кн.: Основы морфологии и физиологии организма детей и подростков/Под ред. А. Ю. Маркосяна. М.: Медицина, 1969, с. 5—13.
- Мейен С. В., Соколов Б. С., Шрейдер Ю. А. Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева. — Вестн. АН СССР, 1977, № 10, с. 112—124.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А. С. Механизм движений подъязычного аппарата и возможные причины редукции легких у хвостатых амфибий. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 1, с. 89—104.
- Северцов А. С. Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза (наст. сб.).
- Скулачев В. П., Маслов С. П. Роль нефосфорилирующего окисления в терморегуляции. — Биохимия, 1960, т. 25, вып. 6, с. 1055—1064.
- Султанов Ф. Ф. Высокая внешняя температура и животный организм. — Изв. АН ТССР. Сер. биол., 1976, № 4, с. 12—20.
- Штерн Л. С. Непосредственная питательная среда органов и тканей. — В кн.: Штерн Л. С. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 551 с.
- Bernard Cl. Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. Paris, Baillière. v. 1, 1878, p. 404, v. 11, 1879, p. 564.
- Cannon W. B. The wisdom of the body. London: Kegan Paul Trench, Trubner & Co, Ltd., 1932, p. 312.
- Dohrn A. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Functionswechsels. Leipzig, Engelmann, 1875, S. 88.
- MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. — Ecol., 1955, vol. 36, p. 533—536.
- May R. M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton; New Jersey; Princeton Univers. Press, 1974, p. 265.
- Sewertzoff A. N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, Fischer, 1931, S. 371.
- Wallace A. R. Geological climates and origin of species. — Quart. Rev., 1869.

ПОПУЛЯЦИИ И ВИДЫ В ТЕОРИИ И В ПРИРОДЕ

М. В. Мина

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

Введение

Процесс исследования в биологии, как, вероятно, и в любой другой области естествознания, складывается из нескольких этапов. В схеме это можно представить так: на первом этапе описывают реально существующие конкретные объекты и ситуации, на втором — оперируют описаниями этих объектов и ситуаций, используют те или иные способы логических (и математических) построений и получают некий результат, своего рода прогноз, который проверяют в сопоставлении с реальными ситуациями в природе или в эксперименте. Весьма условно первый этап исследования можно назвать эмпирическим, второй (вплоть до проверки результата) — теоретическим. Тот факт, что биологию часто характеризуют как науку чисто эмпирическую, противопоставляя ее, например, физике, которую принимают за образец гармонического сочетания эмпирических и теоретических подходов и методов, объясняется кажущейся малозначимостью второго этапа биологических исследований, его краткостью по сравнению с первым, эмпирическим этапом. Утверждают, что развитие «теоретической» биологии должно идти главным образом за счет совершенствования методов, используемых на втором (по нашей схеме) этапе исследования, и именно в этом плане придают особое значение методам математического моделирования.

Слабости биологических теорий определяются прежде всего спецификой объектов, их чрезвычайным разнообразием. Это обстоятельство не позволяет составить четкие содержательные описания достаточно больших множеств реальных объектов и ситуаций и заставляет биологов довольствоваться обобщениями, относящимися к частным случаям и не дающими оснований для существенного теоретического продвижения. Таким образом, на первый план выступает проблема описаний, которые в биологии чаще всего исполняют роль определений. Какие бы методы логических построений мы ни использовали, сколь бы ни усложняли математический аппарат, мы не сможем этим компенсировать недостаточность исходных описаний, несовершенство определений.

С этой точки зрения проанализируем положение, сложившееся в области исследований микроэволюции, главным образом процессов видообразования. К числу основных понятий в этой

области относятся «популяция» и «вид». Попытаемся установить, в какой мере определения этих понятий, используемые при теоретических построениях, характеризуют реальные объекты, каковы границы классов объектов, соответствующих каждому понятию, к каким следствиям могут приводить изменения определений этих понятий и какие изменения определений представляются в настоящее время целесообразными.

Определения понятий «вид» и «популяция». Иерархия популяций

На первый взгляд определение вида, даваемое эволюционистами, вполне четко и однозначно. Например, по Э. Майру [1974], вид есть «репродуктивно изолированная совокупность скрещивающихся популяций» (с. 414). Предлагались разного рода уточнения этого определения. Отмечалось, в частности, что суть внутри- и межвидовых отношений состоит не в том, скрещиваются популяции или не скрещиваются, а в том, существует ли между ними обмен генами [Bigelow, 1965]. Это уточнение, как мы увидим далее, весьма существенно. Сейчас для нас важно, что вид предстает как множество субъединиц — популяций, и обсуждать определение вида бессмысленно, пока не определено понятие «популяция».

Термин «популяция» — один из самых многозначных используемых биологами. Йонкерс [Jonckers, 1973] проанализировал 12 разных определений понятия «популяция» и счел возможным рассматривать их как варианты одного общего определения. «Популяция есть множество организмов, между которыми существует некоторое позитивное отношение» [Jonckers, 1973, с. 97]. Различия в определениях возникают главным образом из-за того, что разные авторы, говоря о популяциях, имеют в виду разные отношения особей, придавая особое значение или родственной близости, или пространственной близости, или сходству по тем или иным признакам, или вероятности генетического контакта и т. д.

В области исследований микроэволюции, когда речь идет об определении популяции, возникают затруднения иного рода. В принципе характер интересующих нас отношений между членами популяции в данном случае очевиден. Эти отношения определяются наличием (или возможностью) обмена генами в чреде поколений. Разногласия возникают в связи с тем, что одни авторы считают существование этого отношения необходимым и достаточным условием объединения особей в популяцию, другие же рассматривают это условие как необходимое, но недостаточное.

По мере того как дарвиновская теория эволюции обретала генетические основания, формировалось представление о популяциях как о «единицах эволюции», т. е. как о совокупностях особей, выступающих в процессе эволюции как нечто целое. Наи-

более полно это представление было сформулировано Ф. Г. Добжанским [Dobzhansky, 1950, 1955, 1970]. Единицей эволюции Добжанский считал «менделевскую популяцию», которую определял как «воспроизводящуюся совокупность раздельнополых и перекрестно оплодотворяющихся особей, которые вносят свой вклад в общий генофонд» [1950, с. 405]; в более поздней формулировке: «Менделевская популяция — это то сообщество особей вида, размножающегося половым путем, внутри которого происходит спаривание» [1970, с. 310]. Единицей эволюции менделевская популяция называлась постольку, поскольку эволюционные процессы, происходящие в любой ее части, способны влиять на судьбу целого [Dobzhansky, 1955].

Менделевской популяцией, наибольшей по объему, Добжанский считал вид, поскольку «надвидовые группировки, такие, как подроды, роды и т. д., не имеют общих генофондов и, следовательно, не обладают биологической реальностью менделевских популяций» [1950, с. 405]. Виды, по Добжанскому, распадается на комплексы менделевских популяций (подвиды, расы, локальные популяции); на низшем уровне популяционной иерархии он помещал «панмиктические единицы» [Dobzhansky, 1950, 1970].

В дальнейшем сама идея иерархии популяций большинством авторов принималась, но, как правило, все усилия направлялись на то, чтобы отыскать в этой иерархии один «основной» уровень, причем утверждалось, что в качестве «единиц эволюции» выступают только группировки этого уровня и что только эти группировки заслуживают наименования популяций.

Так, Э. Майр [1968] констатировал, что «на стыке современной систематики и популяционной генетики содержание термина «популяция» сужают, применяя его к локальной популяции, т. е. к совокупности способных к скрещиванию особей, населяющих определенную местность» (с. 120). При этом он указывает, что локальная популяция в идеале является панмиктической единицей, хотя реальная локальная популяция всегда в большей или меньшей степени отличается от этого идеала.

С. С. Шварц [1967] полагал, что нет смысла употреблять термин «локальная популяция», ибо всякая популяция локальна (приурочена к какому-то локусу территории). Признавая «элементарной единицей эволюционного процесса» популяцию, он считал, что группировка совместно обитающих животных может быть названа популяцией только если она обладает комплексом свойств, обеспечивающих ее самостоятельное существование и развитие в течение длительного (теоретически неограниченного) времени, и что популяции надо четко отличать от временных группировок — микропопуляций. Сходным образом Г. Х. Шапошников [1974] различает «перманентные популяции» — группировки, способные к неограниченно длительному самовоспроизведению, к приспособлению и эволюции, и «темпоральные популяции», которые не способны к длительному воспроизведению и вследствие этого — к самостоятельной эволюции.

С. С. Шварц не отрицал, что «соседние популяции нередко могут быть естественным образом объединены в структурные единицы более высокого ранга», но утверждал, что «популяции и „популяции“ более высокого ранга... это разные понятия: „географические популяции“ выделяются на основе сходства, популяции — на основе функционального единства» [Шварц, 1967, с. 1460].

Наконец, в книге Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова и Н. В. Глотова [1973] находим следующее определение: «Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных факторов изоляции» (с. 41). Авторы этого определения также подчеркивают разницу между длительно существующими группами особей — «настоящими» популяциями и кратковременно (в течение одного-двух поколений) существующими группировками, которые популяциями не являются. Тем не менее примечательно, что класс объектов, соответствующих понятию «популяция» в этом определении, включает совокупности, различающиеся по всем оцениваемым параметрам. По существу, мы снова приближаемся к понятию «менделевская популяция», как ее определял Ф. Г. Добжанский, и к представлению об иерархии популяций. В связи с этим надо сказать несколько слов о самом термине «иерархия» в биологическом контексте.

Наиболее часто употребляются выражения «линнеевская иерархия» или «иерархия таксономических категорий». Это означает, что таксономические единицы (таксоны) высших уровней (категорий) подразделяются на субъединицы — таксоны более низкого уровня, те в свою очередь — на субъединицы следующего уровня и т. д. Так, класс разделяется на отряды, отряды — на семейства, семейства — на роды, роды — на виды. Самая низкая категория, признаваемая действующим «Международным кодексом зоологической номенклатуры», — категория подвида, и соответственно низший таксон — подвид, т. е. «совокупность фенотипически сходных популяций некоторого вида, населяющих часть ареала этого вида и таксономически отличных от других популяций того же вида» [Майр, 1971, с. 57]. Уже само по себе это определение характеризует подвид как сложную единицу, состоящую из субъединиц — популяций. Число уровней в таксономической иерархии четко не определено. Систематики разных групп животных и растений используют разные «наборы категорий». Например, кроме упоминавшихся выше категорий (класс, отряд, семейство, род, вид) используют такие, как надкласс, подкласс, надотряд, подотряд, надсемейство, подсемейство, триба и т. д.

Итак, термин «иерархия» в биологических контекстах чаще всего означает наличие множественной раздельности, структурированности изучаемых совокупностей объектов. Как производится разделение и какие подмножества выделяются в качестве структурных компонентов — вопросы, которые решаются в разных случаях по-разному. Переходя от таксономической иерархии к иерархии внутривидовых подразделений, можно предложить разделять виды на подвиды, а подвиды — на «племена» (*natio*), как делали, скажем, ихтиологи, полагая, что, «чем подвид является в отношении вида, тем племя является в отношении подвида, другими словами, племя есть как бы подвид второго порядка» [Берг, 1948, с. 13]. Много раз отмечалась иерархичность пространственной структуры популяций [Беклемишев, 1960; Наумов, 1967; Поддубный, 1971; и др.]. Н. П. Наумов [1967] писал: «Иерархичность выражается в соподчинении группировок, объединяющихся в популяции все более высокого ранга — от потомства одной самки («выводка» или кладки), стаи (стада), колонии до элементарных (биотопических), экологических (местных) и, наконец, географических (независимых) популяций» (с. 1475). Как можно видеть, на каждом уровне иерархии пространственных группировок выделяемые совокупности (популяции), по мнению автора, имеют специфические свойства: на одном уровне они характеризуются экологической спецификой, на другом — независимостью. Однако С. С. Шварц [1967] отмечал, что «любая популяция — экологическая, так как соответствует определенным экологическим условиям» (с. 1466), что же касается независимости, то это свойство не поддается альтернативной оценке («зависимая» или «независимая»), возможны разные степени зависимости, на что указывают в своем определении Н. В. Тимофеев-Ресовский и его соавторы [1973]. То же самое можно сказать и о любом другом свойстве (отношении), используемом при построении иерархии популяций. Очевидно, отношения одних единиц могут характеризоваться только по сравнению с отношениями других единиц того же или иного ранга. Так, Н. В. Тимофеев-Ресовский и другие [1973], подчеркивая, что «именно панмиксия определяет в первую очередь единство популяции как эволюционной единицы», считают, что «степень панмиксии в пределах популяции должна быть выше, чем между соседними популяциями» (с. 41). Возникает, однако, вопрос: можно ли, руководствуясь этим принципом, описать популяции, существующие в природе?

Панмиксис в природных популяциях

В строгом смысле слова панмиксис — это «система спаривания (панмиксия), характеризующаяся случайным выбором брачных партнеров в противоположность неслучайному спариванию» [Rieger et al., 1976, с. 407]. Считая, как отмечалось выше, локаль-

ную популяцию в идеале панмиктической единицей, Э. Майр определял ее как «группу особей, организованную таким образом, что любые две из них имеют равную вероятность скреститься друг с другом и оставить потомство, при условии, конечно, что эти особи половозрелые, противоположны по полу и равнозначны в отношении полового отбора» [Майр, 1968, с. 120].

Примечательно, что речь идет о равенстве вероятностей, но не о величине, поэтому понятие «панмиксия» приобретает смысл лишь в применении к группировке, заведомо способной к самовоспроизведению, т. е. к тем случаям, когда вероятность спаривания достаточно велика. Ни одна существующая в природе самовоспроизводящаяся группировка организмов не является строго панмиктической, что отмечал и Э. Майр, и многие другие авторы. Если мы мысленно проследим жизнь какой-то особи от рождения до момента спаривания, то поймем, что состав «множества равновероятных брачных партнеров» будет меняться, объем его будет уменьшаться, тогда как сама вероятность спаривания увеличится. Если оценивать по степени приближения к состоянию панмиксии какую-то реально существующую локальную группировку животных, то из самых общих соображений ясно, что вероятности спаривания во всех возможных сочетаниях не могут быть одинаковыми. Представим себе группировку половозрелых особей, каждая из которых за время жизни размножается несколько раз. Рассмотрим эту группировку в тот момент, когда все особи готовы принять участие в очередном акте воспроизводства. Пусть даже вероятность спаривания во всех сочетаниях в этом очередном акте воспроизводства одинакова, совершенно очевидно, что на большем временном интервале, включающем несколько актов воспроизводства, молодые особи, в данный момент только что вступающие в размножение, с большей вероятностью спарятся друг с другом, чем со старыми особями, для которых очередной акт воспроизводства — последний в жизни.

Можно назвать ряд иных причин нарушения панмиксии в самовоспроизводящихся совокупностях особей. Одна из них — существование у многих видов иерархических взаимоотношений, когда доминирующие особи пользуются разного рода преимуществами, в том числе чаще участвуют в спаривании, чем подчиненные особи. Впечатляющие иллюстрации этого положения можно найти в книге И. А. Шилова [1977]. Так, например, «у полынного тетерева (*Cenigocerus urophasianus*) в 77% случаев спаривание самок происходит с самцами-доминантами, численность которых составляет около 1% от общего числа самцов в популяции» [Шилов, 1977, с. 199].

Наблюдаемые в природе и постулируемые на основании косвенных данных отклонения от состояния панмиксии в природе столь часты и столь значительны, что возникает сомнение в целесообразности использования самого термина «панмиксия» в приложении к реальным самовоспроизводящимся группировкам жи-

вотных. «Панмиктическая совокупность» не более реальна, чем «идеальный газ». Это удобная и полезная абстракция, используемая в популяционно-генетических моделях. Реальная популяция не является панмиктической группировкой, но она может вести себя в определенных обстоятельствах, на определенном временном интервале как панмиктическая группировка, или, по крайней мере по мнению исследователя, при решении конкретной задачи ее отличие от такой группировки можно не принимать во внимание. Одну и ту же реальную группировку (популяцию) при решении одной задачи мы можем без заметного ущерба для результата рассматривать как панмиктическую, а при решении другой задачи обязаны учесть неслучайность скрещивания особей этой группировки. В связи с этим представляется в принципе неправомерным противопоставление «панмиктических группировок» группировкам «непанмиктическим», как это иногда делают [Алтухов, 1974].

Н. В. Тимофеев-Ресовский и другие [1973] выходят в этом случае из положения, используя в определении популяции выражение «та или иная степень панмиксии». В таком словосочетании, однако, понятие «панмиксия» настолько теряет свой основной смысл, что его лучше вообще не употреблять и говорить о популяции как о совокупности особей, внутри которой происходит спаривание, возвращаясь к формулировке Ф. Г. Добжанского. При этом, естественно, подразумеваются спаривания, приводящие к появлению жизнеспособного и плодовитого потомства.

Вопрос о соотношении вероятностей спаривания особей, принадлежащих к одной популяции, и особей, принадлежащих к разным популяциям, следует рассматривать особо. Цитированное выше утверждение, гласящее, что «степень панмиксии в пределах популяции должна быть выше, чем между популяциями» [Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с. 41], можно понимать по-разному. Можно, например, понимать его так, что вероятность спаривания особей данной популяции в любом сочетании больше вероятности спаривания любой особи данной популяции с любой особью, не принадлежащей к данной популяции. В этом случае, умея мы оценивать вероятность спаривания в каждом из возможных сочетаний, мы могли бы построить распределение вероятностей, где вероятности внутрипопуляционных спариваний укладывались бы в интервал значений, не перекрывающийся с интервалом значений вероятностей межпопуляционных спариваний. Тем самым мы получили бы возможность объективно и однозначно выделять популяции на основе анализа распределения вероятностей. Быть может, в природе подобные ситуации существуют, но, с одной стороны, их трудно опознать, а с другой — они все-таки скорее представляют исключение чем правило.

Гораздо чаще реализуется ситуация, соответствующая иному пониманию сущности внутри- и межпопуляционных отношений, а именно когда вероятность спаривания любой особи данной со-

вокупности с *каким-либо* членом той же совокупности больше, чем с членом какой-либо иной совокупности. Рассмотрим такой пример. Есть два поселения особей, разделенных узким незаселенным коридором; каждое из поселений занимает весьма большую территорию. Вероятность спаривания пропорциональна расстоянию между особями. Очевидно, что вероятность спаривания особей, принадлежащих к разным поселениям и обитающих с разных сторон у границ коридора, будет больше чем вероятность спаривания каждой из них с особями из «своего» поселения, обитающими на расстоянии, большем, чем ширина коридора. Тем не менее, поскольку наиболее вероятно все же спаривание каждой «пограничной» особи с особью из «своего» поселения, то каждая из них рассматривается нами как член той популяции, к которой мы относим данное поселение.

В сущности, именно по такому принципу выделяют популяции многие авторы-биологи. Этот подход позволяет нам аргументировать разделение популяций в ситуациях, подобных описанной, но он имеет один существенный недостаток. Применяя его, мы оперируем совокупностями, выделенными *a priori* на основании каких-то дополнительных соображений. Содержательность решения о популяционном статусе этих совокупностей зависит в первую очередь от того, что это за совокупности. Например, если мы рассмотрим два рода, включающих один — виды *a* и *b*, а другой — виды *c* и *d*, то окажется, что в соответствии с нашим пониманием сущности внутри- и межпопуляционных отношений эти два рода есть две популяции, так как все (или почти все) спаривания происходят между членами одного и того же рода (одной и той же совокупности). Тот факт, что каждая совокупность в свою очередь подразделяется на две взаимоизолированные части, просто выпадает из рассмотрения. Чтобы подобных ситуаций не возникало, мы должны ввести дополнительное условие и оперировать лишь с совокупностями, которые признаем неподразделенными. Именно такие совокупности выступают в качестве «панмиктических единиц», популяций низшего уровня иерархии. Очевидно, однако, что совокупность, которую сегодня мы считаем неподразделенной, завтра, применив иные подходы и иные методы исследования, мы вынуждены будем признать подразделенной. Таким образом, мы снова приходим к выводу об относительности понятия «панмиктическая единица».

Впрочем, для решения конкретных задач нам чаще всего нет нужды выделять какие-то абсолютно панмиктические единицы, так же как нет нужды описывать в качестве популяций искусственно созданные конгломераты, лишённые всякого биологического значения. Нас интересуют только реальные, существующие в природе, совокупности, подразделенность которых не очевидна.

Популяции как самовоспроизводящиеся совокупности

Оценивая вероятность спаривания, мы можем оценивать только отношения особей «на временном срезе», т. е. отношения только тех особей, которые по времени жизни могли встретиться в акте размножения. На протяжении временных интервалов, длительность которых измеряется временем жизни многих поколений, мы должны рассматривать отношения особей, передающих друг другу генетическую информацию, т. е. отношения предков и потомков. Собственно говоря, все, что нам дает анализ отношений на временном срезе, характеризуемых вероятностью спаривания, — это некий профиль канала передачи генетической информации. Мы выявляем группировки особей, объединенные в данный момент относительно высокой вероятностью спаривания, но только некоторые из таких группировок представляют реальные единицы эволюции.

В совокупности особей, участвующих в данном акте размножения, часто наблюдается, например, подбор брачных партнеров по размерам тела: крупные особи чаще спариваются с крупными, а мелкие с мелкими. Такой подбор мы обнаружили, в частности, у травяной лягушки [Мина, 1974]. Если, однако, в потомстве крупных особей крупные и мелкие особи появляются с той же вероятностью, что и в потомстве мелких, мы не можем рассматривать размерные группировки как устойчивые в чреде поколений, и, следовательно, такие группировки нельзя считать независимо эволюционирующими единицами. Иными словами, эти группировки не являются самовоспроизводящимися.

Самовоспроизводящейся группировкой мы будем называть такую, которая существует на временных интервалах, превышающих максимально возможную длительность жизни отдельных особей, за счет размножения особей, в большинстве своем принадлежащих к данной группировке. Только такие группировки выступают в качестве эволюционирующих единиц и только их мы рассматриваем как популяции.

Всякая популяция есть самовоспроизводящаяся группировка, но не всякую самовоспроизводящуюся группировку целесообразно именовать популяцией. Действительно, в соответствии с нашим определением таксон любого ранга, вплоть до царства, — самовоспроизводящаяся группировка. Однако высшие таксоны не являются единицами эволюции в понимании Ф. Г. Добжанского, т. е. совокупностями, в которых эволюционные изменения части могут распространяться на целое. Учитывая это, мы ограничим применение термина «популяция» только группировками особей, несущих гены, которые в чреде поколений могут объединяться в одном геноме. При этом не подразумевается, что любые две разнополые особи такой группировки способны спариваться друг с другом. Известны случаи, когда особи совокупности (популяции) а не могут спариваться (или не дают плодовитое по-

томство) с особями совокупности (популяции) б, но особи совокупности а и особи совокупности б способны спариваться и давать плодовитое потомство с особями совокупности (популяции) с. Прямой перенос генетической информации от а к б или от б к а невозможен, но возможны переносы $a \rightleftharpoons c \rightleftharpoons b$ [Dobzhansky, Spassky, 1959]. Таким образом, популяция наибольшего объема в нашем понимании может включать особи, которые, по мнению многих биологов, следовало бы относить к разным видам.

Группировки, которые рассматриваются как популяции у одних животных, у других могут популяциями не быть. Например, у большинства видов рыб совокупность размножающихся особей включает несколько возрастных групп (годовых классов). Даже если мы обнаружим, что особи-ровесники спариваются друг с другом чаще, чем с особями иного возраста, мы все равно не будем считать годовой класс популяцией, так как особи, входящие в его состав, происходят от особей не одного, а многих годовых классов. В то же время у горбуши годовые классы представляют популяции, причем особи, рожденные в «четные» годы, — одну популяцию (линию четных лет), а особи, рожденные в нечетные годы, — другую (линию нечетных лет). Дело в том, что все или почти все рыбы этого вида нерестятся один раз, на втором году жизни, поэтому обмен генами между линиями четных и нечетных лет отсутствует (или, по меньшей мере, очень незначителен).

В связи с определением популяции как самовоспроизводящейся группировки возникают два вопроса. Первый — сколь мал должен быть приток иммигрантов, участвующих в воспроизводстве данной группировки, чтобы ее можно было считать независимо воспроизводящейся. Второй — сколь долго должна существовать самовоспроизводящаяся группировка, чтобы ее можно было признать популяцией.

Формально, если более 50% особей, входящих в состав данной группировки, происходят от особей той же группировки, группировка может считаться самовоспроизводящейся. Если принять это условие, то одна и та же группировка на одних временных интервалах окажется самовоспроизводящейся, а на других нет. Такое решение осложняет моделирование микроэволюционных процессов, но оно не противоречит тому, что наблюдается в природе. Можно, конечно, говорить о разных уровнях самовоспроизводства, о разных интенсивностях пополнения иммигрантами, но это уже чисто прагматическое решение, допустимость которого определяется характером конкретной задачи.

Как уже отмечалось, многие авторы настаивают на том, что только группировка, воспроизводящаяся неограниченно долго или по крайней мере на протяжении периода, измеряемого временем жизни многих поколений, заслуживает наименования популяции, ибо только такая группировка способна независимо эволюционировать. Однако ни одна реальная самовоспроизводящаяся группировка не существует вечно. Принципиальное раз-

личие выявляется не между долго (вечно) и не долго самовоспроизводящимися группировками, а между группировками, способными по своей природе к самовоспроизводству, и группировками, по своей природе к самовоспроизводству не способными. В рассмотренном нами примере возрастная группа (годовой класс) в составе многовозрастной совокупности размножающихся особей *в принципе* не может рассматриваться как самовоспроизводящаяся группировка. Колония особей, возникшая за пределами стабильного видового ареала, существующая в течение времени жизни нескольких поколений и затем исчезающая, в принципе является самовоспроизводящейся группировкой, которая в иных условиях могла бы существовать и дольше. Что касается независимой эволюции, то масштаб эволюционных изменений не находится в прямой зависимости от времени существования самовоспроизводящейся группировки. Вероятно, именно в малых изолированных группировках, большинство которых недолговечно, протекают процессы, ведущие к возникновению новых видов [Майр, 1968; Carson, 1975]. Считать те малые изолированные группировки, которые впоследствии увеличили свою численность и дали начало новым видам, популяциями, и не считать популяциями вполне подобные им группировки, которые в силу внешних причин скоро перестали существовать, вряд ли правомерно.

В результате мы приходим к следующему определению. Популяция есть: 1) самовоспроизводящаяся группировка, 2) группировка, включающая особи, вероятность спаривания каждой из которых с *каким-либо* членом той же группировки больше, чем вероятность ее спаривания с особью, не являющейся членом той же группировки, и 3) группировка особей, несущих гены, которые в ряде поколений могут быть объединены в составе генома одной особи.

Условие 1 отделяет популяции от группировок, выявляемых на временном срезе, но не существующих долее, чем живет особь. Условие 2 не позволяет рассматривать в качестве популяции нецелое число группировок, например, 1,5, так как в этом случае для некоторых членов (из нецелой группировки) вероятность спаривания с особями искусственно отсеченной части будет не меньше, чем вероятность спаривания с членами «своей» группировки. Условие 3 определяет популяцию как эволюционную единицу и отличает ее от группировок, такими единицами не являющихся, в частности от высших таксонов (родов, семейств и т. д.).

Разнообразие популяций

Сформулированное нами определение не содержит указаний на то, по каким признакам выделяются группировки, проверяемые на соответствие этому определению. В определениях, приводив-

шихся ранее, речь шла о локальной популяции. Легко убедиться, что она соответствует нашему определению, но представление о локальной популяции как о группировке, которая только и может быть эволюционной единицей, основано не столько на фактах, сколько на следствиях определенной эволюционной гипотезы. Оно прямо связано с утверждением, что единственно возможный путь видообразования — это так называемое аллопатрическое видообразование, что группировки особей, не разобщенные в пространстве, не могут быть изолированы настолько, чтобы эволюционировать независимо. В настоящее время эта точка зрения наиболее последовательно отстаивается Э. Майром [1968, 1974]. Не углубляясь в дискуссию, заметим, что вопрос этот, по меньшей мере, спорен и, во всяком случае, нет никаких оснований отказываться от рассмотрения ситуаций, когда в одном районе совместно обитают совокупности особей, между которыми в принципе возможен обмен генами, но которые тем не менее ведут себя как разные популяции. Яркий, хотя и весьма специфический, пример, иллюстрирующий сложность популяционных отношений у *Homo sapiens*, приводит Ф. Г. Добжанский. Он пишет: «Человек как вид представляет собой сложный комплекс менделевских популяций. Как и у других видов, географическая изоляция является или являлась до недавнего времени основным фактором, поддерживающим обособленность генофондов популяций человека. Однако регламентирование бракосочетаний в зависимости от обычаев, языковой принадлежности, вероисповедания, классовой и кастовой принадлежности, экономического положения и рода деятельности людей привело к возникновению новых подразделений, которые, возможно, заменяют географические подразделения. Один человек может принадлежать к двум или более частично перекрывающимся менделевским популяциям. Возьмем человека, который живет в городе Нью-Йорке, имеет черную кожу, принадлежит к числу неквалифицированных рабочих, родной язык которого испанский и который исповедует католицизм. Такой человек потенциально является членом нескольких различных, но частично перекрывающихся воспроизводящихся совокупностей» [Dobzhansky, 1955, с. 2].

Имея дело с животными, мы не знаем, сколь сложна в том или ином случае система популяционных отношений в сравнении с той, которая существует у человека. Можно, однако, с полной уверенностью утверждать, что эта система гораздо сложнее, чем привыкли считать, рассматривая лишь пространственно обособленные группировки особей в качестве популяций. Мы уже упоминали о линиях горбуши, представляющих собой популяции, изолированные во времени. У ряда видов рыб (а так же и у животных других систематических групп) существуют из поколения в поколение так называемые «сезонные расы» — самовоспроизводящиеся группы особей, размножающиеся в одних и тех же местах, но в разное время года, например одни — весной, а дру-

гие — осенью. У многих насекомых выявлены «расы по хозяину», т. е. самовоспроизводящиеся группировки особей, живущие на растениях разных видов. Нет причин, почему бы группировки данного рода не могли выступать как эволюционные единицы и не должны бы рассматриваться как популяции.

Многообразие популяций необходимо учитывать при построении их иерархии. До тех пор пока задача состоит в том, чтобы построить иерархию популяций, выделенных по одному и тому же признаку, она решается довольно просто. Например, строя иерархию локальных популяций, мы, как уже отмечалось выше, выделяем подвид (географическую расу), внутри него — племена, внутри племен — локальные группировки следующего уровня и т. д., так что каждая группировка данного уровня оказывается структурным компонентом группировки следующего уровня. На каждом уровне могут быть оценены, по крайней мере в принципе, межпопуляционные отношения (вероятность спаривания, интенсивность обмена генами). Поскольку мы рассматривали всю иерархическую систему на определенном временном интервале, рассуждение ведется так: на высшем уровне разделяются популяции, обмен между которыми на данном временном интервале составляет $m_1\%$ особей (или особей на поколение, если длительность поколений меняется), на следующем уровне — популяции, обмен между которыми составляет $m_2\%$, и т. д., причем $m_1 < m_2 < m_3 < \dots < m_k$, где k — число выделяемых нами уровней.

В тех случаях, когда надо привести в систему популяции, выделенные по разным признакам, задача усложняется. Возьмем тот пример, который приводил Ф. Г. Добжанский. И католики Нью-Йорка, и просто жители Нью-Йорка, говорящие по-испански, представляют собой группировки (популяции) — компоненты совокупности более высокого уровня (населения Нью-Йорка), но ни одна из двух, взятая как целое, не является компонентом другой. Представляется, что именно при анализе эволюционных процессов, происходящих в системе частично перекрывающихся популяций, которые при этом еще и иерархически организованы, методы математического моделирования могут быть особенно полезны.

Эволюционные аспекты динамики межпопуляционных отношений

До тех пор пока эволюционирующей единицей признается вечная популяция, независимая от других подобных ей группировок, проблема динамики межпопуляционных отношений имеет второстепенное значение. Ключевым моментом считается возникновение новой популяции. Она возникает, отпочковываясь от одной из ранее существовавших (и продолжающих существовать) популяций. Группа особей — основателей новой популяции, пред-

ставляя собой выборку из предковой популяции, всегда в какой-то мере генетически отличается от предковой популяции, соотношения частот генов в ее генофонде несколько иные. Поскольку условия существования новой популяции не могут быть идентичны условиям существования предковой популяции, эта новая популяция подвергается отбору по иным генным комбинациям. В результате эволюционные изменения, происходящие в новой популяции, также оказываются отличными от тех, которые происходят в предковой популяции. Так в схеме выглядит описание ситуаций, несомненно имеющих место в природе. Вопрос в том, насколько полно это описание представляет ход эволюционных изменений в популяциях.

Тот факт, что реальные популяции не являются полностью независимыми друг от друга, достаточно известен. Между популяциями регулярно или время от времени происходит обмен генами. Э. Майр [1974] подчеркивает различия между исследуемыми в экспериментах «закрытыми» популяциями (группировками, в которые приток генов извне отсутствует или крайне мал) и «открытыми» природными популяциями, «в которые постоянно вносятся гены за счет иммиграции». Основное значение обмена генами Э. Майр, как и большинство других авторов, видит в том, что этот обмен «не позволяет генному комплексу достигнуть полной стабильности» и обеспечивает сходство генофондов локальных популяций. По существу, при таком подходе обмен генами выступает как фактор, тормозящий дивергенцию и тем самым эволюционные преобразования. Только достигнув репродуктивной изоляции, популяция получает возможность независимо эволюционировать. Надо, однако, помнить, что значение потока генов между популяциями не может быть оценено само по себе, без учета направлений отбора во взаимодействующих популяциях. При определенном режиме отбора даже популяции, весьма интенсивно обменивающиеся генами, могут изменяться независимо друг от друга [Ehrlich, Raven, 1969].

В природе, как уже отмечалось, вечных популяций не существует. Всякая популяция, однажды возникнув, когда-то прекратит свое существование, но это не означает, что она во всех случаях просто вымрет. Исчезновение популяции может произойти потому, что она сольется с другой популяцией или разделится на несколько новых, пусть даже образующих популяцию более высокого ранга, но не тождественную разделившейся. В таких случаях изменения, происходившие в генофонде исчезнувшей популяции, не пропадают бесследно — они проявляются в генофонде новообразующих популяций.

Что происходит при слиянии популяций, каково эволюционное значение такого слияния — вопросы, заслуживающие самого серьезного внимания. В соответствии с теми представлениями, которые были нами сформулированы в предшествующих разделах, нет оснований искать на них однозначные ответы. Отношения популяций и следствия их взаимоотношений должны

быть еще более разнообразны, чем сами популяции, так как контакты одних и тех же популяций в разных сочетаниях и в разных условиях могут иметь разные следствия. Кроме того, рассматривая каждую популяцию как компонент сложной системы, мы должны учитывать не только те эффекты, которые возникают в сфере непосредственного взаимодействия контактирующих популяций, но и те, которые возникнут при распространении рождающихся в этой сфере генетических изменений по цепи взаимосвязанных популяций.

В принципе можно наметить следующие возможные варианты непосредственных результатов межпопуляционных контактов.

1. Происходит спаривание особей, принадлежащих к разным популяциям, но плодovitого потомства не возникает.
2. От спаривания особей, принадлежащих к разным популяциям, возникает плодovitое потомство, но такие спаривания происходят не настолько часто, чтобы исчезала обособленность этих популяций (т. е. каждая популяция продолжает соответствовать данному нами определению). Гибридные особи входят в состав одной из родительских популяций.
3. Образуется единая популяция, включающая потомков особей, принадлежавших к популяциям, вступившим в контакт, т. е. популяции сливаются.

В природе мы способны наблюдать главным образом контакты популяций, маркированных какими-либо морфологическими особенностями. Такие популяции обычно представляют разные виды или подвиды, т. е. популяции высших рангов, долгое время существовавшие и эволюционировавшие независимо друг от друга. Понятно, что, чем дольше генофонды популяций были разобщены, чем больше независимых изменений претерпели, тем менее совместимы они окажутся при контакте. Вероятно, умей мы распознавать и анализировать контакты популяций низших рангов, мы чаще встречали бы варианты 2 и 3 — появление плодovitого гибридного потомства и слияние популяций. Однако даже анализ результатов контактов весьма сильно дивергировавших популяций обнаруживает множество случаев, соответствующих этим вариантам.

Оказывается, что конкретное выражение межпопуляционных отношений (в частности нескрещиваемость выделенных систематиками видов) часто сохраняется лишь до того времени, пока существуют условия, в которых эти отношения формировались. Резкие изменения условий, например ландшафтные перестройки, производимые человеком, приводят к изменениям межпопуляционных отношений. Несомненно, что подобные изменения происходили и раньше, но несравненно реже и более постепенно, чем в наше время.

В разных систематических группах животных случаи межпопуляционных контактов, приводящих к слиянию популяций, наблюдаются неодинаково часто. Это вполне понятно, так как репродуктивная обособленность популяций в разных группах жи-

вотных обеспечивается разными механизмами и в разной мере зависит от внешних условий. Например, у рыб многие виды вполне способны давать гибридное потомство в условиях эксперимента, что было весьма убедительно показано, в частности, Н. И. Николукиным [1972], который, однако, указывал, что в естественных условиях «лишь в крайне редких случаях межвидовые скрещивания рыб приобретают массовый характер» (с. 291). Как правило, вспышки гибридизации оказываются прямым следствием изменений внешних условий, вызванных естественными причинами или деятельностью человека. Н. И. Николукин [1972] описывает такую вспышку, имевшую место в одном из озер в пойме Дона, утратившем сообщение с рекой. «Благодаря повышению плотности рыбного населения в озере и совпадению мест и сроков нереста у ряда видов, — пишет он, — создались благоприятные условия для их скрещивания, особенно у плотвы с лещом и красноперки с густерой... Наиболее многочисленный в этом озере гибрид плотвы с лещом путем повторных возвратных скрещиваний преимущественно с плотвой, вероятно, «растворяется» в ее стаде, поскольку плотва здесь значительно более многочисленна, чем лещ» (с. 27).

В данном случае, казалось бы, реализуется весьма типичная ситуация, наблюдавшаяся во многих группах животных, в частности при проникновении особей одного вида в ареал другого. Пока численность вселенцев мала по сравнению с численностью аборигенов, идет интенсивная гибридизация «на поглощение», так как вселенцы из-за отсутствия брачных партнеров своего вида спариваются с аборигенами. Было бы, однако, опрометчиво предсказывать, основываясь на этом правиле, исходы контактов в подобных ситуациях. Доказательством этому может служить следующий случай, описанный Р. Г. Пушкиной [1962]. В 1929 г. в оз. Убинское (Новосибирская обл.), где существовала аборигенная популяция плотвы, вселили 250 двухлетних особей леща. Сроки и места нереста леща и плотвы совпали. Спустя несколько лет в озере появились гибриды лещ × плотва, однако через 20 лет после вселения леща его численность возросла настолько, что стал возможен его промысел, численность же плотвы снизилась. Очевидно, в данном случае лещ не «растворился» в популяции плотвы, но почему — мы не знаем. Возможно, гибридизация была не настолько интенсивна, чтобы особи двух видов образовали единую популяцию. Возможно, геномы убинской плотвы и леща, происходившего из рек Белая и Уфа, оказались несовместимыми, и гибриды имели резко пониженную жизнеспособность и плодovitость. Возможно, наконец, что в генофонде сформировавшейся в оз. Убинском популяции леща имеются интрогрессировавшие гены плотвы.

Ясно одно: в период от вселения леща в озеро до возникновения здесь независимой популяции этого вида судьба вселенцев определялась через формирование межпопуляционных отношений в комплексе лещ — плотва. В течение этого периода популя-

ция плотвы в прежнем качестве либо не существовала, либо, по меньшей мере, вступала в новые отношения с другой популяцией (группой вселенцев).

В некоторых случаях гибридные популяции, возникающие в местах контакта двух форм (видов, подвидов), существуют на протяжении многих десятков поколений, но лишь в относительно небольшом районе. Классические примеры подобных ситуаций — гибридные зоны у птиц [Short, 1969, 1972]. Так, черная ворона, населяющая Западную Европу, и серая ворона, обитающая в Восточной Европе, контактируют по линии, проходящей от Шотландии и Дании до Средиземного моря. Вдоль линии контакта образуется зона, в которой эти две формы (чаще всего их рассматривают как подвиды) образуют смешанные пары и потомки обнаруживают комбинации признаков родительских форм, но, как пишет Майр [1968], «внешне заметные эффекты гибридации довольно строго локализованы» (с. 245). Вряд ли, однако, это дает основание говорить о том, что столь же строго локализованы все эффекты гибридации. Шорт [Short, 1969] указывал, что в данном случае «узость гибридной зоны может просто отражать скудость морфологических признаков, доступных для анализа. Даже при свободном скрещивании через гибридную зону отбор может формировать резкую ступенчатую клину... по некоторым генам и генным комбинациям, включая те, что определяют черную или серую окраску спины ворон» (с. 94).

Приведенная цитата затрагивает суть обычного подхода к оценке результатов межпопуляционных контактов, когда ищут возникшие в результате контакта формы, явно сочетающие в себе черты родительских форм, и не найдя их, приходят к заключению о малой роли гибридации в эволюции высших животных [Майр, 1968, 1974]. Действительно, если исключить из рассмотрения формы, способные размножаться партеногенетически или гиногенетически, то надо признать, что гибридация как источник возникновения новых видов животных не имеет большого значения. Однако, как подчеркивали исследователи, занимавшиеся изучением гибридации в разных группах животных [Николюкин, 1972; Short, 1972], она может иметь весьма большое значение, способствуя увеличению «запаса изменчивости», генетического разнообразия природных популяций. При этом, видимо, иногда интрогрессирующие «чужие» гены не просто придают свойствам особей популяции еще какие-то определяемые этими генами свойства, но образуют в новом геноме комбинации, порождающие свойства, которыми не обладала ни одна из вступивших в контакт популяций.

В этом плане крайне интересен случай, проанализированный Левонтином и Берчем [Lewontin, Birch, 1966]. Они установили, что расширение ареала австралийской плодовой мухи *Dacus tryoni* стало возможно после того, как произошла гибридация этого вида с близким к нему видом *D. neohumeralis*. Гибриды за несколько поколений стали внешне неотличимы от *D. tryoni*, но

приобрели большую, по сравнению с «чистыми» *D. tryoni*, устойчивость к высоким температурам, благодаря чему получили возможность расселиться в районы, где «чистые» *D. tryoni* жить не могли. Левонтин и Берч считают, что повышенная устойчивость к экстремальным температурам возникла вследствие интрогрессии генов *D. neohumeralis*, хотя сами по себе эти гены не обеспечивают такой устойчивости.

Таким образом, отсутствие внешне заметных эффектов гибридации отнюдь не доказывает, что она не повлияла на судьбу популяций, вступивших в генетический контакт. Можно предполагать, что в некоторых случаях даже локальные и кратковременные изменения межпопуляционных отношений могут иметь весьма значительные эволюционные следствия, причем совершенно необязательно эти следствия должны обнаруживаться сразу после вызвавших их изменений. Точно так же необязательно они должны проявляться в непосредственной близости к области контакта популяций более заметно, чем вдали от нее.

Все сказанное, конечно, не означает, что всякий межпопуляционный контакт влечет за собой эволюционные изменения. Хорошо известны случаи, когда такие контакты не приводят к появлению плодovитого потомства и сопровождаются «самоуничтожением» одной из контактирующих форм [Заславский, 1967]. Существенно то, что исход межпопуляционных контактов не предрешен а priori, что этот исход определяется как свойствами контактирующих популяций, так и условиями, в которых этот контакт происходит. Соответственно плодovитное исследование эволюционных аспектов динамики межпопуляционных отношений возможно только на основе представлений о популяциях как о членах большого класса совокупностей, различающихся по множеству параметров и объединенных одним свойством — способностью выступать в качестве эволюционирующей единицы, или «единицы эволюции».

Попытки классифицировать и прогнозировать результаты контактов исходя из того, что одни из них являются межвидовыми, а другие межпопуляционными, представляются бесперспективными, так как в иерархии популяций между видом и другими популяциями высоких рангов нет принципиальной разницы. Мы вправе отождествить с биологическим видом популяцию самого высокого ранга, т. е. совокупность наибольшего объема, внутри которой при каких-либо условиях возможен перенос генов и которая ни при каких условиях не обменивается генами с другими подобными ей совокупностями. Очевидно, однако, что реальные совокупности, отвечающие этому определению, будут далеко не тождественны видам, выделяемым систематиками. Это вполне понятно, так как в иерархии популяций вид, как и всякая иная популяция, выделяется как единица эволюции, а виды систематиков, по выражению Эрлиха и Рэйвена [Ehrlich, Raven, 1969], являются единицами эволюции лишь в том смысле, что они есть продукт эволюции (так же как роды, семейства и т. д.).

Заключение

Проведенное рассмотрение показывает, что в разных ситуациях в качестве эволюционирующих единиц («единиц эволюции») могут выступать самовоспроизводящиеся группировки особей, внутри которых происходит перенос генов (популяции), весьма отличные по своим свойствам и по своим отношениям от других подобных им группировок. Объем таких группировок может быть однозначно определен только по отношению к конкретному эволюционному изменению, происходящему в конкретных условиях на конкретном временном интервале.

Нет оснований выделять в качестве единиц эволюции только популяции, характеризующиеся панмиксией или только те, которые способны к неограниченно долгому независимому существованию. Эволюционная роль популяции должна оцениваться масштабом эволюционных изменений, происшедших в ней за время ее существования. В определенных условиях эти изменения могут протекать с большой скоростью и соответственно недолго существовавшая популяция может сыграть большую роль в эволюции той формы животных, которой она принадлежит. Быстрые эволюционные изменения могут иметь непосредственной причиной изменения характера межпопуляционных отношений, которые в свою очередь определяют изменениями внешних условий.

В наше время в связи с необычайной интенсивностью ландшафтных перестроек, происходящих под влиянием деятельности человека, изучение эволюционных последствий изменений межпопуляционных отношений приобретает особую актуальность. Прогноз результатов межпопуляционных контактов, возникающих в ходе ландшафтных перестроек, а также при акклиматизации животных, требует детального знания популяционной структуры видов, и анализ этой структуры следует считать одной из основных задач биологов. Такой прогноз должен учитывать результаты исследований межпопуляционных контактов животных разных систематических групп и невозможен до тех пор, пока не достигнуто единство в подходах и методах, используемых исследователями.

Наши описания ситуаций, имеющих место в природе, никогда не бывают исчерпывающе полными. Всякое описание должно соответствовать требованиям, определяемым характером конкретной задачи [Мина и др., 1976]. Требования, предъявляемые к описаниям популяционной структуры, до сих пор не определены, поскольку сами задачи четко не сформулированы. Очевидно, задачи, которые мы ставим, имея в виду эволюционные аспекты популяционной структуры и межпопуляционных отношений, и задачи экологического плана или связанные с разработкой стратегии и тактики хозяйственного использования популяций могут требовать разных по форме и полноте описаний. Описания, достаточные для решения одних задач, могут оказаться недостаточными для решения других.

Выделить моменты, существенно важные для решения всех этих задач, трудно прежде всего из-за крайней сложности системы межпопуляционных отношений. Учесть эту сложность и установить, какому уровню приближения должны соответствовать описания, можно, только используя моделирование в широком смысле этого слова, т. е. моделирование не только математическое. Но при разработке некоторых вопросов наиболее полезны могут оказаться математические методы. Сколь существенны отклонения от состояния панмиксии с точки зрения соответствия классическим популяционно-генетическим моделям? В какой мере степень подразделенности популяций (число уровней иерархии) влияет на ход эволюционных преобразований? Как протекают микроэволюционные процессы в системе перекрывающихся популяций? Как зависит необходимая точность описаний популяционной структуры от величины временного интервала, на котором исследуется поведение популяций? Все эти и многие другие вопросы могут быть решены биологами только в тесном сотрудничестве со специалистами в области математического моделирования.

Литература

- Алтухов Ю. А. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974.
Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций.— Бюл. МОИП. 1960. Отд. биол., т. 65, № 2, с. 41—50.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.
Заславский В. А. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций).— Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 1, с. 3—12.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
Мина М. В. Возрастная организация совокупности размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) на одном из малых водоемов Подмосквья.— Зоол. журн., 1974, т. 53, № 12, с. 1826—1832.
Мина М. В., Савваитова К. А., Новиков Г. Г. Выявление специфики популяционной структуры при комплексном исследовании вида у рыб.— В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976, ч. 2, с. 123—130.
Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных.— Зоол. журн., 1967, т. 46, № 10, с. 1470—1486.
Николюкин Н. И. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1972.
Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. М.: Наука, 1971.
Пушкина Р. Г. Гибридизация рыб как фактор, содействующий их акклиматизации.— В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск, 1962, с. 221—223.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
Шапошников Г. Х. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей.— В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных, 1974, с. 106—173 (Тр. ЗИН АН СССР, т. 53).
Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. журн., 1967, т. 46, № 10, с. 1456—1469.

- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977.
- Bigelow R. S. Hybrid zones and reproductive isolation.— *Evolution*, 1965, N 19, p. 449—458.
- Carson H. L. The genetics of speciation at the diploid level.— *Amer. Natur.*, 1975, vol. 109, p. 83—92.
- Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution.— *Amer. Natur.*, 1950, vol. 84, 819, p. 401—418.
- Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics.— *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1955, vol. 20, p. 1—15.
- Dobzhansky Th. Variation and evolution.— *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1959, vol. 103, N 2, p. 252—263.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1970.
- Dobzhansky Th., Spassky B. *Drosophila paulistorum*, a cluster of species in statu nascendi.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1959, vol. 45, N 3, p. 419—428.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. Differentiation of populations.— *Science*, 1969, vol. 165, p. 1228—1232.
- Jonckers L. H. M. The concept of population in biology.— *Acta biotheor. Ser. A*, 1973, vol. 22, N 2, p. 78—108.
- Lewontin R. C., Birch L. C. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments.— *Evolution*, 1966, vol. 20, N 3, p. 315—336.
- Rieger R., Michoelis A., Green M. M. Glossary of genetics and cytogenetics. Jena: Veb. Gustav Fischer Verl., 1976.
- Short L. L. Taxonomic aspects of avian hybridization.— *Auk*, 1969, vol. 86, p. 84—105.
- Short L. L. Hybridization, taxonomy and avian evolution.— *Ann. Missouri Bot. Garden*, 1972, vol. 59, N 3, p. 447—453.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОРГАНИЗМА В ХОДЕ ФИЛОГЕНЕЗА

А. С. Северцов

Биологический факультет МГУ

Закономерности функциональных преобразований органов в ходе филогенеза, или «принципы и типы филогенетических изменений органов в связи с их функцией» [Северцов А. Н., 1939], представляют собой один из разделов более широкой проблемы направленности эволюционного процесса. В этот раздел входит анализ наиболее распространенных типов функциональной перестройки организации и ограничений, накладываемых организацией особей на возможности преобразования их строения в ходе прогрессивной эволюции.

Однако конкретные пути филогенеза органов крайне многообразны, поэтому сама типизация этих путей, начатая А. Дорном [1937] еще в 1875 г. и с тех пор неизменно привлекающая внимание морфологов, привела к тому, что теперь известно не менее 20 различных «принципов и типов»¹, большая часть которых представляет собой более или менее часто встречающиеся случаи, эволюционное значение которых не равноценно. Поскольку можно ожидать открытия все новых «принципов и типов», представляется целесообразным не столько приводить в систему уже известные случаи, сколько попытаться выявить те свойства организации, которые обуславливают саму возможность разнонаправленной перестройки органов под действием естественного отбора и в то же время ограничивают число этих направлений. Не менее важно выявить способы, которые позволяют организму в ходе филогенеза избежать вышеуказанных ограничений.

Постановка этой задачи определяется следующими соображениями: поскольку мутационная изменчивость хотя и не направлена, но ограничена тем, что мутировать могут лишь гены, уже существующие в генотипе [Тимофеев-Рессовский и др., 1969], который сформировался в ходе предшествующей эволюции, на основе генотипической изменчивости могут изменяться только уже существующие признаки фенотипа. Следовательно отбор, идущий по этим признакам, может лишь преобразовывать уже существующую организацию, не нарушая при этом взаимной приспособленности частей внутри организма и приспособленности каждой из этих частей (и организма в целом) к условиям окружающей среды. Таким образом, уже существующая организация неизбежно определяет возможности перестройки самой себя в ходе филогенеза.

Под филогенезом обычно понимают историю эволюции или происхождение той или иной биологической системы. Можно говорить о филогенезе органа, организма, таксона. Выражения «происхождение современных млекопитающих» и «филогенез млекопитающих» — синонимы. В точном определении [Шмальгаузен, 1969] под филогенезом понимается исторический ряд прошедших отбор онтогенезов, связанных между собой соотношением предок — потомок.

В биологии, по-видимому, нет ни одной реконструкции филогенеза, в которой был бы восстановлен истинный филогенетический ряд². Все существующие реконструкции представляют собой более или менее адекватные приближения к таковому. Подобные сравнительные квазифилогенетические ряды из-за ограничений, накладываемых палеонтологией, реконструируются обычно как последовательность взрослых организмов (а не онтогенезов), устанавливаемая при изучении изменения отдельных, обычно немногих, органов. Реконструкция филогенеза таксонов также основана на реконструкции филогенеза признаков этих таксонов. Поэтому сведения о филогенезе органов, как правило, значительно более точно соответствуют реальному ходу эволюции этих систем, чем филогенезу организма как целого и филогенезу систематических групп. На данные по филогенезу органов и опирается в основном теория функциональной дифференциации организма в ходе эволюции.

Под функцией в биологии понимается назначение, роль той или иной морфологической структуры (от молекулярного до организменного уровня). В более точном определении функция — это связь структуры как внутри организма, так и с окружающей средой. Различают активные и пассивные функции (пассивные приспособления) [Северцов, 1939], разница между которыми заключается в том, что пассивные функции могут выполняться одновременно (например, функции механической защиты и теплоизоляции, выполняемые шерстью млекопитающих), а активные функции всегда выполняются последовательно (например, нельзя одновременно говорить и жевать). Обычно функции приписываются конкретным органам (функция желудка — переваривание пищи), однако на самом деле осуществление каждой функции обеспечивается сложным комплексом морфологических структур — функциональной системой [Анохин, 1968]. Так, функционирование желудка (переваривание пищи) обеспечивается кроме самого этого органа сопредельными отделами пищеварительного тракта, а также кровоснабжением и иннервацией желудка, включая соответствующие центры центральной нервной системы. Связанность различных морфологических структур, осуществляющих каждую функцию, подразумевает их совместное изменение в филогенезе при функциональной перестройке данного органа.

А. Дорном [1937] как эмпирическое обобщение был сформулирован «принцип мультифункциональности», согласно которо-

му любой орган выполняет несколько функций. Поскольку функция — это связь, постольку минимальное число функций — две (вход и выход) и монофункциональные системы в организме отсутствуют. Однако столь малое число функций свойственно лишь немногим, весьма специализированным системам — некоторым железам, ряду специфичных ферментов и т. п. Обычно число функций значительно больше, что имеет существенное адаптивное значение — возможность использования органов в разных ситуациях, а в филогенезе обеспечивает эволюционную пластичность системы. Отбор идет по функциям, число функций данного органа определяет в каждый данный момент времени число возможных направлений его эволюционной перестройки [Северцов, 1939]. Функции, выполняемые данным органом, не равноценны, среди них выделяется одна (редко две) главная функция, которой соответствует строение органа. Остальные функции, второстепенные, не определяют строения данной системы [Дорн, 1937]. Так, главная функция лапы тюленя — плавание определяет его строение и вместе с тем позволяет выполнять ряд второстепенных функций — опору на грунт, почесывание и т. п., хотя для передвижения по земле лапы приспособлены хуже, чем любые другие известные структуры парных конечностей млекопитающих.

Таким образом, именно мультифункциональность обеспечивает саму возможность существования нескольких направлений филогенеза любого органа. Однако, чем более мультифункционален орган, тем хуже выполняется каждая из его функций. Пятипалая конечность медведя пригодна для передвижения по земле, плавания, лазания, захватывания крупных предметов, но специализированные (менее мультифункциональные) конечности других млекопитающих любую из этих функций осуществляют лучше. Так, лапы тюленей лучше приспособлены для плавания, ноги копытных — для бега, конечности приматов — для лазания и захватывания предметов и т. п. «Для данного вида безразлично, выполняется ли данная функция у потомков тем же органом, что и у предков, или же она выполняется каким-либо иным органом, лишь бы биологически, то есть с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предков» [Северцов, 1939, с. 345]. Поэтому в прогрессивной эволюции органов, как правило, прослеживается интенсификация одной из функций данного органа. «Интенсификация функций» [Plate, 1912], происходящая под действием отбора, идущего по данной функции, приводит к двоякому эффекту. В том случае, если интенсифицируется главная функция и орган перестраивается для ее лучшего обеспечения, мультифункциональность его обычно снижается — орган специализируется, происходит «уменьшение числа функций» [Северцов, 1939]. Если происходит интенсификация одной из второстепенных функций, то орган постепенно перестраивается и бывшая второстепенная функция становится главной, т. е. происходит «смена функций» [Дорн, 1937]. Если же

одновременно интенсифицируются и главная и второстепенная функции, происходит дифференциация системы, «разделение органов и функций» [Северцов, 1939].

В применении к прогрессивной эволюции организма как целого разделение органов и функций было известно еще Ч. Дарвину, отмечавшему со ссылками на К. Бэра и Мильн-Эдвардса, что мерилем уровня организации следует принять степень физиологического разделения труда между органами, т. е. степень дифференциации организма и специализации каждой из его частей [Дарвин, 1939]. Дифференциация системы, кроме интенсификации функций, сопряжена с возрастанием мультифункциональности системы в целом (число связей увеличивается) и снижением мультифункциональности подсистем, т. е. каждого из составляющих данную систему органов. Уменьшение числа функций, специализация органов, снижает эволюционную пластичность и тем самым ограничивает возможности адаптивной перестройки органов при изменении окружающей среды. При достаточно резких изменениях среды специализированные виды вымирают, так как их органы не имеют функций, по которым отбор мог бы изменить их в соответствии с изменением среды.

Поэтому важно проанализировать способы, посредством которых в ходе филогенеза нейтрализуется уменьшение числа функций.

В основе всех типов филогенетической перестройки органов, замедляющих процесс снижения мультифункциональности, лежит сформулированный С. П. Масловым (см. наст. сб.) «принцип множественного обеспечения биологически важных функций». Действительно, некоторые функции выполняются в организме не одним органом (функциональной системой), а несколькими, независимыми друг от друга функциональными системами, связанными между собой лишь тем, что все они обеспечивают выполнение одной и той же функции.

Множественное обеспечение функций позволяет организму поддерживать свое существование в широком спектре изменений соответствующего фактора среды. Так, дыхание у амфибий обеспечивают три поверхности: легкие, слизистая рта и кожа; это позволяет им во время пребывания под водой использовать легкие как резервуар кислорода и выделять углекислый газ через кожу. Газообмен через слизистую рта дополняет легочное дыхание [Северцов, Соколов, 1972, 1976].

Множественное обеспечение функций приводит к тому, что при уменьшении числа функций одного из органов, приводящем к утрате им именно той функции, в обеспечении которой он участвовал наряду с другими органами, остальные системы, участвующие в обеспечении этой функции, через ее интенсификацию компенсируют утрату одного из обеспечений. Так, в процессе филогенеза рептилий было утрачено и кожное и ротоглоточное дыхание, свойственное их предкам — амфибиям. Однако благодаря интенсификации легочного дыхания эта функция не только

не была утрачена, но, напротив, газообмен у рептилий стал более интенсивным по сравнению с их предками. Иными словами, множественное обеспечение биологически важных функций обуславливает возможность сохранения организмом данной функции при уменьшении числа функций отдельных органов. Происходит это всегда через «компенсацию функций» [Догель, 1954, Воронцов, 1961]. На длительных отрезках филогенеза компенсация функций внутри комплекса органов, совместно обеспечивающих какую-либо функцию, может приводить к субституции (заменению) органов [Клейненберг, 1886, цит. по: Северцов, 1939]. Орган, выполнявший какую-либо функцию у предков, замещается у потомков другим органом, выполняющим ту же функцию. Например, в ходе филогенеза позвоночных хорда была замещена позвоночным столбом, выполняющим ту же функцию осевого скелета.

Второй способ функциональной перестройки организации, существенно замедляющий специализацию органов, связан с открытыми Догелем [1954] принципами «полимеризации» и «олигомеризации» органов. Дело в том, что один из простейших способов интенсификации функций — увеличение числа (полимеризация) гомологичных органов, выполняющих ту же функцию. Так, увеличение числа позвонков у змей по сравнению с ящерицами приводит к увеличению гибкости позвоночника; увеличение числа жаберных щелей у ланцетника до 150 пар по сравнению с 14 парами у его предков приводит к интенсификации дыхания. Нетрудно заметить, что полимеризация является одним из путей формирования множественного обеспечения функций. Однако элементы полимерной системы оказываются, как правило, в неодинаковых условиях функционирования в силу того, что полимерная система имеет пространственную протяженность. В передние жаберные щели поступает больше воды, чем в задние, хвостовые позвонки змей при ползании несут большую механическую нагрузку, чем туловишные и т. п. Неравноценность условий функционирования обуславливает дифференциацию полимерной системы в ходе филогенеза. Часть элементов сохраняет прежнюю функцию, интенсифицируя ее, а часть может менять функцию или редуцироваться. Так, у примитивных рыб (предков акулообразных) было не менее 11 пар жаберных щелей и не менее 11 пар поддерживающих их жаберных дуг. В процессе филогенеза акулообразных две передние дуги редуцировались, третья превратилась в челюсти, четвертая стала подъязычной, следующие пять пар остались жаберными дугами и две последние редуцировались.

Последующая перестройка полимерных систем всегда связана с их олигомеризацией [Догель, 1954], т. е. с уменьшением числа компонентов данной системы и компенсацией функций перестраивающихся или исчезающих элементов системы за счет интенсификации остающихся, как это и произошло с пятью оставшимися жаберными дугами у высших акул.

Таким образом, весь комплекс преобразований, связанных с взаимодействием органов, совокупно обеспечивающих выполнение какой-либо функции, обуславливает замедление процесса уменьшения числа функций. Однако, поскольку происходят и субституция органов, и олигомеризация полимерных систем с редукцией и перестройкой компонентов этих систем, предотвратить процесс утраты мультифункциональности отдельными органами этот комплекс принципов и типов функциональной перестройки органов не способен. Следовательно, если бы в ходе эволюции не возникали новые функции, мультифункциональность структуры за достаточно длинный промежуток времени сократилась бы настолько, что организмы утратили бы всякую эволюционную пластичность, что в свою очередь привело бы к их вымиранию.

Таким образом, важнейшим вопросом проблемы функциональной дифференциации организма в ходе филогенеза оказывается вопрос о том, как возникают новые функции. То, что в ходе филогенеза некоторые системы приобретают новые (отсутствовавшие у предков) дополнительные функции, было отмечено Плате [Plate, 1912] и сформулировано им как «принцип расширения функций», однако причины и способы расширения функций проанализированы не были. Видимо, можно себе представить два основных типа возникновения новых функций: либо возникает новый признак, который приобретает в соответствующих условиях какое-либо функциональное значение, либо уже существующий орган приобретает новую, ранее не свойственную ему функцию.

Первый случай описан А. Г. Креславским [1977] на примере возникновения рисунка на надкрыльях у жука-листоеда. Неравномерность распределения пигмента на поверхности надкрыльев возникает как побочный эффект структурированности самой поверхности. Пигмент скапливается в углублениях, возникающих при формировании внешнего слоя надкрыльев, и образует упорядоченный рисунок из мелких пятен и точек. Первично такой рисунок не имеет собственного функционального (адаптивного) значения. Однако он может маскировать или демаскировать жука на окружающем фоне. В таком случае он приобретает собственное функциональное значение: либо покровительственное, либо сигнальное (опознание особями своего вида, предостерегающая окраска и т. д.). С приобретением собственного функционального значения начинается эволюция рисунка — по вновь возникшей функции идет отбор, рисунок становится упорядоченным и не связанным со структурой поверхности надкрыльев.

Второй способ возникновения новых функций наблюдается, когда орган приобретает не свойственную ему ранее функцию путем разделения уже существующей функции на две или более самостоятельных функции без изменения структуры. Так, например, жаберная полость двустворчатых моллюсков выполняет две основные функции — дыхания и захватывания пищи. Реснич-

ный эпителий жабр создает ток воды, который одновременно омывает жабры и несет пищу к ротовому отверстию. У ряда видов моллюсков жаберная полость стала, кроме того, выводящей камерой: молодь проходит в ней все стадии развития — от личицы до молодого животного.

Подобное расширение функций оказывается возможным потому, что органы, вынужденные функционировать, обеспечивая жизнедеятельность организма, в широком диапазоне условий окружающей среды обладают избыточностью, обеспечивающей нормальное функционирование в экстремальных условиях. Обеднение воды кислородом или органической взвесью компенсируется усилением тока через жаберную полость. В нормальных условиях этого тока достаточно, чтобы снабдить кислородом и пищей не только взрослого моллюска, но и его потомство.

По всей вероятности, таким же образом произошло расширение функций жаберных дуг позвоночных при возникновении челюстноротых. Связанное с интенсификацией дыхания, т. е. с усилением тока воды, выталкиваемой из ротоглоточной полости через жаберные щели и омывающей жабры, увеличение подвижности жаберных дуг в эволюции позвоночных достигается двумя способами. Во-первых, истончением и увеличением эластичности нерасчлененных дуг у круглоротых и, во-вторых, расчленением на подвижные друг относительно друга отделы более мощных дуг у челюстноротых. Расчлененная жаберная дуга при выталкивающем водном сжатии глотки складывается и обеспечивает большую амплитуду движения, но при этом сжимающаяся дуга оказывается способной удерживать в глотке комки пищи, не давая им уноситься с током воды через жаберные щели и засорять жабры. На этой основе третья жаберная дуга превратилась в челюсти, тогда как две передние редуцировались, освобождая место для ее увеличения.

Из двух приведенных примеров видно, что интенсификация функций может приводить не только к уменьшению числа функций органа, но и к расширению функций за счет избыточности системы по отношению к условиям функционирования.

Пойдет ли эволюция органа по пути уменьшения числа функций или по пути расширения функций, зависит от того, в каких условиях оказывается данный орган. В стабильных условиях среды происходит уменьшение числа функций, в колеблющихся (требующих больших функциональных нагрузок) — расширение.

Итак, в основе самой возможности функциональной дифференциации организации в ходе филогенеза лежат два принципа: мультифункциональность и множественное обеспечение биологически важных функций. Практически при всех перестройках организации в ходе филогенеза отдельных органов и их систем прослеживается интенсификация функций, которая означает лишь то, что по данной функции идет движущий отбор. Интенсификация функций, как правило, приводит к специализации

ЭВОЛЮЦИЯ МЕХАНИЗМОВ ЗАХВАТЫВАНИЯ ПИЩИ И ДЫХАНИЯ АМФИБИИ

А. С. Северцов

Биологический факультет МГУ

органов, т. е. к уменьшению числа функций данного органа, наблюдающемуся в тех случаях, когда условия функционирования данного органа стабильны. Существует ряд типов перестройки органов, замедляющих снижение мультифункциональности. Все они основаны на принципе множественного обеспечения функций. Вместе с тем имеется два способа расширения числа функций. Первый из них основан на возникновении новых признаков, не имеющих первоначально собственного функционального значения и формирующихся как побочный результат коррелятивной перестройки других функциональных систем. Второй основан на приобретении органом дополнительных функций через интенсификацию главной функции в колеблющихся условиях среды.

Литература

- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
- Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы грызунов и принципы компенсации функций.— ДАН СССР, 1961, т. 136, № 6, с. 1494—1497.
- Дарвин Ч. Происхождение видов.— Полн. собр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 3.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954.
- Дорн А. Принцип смены функций. М. Огиз, 1937.
- Креславский А. Г. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов.— Зоол. журн., 1977, т. 54, № 7, с. 1043—1056.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Северцов А. С., В. Е. Соколов. Дыхание бесхвостых амфибий и его роль в эволюции низших наземных позвоночных.— Зоол. журн., 1972, т. 51, № 9, с. 1361—1369.
- Северцов А. С., В. Е. Соколов. Соотношение дыхательных поверхностей в газообмене хвостатых амфибий и его значение в эволюции группы.— Зоол. журн., 1976, т. 53, № 3, с. 402—411.
- Тимофеев-Рессовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М.: Наука, 1969.
- Plate L. Deszendenz theorie b. Handbuch der Natur. Jena, 1912.

Возникновение наземных позвоночных явилось одним из важнейших этапов эволюции. Вызванные им изменения структуры и энергетики биогеоценозов наложили глубокий отпечаток на все дальнейшее развитие биосферы. Кроме того, столкновение позвоночных, одной из наиболее прогрессивных групп животных, с разнообразными и изменчивыми условиями наземно-воздушной среды обитания привело к быстрой эволюции этой группы, в ходе которой возникли все высшие Vertebrata и в конечном итоге человек. Значением возникновения Tetrapoda и обусловлено бурное развитие исследований, посвященных этому этапу эволюции позвоночных.

Несмотря на сложность реконструкции филогенеза низших наземных позвоночных и экологических условий, в которых он протекал, прогресс изучения этой проблемы уже столь значителен, что позволяет анализировать биологические и функциональные причины преобразований организации амфибий в ходе освоения ими суши. Такой анализ в свою очередь позволяет корректировать реконструкции филогенеза, сделанные на основании морфологических данных, так как снижает неопределенность интерпретации филогенетического значения признаков [Юдин, 1974]. Непосредственным объектом изучения послужили подязычный аппарат и язык [Северцов, 1961—1968, 1970, 1971, 1972а, б]. Оба органа, образующие дно ротовой полости, почти не исследованы с точки зрения функциональной анатомии, а тем более функциональной эволюции. Вместе с тем морфология их описана настолько полно, что потребовалось уточнение гомологии лишь немногих скелетных элементов и мышц. Оба органа играли в эволюции низших Tetrapoda большую роль: и у рыб и у амфибий они выполняют две важнейшие функции — дыхания и захватывания пищи. Поскольку воздух — среда, в 770 раз менее плотная и приблизительно в 40 раз более богатая кислородом, чем вода, эволюционные перестройки морфологии и механизмов действия подязычного аппарата и языка неизбежно должны отражать процесс освоения суши позвоночными. Кроме того, строение обоих органов тонко характеризует связи организма с окружающей средой, поэтому изучение функциональных преобразований в эволюции этих органов дает возможность ответить на вопросы, как и почему происходила перестройка рассматриваемых морфофункциональных систем и каким образом на каждом этапе филогенеза низших Tetrapoda морфология подязыч-

¹ См. сводки, посвященные принципам и типам филогенетических изменений органов [Северцов, 1939; Догель, 1954; Шмальгаузен, 1969].

² Исключение составляют родословные книги домашних животных.

ного аппарата и языка влияла на последующую эволюцию амфибий. На этой основе сделана попытка уточнения существующих представлений об условиях возникновения и дальнейшего филогенеза низших Tetrapoda, а также дана схема филогенеза группы.

Исследование проведено на подъязычном аппарате и языке 9 видов Urodela и 16 видов Anura.

Изучался газообмен (потребление кислорода и выделение углекислоты) у 4 видов Urodela и 7 видов Anura. Последовательно определяли: общий газообмен, газообмен с выключенными легкими, газообмен с выключенными легкими и ротоглоточной полостью (кожное дыхание). Это позволило оценить удельное значение кожного дыхания в общем газообмене.

Для исследования механизмов действия подъязычного аппарата и языка применяли киносъемку движений при дыхании и захватывании пищи, запись суммарных миограмм сокращения мышц в дыхательном цикле. На основе всех этих данных строились векторные схемы действия мышц при дыхании и захватывании пищи. Морфология подъязычного аппарата и языка, а также их преобразования в ходе онтогенеза исследованы на серийных срезах и на препарированных объектах.

Захватывание пищи и дыхание амфибий

Ловля добычи

Амфибии — хищники, способные добывать корм в двух средах: на суше и в воде. Под водой и Anura и Urodela используют два способа охоты: крупную добычу они схватывают челюстями, а мелкую всасывают с током воды. Струя воды, несущая пищу, возникает благодаря резкому увеличению объема ротовой полости, которое достигается при одновременном открывании рта и опускании дна ротоглоточной полости. При питании на суше, так же как и под водой, амфибии хватают крупную добычу челюстями. Ловля мелкой добычи происходит посредством выбрасывания изо рта клейкого языка. Как удалось показать при помощи киносъемки, выбрасывание языка свойственно и Hynobiidae и Salamandridae, т. е. этот способ охоты присущ не только Anura и Plethodontidae, но и всем остальным не неотеничным Urodela. Факт выбрасывания языка объясняет способность Urodela ловить мелкую, быстро движущуюся добычу.

Втягивание добычи в рот с током воды (этот механизм очень сходен с механизмом ловли добычи рыбами, подстерегающими хищниками и личинками Urodela) унаследовано амфибиями от их предков — кистеперых рыб надотряда Rhipidistia. От них же унаследовано и схватывание крупной добычи челюстями. Механизм выбрасывания языка развился в ходе эволюции самих амфибий. Возникновение этого способа охоты позволило амфибиям не только в воде, но и на суше употреблять в пищу мелких, бы-

стро движущихся животных, главным образом членистоногих.

Благодаря наличию всех вышеуказанных способов добывания пищи амфибии обладают очень широкой, а потому и устойчивой кормовой базой, что обеспечивает им возможность выдерживать конкуренцию и с Amniota, и с рыбами.

Дыхание

Амфибии используют три взаимно дополняющие друг друга дыхательные поверхности: легкие, слизистую ротоглоточной полости и кожу. Кожное дыхание пассивное, легкие и ротоглоточная полость подвергаются активной вентиляции, осуществляющейся на основе нагнетательного насоса — таких же, как при всасывании добычи, колебаний дна ротоглоточной полости. При ротоглоточном дыхании опускание дна рта приводит к втягиванию воздуха через ноздри, а поднятие — к выталкиванию его в атмосферу. Колебания дна рта при ротоглоточном дыхании часты (более 100 в минуту) и незначительны по амплитуде. Благодаря им в ротоглоточной полости постоянно находится чистый воздух. При легочном дыхании колебания дна рта относительно редки (менее 10 в минуту), но по амплитуде значительно превосходят ротоглоточные. Опускание дна рта приводит к всасыванию воздуха в ротовую полость через ноздри. Затем ноздри закрываются и открывается гортанная щель. В результате выдыхаемый из легких воздух смешивается в ротовой полости с атмосферным и эта смесь при поднятии дна рта проталкивается обратно в легкие. Излишек смешанного воздуха после закрывания гортани и открывания ноздрей удаляется в атмосферу продолжающимся поднятием дна рта. Во время пребывания под водой легкие служат резервуаром кислорода: воздух многократно перекачивается из легких в ротовую полость и обратно, при этом, как показано многими авторами, усваивается практически весь кислород.

При помощи последовательного отключения дыхательных поверхностей удалось выяснить, что и у Anura и у Urodela кожа имеет ведущее значение в выведении углекислоты, обеспечивая у всех исследованных хвостатых амфибий до 100%, а у бесхвостых — от 50 (*B. viridis*) до 73% (*R. temporaria*) ее выделения. По потреблению кислорода кожное дыхание у Urodela также более интенсивно: через кожу поглощается от 90 (*Hynobius keyserlingii*) до 100% (*Onychodactylus fischeri*) O_2 . Среди исследованных Anura лишь у *R. temporaria* через кожу поступает 53% кислорода, у остальных видов — меньше. Хвостатые амфибии обладают более выраженной, чем бесхвостые, способностью регулировать интенсивность кожного дыхания. Потребление кислорода через слизистую рта наиболее интенсивно у безлегочных Urodela и достигает у Plethodontidae (по данным американских авторов) 25%. У Anura оно не превышает 13% (*R. esculenta*). Легкие у Anura обеспечивают от 75 (*R. esculenta*) до

53% (*R. temporaria*) потребления кислорода. У *Urodela* отключение легких полностью компенсируется интенсификацией кожного дыхания.

Таким образом, у амфибий существует баланс трех дыхательных поверхностей. У *Urodela* кожное дыхание играет в газообмене ведущую роль и по выведению углекислоты и по поглощению кислорода, тогда как у *Apuga* по потреблению кислорода основное значение имеет ротоглоточно-легочный комплекс, а кожа обеспечивает преимущественно выделение CO_2 . Удельное значение кожного дыхания выше у видов, обитающих в стациях с постоянно высокой влажностью воздуха (*O. fischeri*, *R. temporaria*, *Bufo bufo*), ниже у видов, более засухоустойчивых (*B. viridis*) и тесно связанных с прогреваемыми, бедными кислородом водоемами (*R. esculenta*).

Все три дыхательные поверхности современных амфибий функционировали у *Rhipidistia*. В условиях сильно прогреваемых, бедных кислородом водоемов, где жили эти рыбы, ротоглоточно-легочный комплекс имел значение дополнительного (к жабрам) источника получения кислорода, а кожа служила дополнительным органом выделения из организма углекислоты. Только в процессе освоения суши кожа приобрела значение органа потребления кислорода. Редукция жабер, происходившая в процессе становления *Tetrapoda*, обусловила интенсификацию газообмена через все три оставшиеся дыхательные поверхности. Однако, поскольку древнейшие наземные позвоночные, как и современные амфибии, накачивали воздух в легкие при помощи колебаний дна ротоглоточной полости, служивших рыбам для вентиляции жабер, эта полость оказалась в наилучших условиях вентиляции. Наличие кожного газообмена, неизбежное при амфибиотическом образе жизни и нагнетательном насосе легочного дыхания, обусловило проницаемость и влажность кожи амфибий (что не могло не ограничить их распространение на суше), а также сохранение примитивного строения легких, не имеющих альвеолярной структуры, трахей и бронх.

Произошедшее в начале мезозоя измельчение амфибий повысило благодаря изменению соотношения объема и поверхности тела роль кожного дыхания, увеличив тем самым стенобионтность этих животных. У *Urodela* в отличие от *Apuga* кожный газообмен стал основным. Это явилось предпосылкой для редукции легких у тех видов хвостатых амфибий, которые живут в наиболее благоприятных для кожного дыхания условиях. Повышение удельного значения кожного дыхания стало одной из причин биологического регресса *Urodela*. В настоящее время насчитывается около 2300 видов бесхвостых и всего около 200 видов хвостатых амфибий. Приблизительно из 40 родов *Urodela* 16 ведут водный образ жизни, а из оставшихся 24 родов 15 представлены одним-двумя — обычно эндемичными — видами. Приведенные цифры свидетельствуют об общей для всех хвостатых амфибий трудности существования на суше. Если же учесть, что баланс дыхательных поверхностей амфибий лабилен, прихо-

дится признать, что объяснение интенсификации кожного дыхания *Urodela* следует искать не в особенностях их местообитаний, а в особенностях механизма легочного дыхания.

Биомеханика подъязычного аппарата и языка хвостатых амфибий

Опускание дна ротовой полости, служащее для всасывания воздуха при дыхании (и для создания тока воды при питании под водой), происходит путем поворота подъязычного аппарата передним краем вниз. И при ротоглоточном и при легочном дыхании это движение является результатом сокращения *m. sternohyoideus*, ретрагирующего копулу и задние рога, и *m. subarcualis rect. I*, удерживающего на месте дистальные концы согнутого *posterior*. Сокращение обеих мышц необходимо потому, что у *Urodela* копула неподвижно соединена с задними рогами, но не связана с передним — единственными элементами подъязычного скелета, которые посредством *lig. hyoquadratum* прикреплены к черепу. В ряду исследованных хвостатых амфибий (от *Hynobiidae* до *Salamandridae*) эволюция механизма опускания дна рта выразилась главным образом в повышении экономичности этого движения, определяемой установлением оптимальных пространственных соотношений скелетных элементов и мышц подъязычного аппарата.

Поднимание дна рта при ротоглоточном и легочном дыхании происходит по-разному. При ротоглоточном дыхании *m. intermandibularis, post.*, *m. interhyoideus ant.* и *m. geniohyoideus lat.* напрягают и тем самым приподнимают дно рта. При легочном дыхании, кроме перечисленных мышц, сокращаются *m. geniohyoideus med.*, *m. sternohyoideus* и *m. subarcualis rect. I*. *M. geniohyoideus med.* поднимают медиальную, наиболее сильно простирающуюся часть дна ротовой полости. Однако вследствие редукции у взрослых *Urodela urohyale*, к которому эта мышца прикрепляется у личинок, опору ей создает сокращение *m. sternohyoideus*. *M. subarcualis rect. I* сокращается, чтобы предотвратить ретракцию подъязычного аппарата под действием *m. sternohyoideus*. В результате при накачивании воздуха в легкие мышцы, поднимающие дно рта, испытывают двойную нагрузку: они вынуждены преодолевать сопротивление не только воздуха, проталкиваемого в легкие — область высокого давления, но и мышц, опускающих дно ротовой полости. Таким образом, механизм вентиляции легких у хвостатых амфибий приводит к нецелесообразным затратам мышечной энергии и, следовательно, является инадаптивным. Наличием такого механизма объясняется интенсификация кожного дыхания у *Urodela*, создавшая предпосылки для редукции легких у ряда форм.

Как сказано выше, ловля мелкой добычи на суше осуществляется хвостатыми амфибиями при помощи языка. При про-

тракции язык поворачивается на 180° , накрывает добычу сверху. При ретракции языка прилипшая к нему добыча втягивается в рот; дальнейшая ретракция (каудальнее исходного положения) транспортирует ее к пищеводу. И протракция и ретракция языка обусловлены горизонтальными движениями задних рогов и копулы, с которой язык связан посредством специальных хрящей (*radii ant. et post*) и *m. hyoglossus*. Протракция происходит под действием *m. subarcualis rect.* I и *m. geniohyoideus lat.* Ретракция языка (вместе с копулой) осуществляется сокращением *m. sternohyoideus*. Собственные мышцы языка — *m. genioglossus* и *m. hyoglossus* играют в захватывании пищи подчиненную роль: изменяют конфигурацию спинки языка, способствуя приклеиванию и удержанию добычи.

Описанный механизм движений языка обусловлен тем, что у взрослых *Urodela* копула утрачивает свойственную их личинкам шарнирную, не допускающую горизонтальных движений связь с гиоидной дугой, а также редукцией *urohyale*. Первое обеспечивает возможность протракции копулы, второе — ее ретракции каудальнее исходного положения. Таким образом, именно становление механизма выбрасывания языка определило у хвостатых амфибий инадаптивную эволюцию механизма вентиляции легких.

В ряду исследованных форм эволюция механизма захватывания пищи выразилась в обособлении заднего и бокового краев языка от дна ротовой полости (что обеспечивало большую подвижность этого органа), в полной утрате копулой *Salamandridae* скелетной связи с гиоидной дугой (еще сохраняющейся у *Hypobiidae* в виде *fillae copulae*), в окончательной редукции у вышших *Salamandridae* (*Triturus*) остатка заднего конца *urohyale* — *os triquetrum*.

Биомеханика подъязычного аппарата и языка бесхвостых амфибий

Опускание дна ротоглоточной полости, служащее для всасывания воздуха при дыхании (и для создания тока воды при питании под водой), происходит у *Anura*, как и у *Urodela*, путем поворота подъязычного аппарата в сагитальной плоскости передним краем вниз. И при ротоглоточном и при легочном дыхании это движение осуществляется сокращением *m. sternohyoideus*, ретрагирующего гиоидную пластинку, и *m. m. petrohyoidei post.*, удерживающих на месте неподвижно соединенные с гиоидной пластинкой задние рога подъязычного аппарата. Сокращение *m. m. petrohyoidei post.* необходимо потому, что у взрослых *Anura* гиоидная пластинка связана с черепом посредством нитевидных S-образно изогнутых передних рогов, не препятствующих любым движениям подъязычного аппарата. Поднимание дна ротовой полости и при ротоглоточном и при легочном дыхании

осуществляется действием *m. intermandibularis post.*, *m. interhyoideus ant.* (уплощающих дно рта), *m. petrohyoideus ant.*, подтягивающего гиоидную пластинку вверх, и *m. geniohyoideus*, поворачивающего ее передним краем вверх (возвращающего подъязычный скелет в исходное положение).

Поворот подъязычного аппарата передним краем вниз у примитивных *Anura* — *Discoglossidae* и *Pelobatidae* — сопровождается заметным дорсальным смещением этого органа, что снижает эффективность движения опускания дна рта. Эволюция механизма этого движения выразилась прежде всего в уничтожении дорсального смещения, благодаря возникновению у *Hylidae*, *Bufo*nidae и *Ranidae* фиксированной оси вращения подъязычного аппарата в результате противопоставления дорсальных волокон *m. sternohyoideus* и *m. petrohyoideus post.* I. У *Ranidae* и *Bufo*nidae расположение задних рогов становится более вертикальным, что приближает направление вектора *m. sternohyoideus* и равнодействующей *m. m. petrohyoidei post.* к антипараллельному и снижает дорсальное смещение. Эволюция механизма поднимания рта выразилась главным образом в усилении *m. intermandibularis post.* — основной мышцы, проталкивающей воздух в легкие. Параллельно шло увеличение площади гиоидной пластинки, увеличивавшее площадь воздействия подъязычного аппарата на дно ротовой полости. Таким образом, механизм вентиляции легких у *Anura* в отличие от *Urodela* развивался прогрессивно.

Язык у бесхвостых амфибий в отличие от хвостатых не связан с подъязычным аппаратом, но находится в тесном контакте с симфизом нижней челюсти. Среди исследованных видов наиболее просто устроен язык у *Bombina*. Он не имеет свободного конца и при захватывании добычи лишь подтягивается вперед и поворачивается задним краем вверх, оставаясь при этом позади симфиза нижней челюсти. Это движение осуществляется путем взаимодействия *m. genioglossus* и мышц подъязычного аппарата с *sinus sublingualis* — лимфатической полостью¹, дивертикулы которой пронизывают всю толщу языка. *M. genioglossus* сжимает и протрагирует язык, который становится упругим в результате повышения давления в *s. sublingualis*. Одновременно *m. geniohyoideus* поворачивает симфиз нижней челюсти, что приводит к повороту языка; опора *m. geniohyoideus* на подъязычном скелете обеспечивается сокращением *m. sternohyoideus*; *m. intermandibularis post.* оказывает давление на дно *s. sublingualis* и, поднимая дно рта, создает условия для наиболее эффективного воздействия *m. geniohyoideus* на симфиз нижней челюсти.

У *Pelobatidae* и *Hylidae* язык, имеющий свободный задний конец, при ловле добычи выбрасывается, поворачиваясь на 180° и более. Поворот языка обусловлен главным образом поворотом симфиза нижней челюсти, а также взаимодействием *m. genioglossus* с *s. sublingualis*: в начале протракции мышца сжимает

язык, но при повышении давления в *s. sublingualis* огибающие эту полость снаружи мышечные пучки получают опору, распрямляют язык и выбрасывают его за пределы рта.

У *Ranidae* и *Bufo*nidae язык не только выбрасывается, но и удлиняется, что обусловлено проталкиванием части лимфатической жидкости дивертикулов *s. sublingualis* в конец языка под действием вентрального поперечного слоя *m. genioglossus*. Кроме того, у *Ranidae* и *Bufo*nidae независимо и параллельно развивается базальная порция *m. genioglossus*, которая уплотняет основание языка и дополнительно повышает давление в *s. sublingualis*.

Возвращение языка в ротовую полость, его ретракция определяются у всех исследованных *Anura* обратным поворотом симфиза нижней челюсти под действием *m. intermandibularis ant.* и сокращением *m. hyoglossus*, сопровождаемым постепенным расслаблением *m. genioglossus* и мышц подъязычного аппарата. На последних этапах ретракции языка происходит ретракция и подъязычного аппарата, которая освобождает пространство для заворачивающегося вокруг переднего края гиоидной пластинки *m. hyoglossus*. В результате свободный конец языка (а у *Bombina* весь язык) оттягивается каудально и транспортирует пищу к пищеводу.

Таким образом, в ряду *Anura* прослеживается прогрессивное развитие не только механизма дыхания, но и механизма захватывания пищи. Причинами, определившими саму возможность прогресса обоих механизмов, явились утрата языком тесной связи с подъязычным аппаратом, главной функцией которого стало дыхание, и прикрепление языка к подвижному симфизу нижней челюсти.

По строению подъязычного аппарата и языка *Urodela* примитивнее *Anura*, однако общность происхождения механизмов дыхания и захватывания пищи у обоих отрядов несомненна. Морфологическое сходство прослеживается вплоть до гомологии *s. sublingualis*, функциональное — до единства принципов дыхательных движений (колебания в сагиттальной плоскости под действием *m. sternohyoideus* и *m. intermandibularis post.*) и поворота языка при протракции спинкой вниз. Однако механизмы, характерные для бесхвостых амфибий, невозможно рассматривать как результат дальнейшей эволюции механизмов, свойственных *Urodela*. Различия в морфологии подъязычного аппарата и языка с такой точки зрения необъяснимы. Для их объяснения необходимо установить, чем были вызваны перестройки, создавшие базу прогрессивной эволюции механизмов дыхания и захватывания пищи у *Anura*.

¹ Гомологичная полость обнаружена в основании языка *Hynobiidae*.

Происхождение и эволюция подъязычного аппарата и языка низших *Tetrapoda*

Гомология скелета и мышц подъязычного аппарата амфибий

Основные различия в строении подъязычно-жаберного аппарата личинок *Anura* и *Urodela* формируются в процессе его раннего онтогенеза. У хвостатых и бесхвостых амфибий закладки висцеральных дуг расположены трансверсально. Однако у *Urodela* по мере перемещения рта с вентральной стороны эмбриона на конец морды и выпрямления головного конца тела вслед за ротовым отверстием смещаются рострально и медиальные части висцеральных дуг. В результате гиоидная и жаберные дуги постепенно приобретают косое положение: их связанные с копулой (*basihyobranchiale*) концы к началу активного питания располагаются ростральнее и вентральнее латеральных. У *Hynobiidae* *hypohyalia* сначала лежат под углом к *ceratohyalia*: медиальные, соединенные с *basihyobranchiale* концы находятся каудальнее концов, контактирующих с *ceratohyalia*. К началу активного питания *hypohyalia* поворачиваются и становятся продолжением *ceratohyalia*. В таком положении они закладываются у всех высших *Urodela*. Между *hypohyalia* и передним концом *basihyobranchiale* развивается единственное подвижное сочленение подъязычного скелета личинок *Urodela*, которое функционально представляет собой шарнир, допускающий вращение, но не смещение относительно друг друга указанных хрящей.

Косое расположение висцеральных дуг допускает лишь один способ опускания дна ротоглоточной полости — поворот гиоидной дуги передним концом вниз в сагиттальной плоскости, который происходит под действием ретрагирующего копулу *m. sternohyoideus*. Задний конец гиоидной дуги при этом удерживается связками: *lig. hyoquadratum* и *lig. hyomandibulare* (таблица), соединяющими подъязычный аппарат с черепом. Поднимание дна рта осуществляется при сокращении *m. intermandibularis post.* и *m. m. interhyoidei ant. et post.* *M. geniohyoideus*, толкая копулу вперед, возвращает гиоидную дугу в исходное положение.

У бесхвостых амфибий рот в течение всей личиночной жизни остается нижним, поэтому висцеральные дуги, в том числе и гиоидная, сохраняют исходное трансверсальное положение. Вместе с тем развитие длинного, приспособленного к перевариванию растительной пищи кишечника приводит к смещению закладки сердца в область жаберных щелей, что вызывает ростральное смещение и сближение висцеральных дуг. В результате гиоидная дуга вступает в контакт с *quadratum* и возникает гиоквадратный сустав, *hypohyalia* сливаются друг с другом (но не охрящевевают), образуя *pars reuniens*, *copula II* (*basihyobranchiale*) остается короткой, а сближенные *hyobranchialia I, II* объединяются и, вторично разрастаясь, формируют гипобранхиальную пластинку

59

—	m. genioglossus
—	m. hyoglossus
m. m. subarcuales rect. I, IV	m. subarcuales rect. I
m. transversus ventr. IV	—
m. m. subarcuales obl. II, III	m. subarcuales obl. (Hynobiidae)
m. m. levatores arc. branch.	—
m. ceratohyoideus ext.	—
—	—
—	—
—	—
Личинки	Взрослые
—	—
ceratohvale	cornu anterior
pars reuniens	manubrium cornu ant. + pl.
—	hyoideum
—	—
ceratobranchialia I—IV	—
pl. hypobranchialis (hb I—II)	{ pr. alaris + pl. hyoideum
—	{ pr. posterolateralis (hb I)
basihyobranchiale	{ cornu posterior (hb II)
urohyale (киль)	planum hyoideum (центр. часть)
—	—
—	—
copula I	—
m. intermandibularis ant.	m. intermandibularis ant.
m. intermandibularis post.	m. intermandibularis post.
m. interhyoideus ant.	m. interhyoideus ant.
—	—
—	—
m. geniohyoideus	m. geniohyoideus
m. sternohyoideus	m. sternohyoideus
m. genioglossus	m. genioglossus
m. hyoglossus	m. hyoglossus
m. m. subarcuales rect. I, IV	—
m. transversus ventr. IV	—
m. m. subarcuales obl. II, III	—
m. m. levatores arc. branch.	m. m. petrohyoidei I—IV
рудимент у Discoglossidae	—
m. orbitohyoideus	—
m. hyoangularis	—
—	m. omohyoideus

Anura

(см. табл.) Трансверзальное расположение гиоидной дуги обусловило у головастика совершенно иной, чем у личинок Urodela, механизм опускания дна рта. Ceratohyalia опускаются в трансверзальной плоскости, поворачиваясь в гиоквадратных суставах под действием m. orbitohyoideus. Поднимание дна рта происходит под действием m. interhyoideus ant., опускающего латеральные и тем самым поднимающего расширенные медиальные концы ceratohyalia. Для предотвращения смещений ceratohyalia во фронтальной плоскости у головастика возникла copula I — хрящевое образование, стягивающее передние выступы этих хрящей. Таким образом, у личинок Анура развился весьма своеобразный механизм движений подъязычно-жаберного аппарата, обусловленный их приспособлением к питанию растительной пищей.

Подъязычно-жаберный аппарат кистеперых рыб и стегоцефалов

Скелет подъязычно-жаберного аппарата описан [Jarvik, 1954, 1963, 1972] у двух представителей Rhipidistia: Glyptolepis (Porelepiiformes) и Eusthenopteron (Osteolepiiformes). Применение к подъязычно-жаберному аппарату кистеперых рыб результатов функционального анализа этого органа у амфибий показывает, что у Rhipidistia опускание дна рта происходило, как и у личинок Urodela, путем поворота гиоидной дуги в сагиттальной плоскости под действием m. sternohyoideus. Важной особенностью строения гиоидной дуги Rhipidistia было расположение hypohyalia под углом к ceratohyalia, что допускало известную горизонтальную подвижность копулы. Это положение и рекапитулируется в раннем онтогенезе Hynobiidae.

По строению подъязычно-жаберного аппарата к личинкам Urodela более близок Glyptolepis, чем Eusthenopteron. У Glyptolepis был короткий единый базальный элемент — basihyobranchiale, к которому прикреплялось длинное тонкое urohyale, жаберных дуг было четыре, причем hypobranchiale IV прикреплялось не к копуле, а к hypobranchiale III. Подъязычно-жаберный аппарат Eusthenopteron сочетал черты примитивности (два basale + urohyale, независимое прикрепление к ним пяти жаберных дуг) с признаками высокой специализации (наличие подъязычного стержня впереди базальных элементов, продольного канала в первом basale, вертикальной пластинки urohyale). Морфофункциональный анализ подъязычного скелета Eusthenopteron показал, что его строение не является исходным для конструкции этого органа у личинок Анура, как считал Ярвик [Jarvik, 1963]. Специфичность строения подъязычно-жаберного аппарата Eusthenopteron объясняется наличием у него огромного первичного языка, который поддерживался подъязычным стержнем и для управления которым был необходим очень мощный m. sternohyoideus, прикреплявшийся к вертикальной пластинке urohyale.

Сходство подъязычно-жаберного аппарата у *Glyptolepis* и личинок *Urodela* и своеобразие этого органа у *Eusthenopteron* не свидетельствуют о происхождении *Tetrapoda* от *Porolepiformes*: у менее специализированных, среднедевонских *Osteolepiformes* строение подъязычного аппарата не могло существенно отличаться от конструкции, свойственной *Glyptolepis*.

Подъязычно-жаберный аппарат стегоцефалов известен только по остаткам его скелета у неотеничных видов, сохранивших личиночное строение ротоглоточной области. В литературе [Bystrow, 1938, Moodie, 1916, Nilsson, 1946, Sollas, 1920, Williston, 1908] описаны остатки подъязычно-жаберного скелета ряда представителей *Lepospondyli* — группы, исходной для *Urodela*, — и *Labyrinthodontia* — предков Анига. По строению подъязычного скелета и те и другие почти не отличались от личинок *Urodela*. Механизм действия подъязычно-жаберного аппарата личинок стегоцефалов был основан на поворотах гиоидной дуги в сагиттальной плоскости (как у *Rhipidistia* и личинок *Urodela*). Основная функция подъязычно-жаберного аппарата личинок стегоцефалов заключалась в захватывании пищи (дыхание осуществлялось при помощи наружных жабер). Видимо, у взрослых *Lepospondyli* и *Labyrinthodontia* подъязычный аппарат, формировавшийся в процессе метаморфоза, был устроен сходно с этим органом у хвостатых амфибий.

Единство организации подъязычно-жаберного аппарата стегоцефалов не может рассматриваться как доказательство тесного родства Анига и *Urodela* (теория «*Lissamphibia*»). Напротив, наличие у *Lepospondyli* *hyobranchiale* III, отсутствовавшего у *Labyrinthodontia*, и присутствие у *Labyrinthodontia* связи *ceratohyale* со *stapes* [Шишкин, 1969, 1970], неизвестной у *Lepospondyli*, свидетельствуют о дальнейшей независимой, параллельной эволюции дивергировавших от общего корня обоих стволов низших *Tetrapoda*.

Таким образом, подъязычный аппарат современных Анига сформировался в процессе становления именно данного отряда и искать объяснение своеобразия его строения, за отсутствием палеонтологических данных, можно лишь путем изучения преобразований этого органа в метаморфозе.

Онтогенез подъязычного аппарата и языка амфибий (развитие в период метаморфоза)

Хвостатые амфибии

Характерный для личинок *Urodela* подъязычно-жаберный аппарат подвергается в процессе метаморфоза глубоким перестройкам, приводящим к формированию органа, свойственного взрослым животным. Один комплекс преобразований связан со становлением горизонтальной подвижности подъязычного аппарата,

необходимой при питании на суше. Эта подвижность возникает в ходе метаморфоза главным образом благодаря редукции *gohyale* и шарнирного сочленения гиоидной дуги с копулой, причем у всех исследованных форм сначала восстанавливается свойственное предкам расположение *Hyohyalia* под углом к *ceratohyalia*, а затем у *Hypobiidae* *hyo* элементы вытягиваются в нитевидные *fillae copulae*, у *Ambystomidae* и *Salamandridae* дистальные концы *hyohyalia* редуцируются и от них остаются лишь *radii ant.* — небольшие хрящики, укрепляющие связь языка с копулой.

Преобразования мышц, связанные с усилением горизонтальной подвижности подъязычного аппарата, сводятся к дифференциации *m. interhyoideus ant.*, из которого выделяется *m. geniohyoideus lat.*, а также к усилению *m. sternohyoideus* и *m. subarcualis rect. I*.

Все перестройки подъязычного аппарата *Urodela*, вызванные усилением его горизонтальной подвижности, теснейшим образом связаны с развитием языка, который возникает в метаморфозе путем объединения железистого поля и первичного языка, способного перемещаться по горизонтали (благодаря движениям копулы). Объединение обеих структур создает дефинитивный язык — орган ловли и транспортировки добычи.

Другой комплекс преобразований подъязычного аппарата обусловлен становлением механизма дыхания воздухом. В ходе метаморфоза зарастают жаберные щели и редуцируются задние жаберные дуги. В перестройках, связанных с механизмом дыхания, также наблюдается ряд признаков, имеющих значение реверсий. Так, у *Urodela* резорбируется возникающая в процессе эволюции их личинок *lig. hyomandibulare*, но сохраняется унаследованная от предков *lig. hyoquadratum*, исчезают *commissura terminales* и дорсальные гребни *ceratobranchialia* — новоприобретения личинок; в результате на промежуточных стадиях метаморфоза на некоторое время восстанавливаются свойства предкам *Tetrapoda* соотношения жаберных дуг.

Прогрессивным развитием механизма дыхания вызваны: расширение *ceratohyale*, увеличивающее площадь воздействия подъязычного аппарата на дно рта, становление оптимальных пространственных соотношений элементов подъязычного скелета и связанные с редукцией жаберных дуг перестройки мускулатуры.

С момента выхода на сушу эволюция механизмов захватывания пищи у личинок и у взрослых *Tetrapoda* пошла в различных направлениях. У взрослых амфибий развилась горизонтальная подвижность подъязычного аппарата, а у личинок совершенствовался механизм опускания дна рта. Эти различные направления преобразований вызвали необходимость перестройки подъязычного аппарата в метаморфозе.

Бесхвостые амфибии

Характерный для личинок Апуга подъязычно-жаберный аппарат претерпевает в процессе метаморфоза еще более кардинальные изменения, чем у *Urodela*. Среди тесно взаимосвязанных морфогенетических процессов, обуславливающих дефинитивное строение дна ротовой полости Апуга, можно выделить две основные группы признаков, важных для анализа филогенеза подъязычного аппарата и языка.

1. **Признаки, определяемые исходной онтогенетической базой** — строением подъязычно-жаберного аппарата и языка головастиков. Короткая плоская *corula* II (*basihyobranchiale*), тесно связанная с превратившимися в пластинку *hyobranchialia*, окончательно утрачивает свою самостоятельность и входит в состав образованной материалом хрящей гиоидной пластинки. Возникновение гиоидной пластинки привело к тому, что у большинства Апуга (за исключением *Pelobatidae*) наблюдается не расширение, как у *Urodela*, а истончение *ceratohyalia*. Развившийся у личинок контакт гиоидной дуги с осевым черепом (гиоидный сустав) сохраняется и у взрослых животных: восходящая ветвь переднего рога формируется за счет материала суставного выступа *ceratohyale*. Косвенно конструкция подъязычно-жаберного скелета личинок обусловила появление *proc. alaris* — дополнительного расширения подъязычного аппарата, образующегося из материала гиоидной пластинки. Полная редукция поджаберной мускулатуры, ненужной при наличии единой гиоидной пластинки, сохранение связи *m. geniohyoideus* с подъязычным скелетом, контакт *m. m. retrohyoidei* с задними рогами также определяются особенностями строения подъязычно-жаберного аппарата головастиков. Ранее (на стадии личинки) развитие дефинитивного языка Апуга определило гетеротопию закладки *m. hyoglossus*, возникающего от *m. geniohyoideus*, а не от *m. sternohyoideus*, как у *Urodela*. Сама утрата языком связи с подъязычным аппаратом, приводящая к становлению своеобразного механизма движений этого органа у Апуга, также обусловлена в первую очередь личиночной особенностью — коротким *basihyobranchiale*. Аппарат рostrальных хрящей головастиков использован у взрослых Апуга для сохранения подвижности симфиза нижней челюсти, обеспечивающей повороты языка.

Все перечисленные признаки показывают [Северцов, 1968, 1970], что ценогенетическая эволюция личинок Апуга настолько преобразила подъязычно-жаберный аппарат, что эти изменения, исчезая в ходе онтогенеза, как и свойственно ценогенезам, т. е. утрачивая личиночные функции и подвергаясь перестройке и уничтожению, тем не менее в значительной степени определяют строение и механизм действия подъязычного аппарата взрослых животных.

2. **Комплекс появляющихся в метаморфозе признаков**, которые подчеркивают сходство строения и механизмов действия

подъязычного аппарата у *Anura* и *Urodela*. Среди этих особенностей прежде всего следует отметить восстановление из *paris reuniens* оформленных *hypophyalia* и расположение их под углом к *ceratohyalia*, как у *Rhipidistia* и *Urodela*. *Ceratohyalia* взрослых Апуга также, несмотря на все отличия, больше, чем у личинок, похожи на соответствующие хрящи хвостатых амфибий. В процессе метаморфоза вновь возникает утраченное личинками Апуга косое положение *ceratohyalia* по отношению к продольной оси тела. У *Pelobates* сходство с *Urodela* простирается вплоть до исчезновения связи *hypo-* и *ceratohyalia* и расширения последних. *Hyobranchialia* именно в ходе метаморфоза восстанавливают свою самостоятельность. Даже редукция *urohyale* протекает у Апуга сходно с этим процессом у *Urodela*: последним исчезает задний конец хряща. *M. intermandibularis post.*, *m. interhyoideus ant.* и *m. sternohyoideus*, сильно измененные в ходе эволюции головастиков, в метаморфозе восстанавливают форму и расположение, характерные для этих мышц у *Urodela*. Несмотря на все обусловленные ценогенетической эволюцией головастиков различия, процессы морфогенеза языка у Апуга также сходны с теми, что наблюдаются у *Urodela*: сходно идет обособление его краев, сходно (как у *Hypobiiidae*) формируется *s. sublingualis*. Даже мышцы языка, которые у личинок Апуга не были соединены со скелетными элементами, в процессе метаморфоза восстанавливают свойственные *Urodela* связи: *m. genioglossus* — с симфизом нижней челюсти, а *m. hyoglossus* — со скелетом подъязычного аппарата.

Все эти особенности морфогенеза на какой-то период времени возвращают соотношения мышц и хрящей к исходным, показывая, что у предков Апуга (очевидно, у *Rhachitomi*) подъязычный аппарат имел строение, более, чем у современных бесхвостых амфибий, сходное со строением этого органа у *Urodela*.

Способ выбрасывания языка Апуга с поворотом его спинкой вниз также можно рассматривать как реверсию. У *Urodela* необходимость поворота и связанное с этим обособление заднего края языка обусловлены протракцией его вместе с копулой. У Апуга язык не соединен с копулой и поворачивается спинкой вниз при выбрасывании благодаря взаимодействию *m. genioglossus s. sublingualis* и повороту симфиза нижней челюсти. Развитие такого механизма объяснимо только в том случае, если предположить, что у предков Апуга задний край языка уже был обособлен сильнее переднего.

Наиболее разительное сходство проявляется в восстановлении у взрослых бесхвостых амфибий механизма дыхательных движений, основанного, как и у *Urodela*, на поворотах подъязычного аппарата в сагиттальной плоскости, происходящих под действием главным образом *m. sternohyoideus* и *m. intermandibularis post.*, а не *m. orbitohyoideus* и *m. interhyoideus ant.*, поворачивающих у личинок ветви гиоидной дуги в трансверсальной плоскости. Это изменение в ходе метаморфоза принципа дыхательных дви-

жений подъязычного аппарата функционально не оправдано: для обеспечения горизонтальной подвижности сорула II достаточно редукции сорула I при сохранении механизма поворота ceratohyalia в трансверсальной плоскости. Однако подъязычный аппарат Апига претерпевает гораздо более глубокую перестройку, приводящую к восстановлению механизма, свойственного и Urodela, и древнейшим Tetrapoda. Иными словами, здесь снова наблюдается реверсия: восстанавливается присущий предкам механизм дыхательных движений, и затем уже он подвергается дальнейшим эволюционным преобразованиям.

Появление в метаморфозе бесхвостых амфибий признаков сходства с хвостатыми как в процессах становления подъязычного аппарата и языка, так и в их дефинитивном строении и механизме действия может свидетельствовать только об одном: конструкция дна ротовой полости и его дериватов у Апига в ходе филогенеза формировалась на базе конструкции, свойственной Urodela (точнее, очень близкой к ней) и лишь вторично измененной при ценогенетической эволюции личинок. У Апига, так же как у Urodela, в метаморфозе сначала восстанавливаются особенности, присущие исходной группе, а затем эти анцестральные признаки либо снова исчезают, оказываясь только этапом морфогенеза, необходимым для последующего формообразования, либо сохраняются более или менее неизменными, включаясь в дефинитивные морфофункциональные системы дыхания и захватывания пищи, либо, наконец, подвергаются дальнейшей перестройке, вызванной прогрессивной эволюцией этих систем.

Филогенез подъязычно-жаберного аппарата и языка

У личинок Rhipidistia, обладавших наружными жабрами, главной функцией подъязычно-жаберного аппарата было захватывание пищи (наружные жабры вентилируются независимо от движений дна ротоглоточной полости). Напротив, у взрослых рыб дыхание было главной функцией подъязычно-жаберного аппарата, хотя он служил и для ловли мелкой добычи (крупная захватывалась челюстями). Механизм движения подъязычно-жаберного аппарата при выполнении обеих функций был одинаковым. Разница заключалась лишь в том, что для ловли добычи нужны сильные и нерегулярные движения, а для дыхания — медленные и равномерные колебания.

Уже у Rhipidistia происходила редукция жаберных дуг: исчезали epibranchialia, редуцировалась пятая жаберная дуга (вместе с жаброй и жаберной щелью), hyobranchiale IV терял связь с копулой и прикреплялся к hyobranchiale III. Эти изменения увеличивали подвижность подъязычного аппарата, т. е. были полезны прежде всего при сильных движениях дна рта у личинок кистеперых. Поскольку взрослым Rhipidistia было свойственно гулярное дыхание, при котором вода проходит главным образом сквозь

вентральные отделы жаберных щелей, редукция epibranchialia не снижала жизнеспособности взрослых рыб: исчезновение задней жаберной щели компенсировалось у них наличием легочного и ротоглоточного газообмена. Слияние базальных элементов также было полезно прежде всего личинкам — оно обеспечивало лучшую передачу на гиоидную дугу действия m. sternohyoideus и m. geniohyoideus.

У личинок кистеперых рыб подъязычно-жаберный скелет был хрящевым, сочленения между его элементами, за исключением двух — между hyuro и ceratohyale и между hyorhyale и basihyobranchiale, были неподвижными. Hyorhyale лежало под углом к ceratohyale. Язык представлял собой складку слизистой, одевавшую hyorhyalia и передний конец копулы. Только у взрослых кистеперых рыб висцеральный скелет окостеневал, а между его элементами возникали подвижные сочленения.

Таким образом, уже у предков наземных позвоночных намечается расхождение путей приспособления подъязычно-жаберного аппарата личинок и взрослых животных. С началом освоения суши эти пути разошлись еще сильнее. У личинок совершенствовался механизм вертикальных движений дна рта, служивший для захватывания пищи. На базе строения подъязычно-жаберного аппарата личинок Rhipidistia сформировалась конструкция этого органа, характерная для личинок низших Tetrapoda, у которых при сохранении неразвитости сочленений возникли дополнительные связи задних концов жаберных дуг — comissura terminales, слились собственно копула (basihyobranchiale) и urohyale, изменилось положение hyorhyalia и частично редуцировалась поджаберная мускулатура (см. таблицу). Большая часть перечисленных изменений произошла в процессе становления Tetrapoda. Далее у Lepospondyli и Labyrinthodontia параллельно осуществлялся лишь поворот hyorhyalia.

Подъязычный аппарат взрослых Tetrapoda сформировался на базе строения этого органа, свойственного взрослым Rhipidistia. Видимо, первой его перестройкой была редукция сочленения между basihyobranchiale и urohyale, что сразу создало возможность горизонтальных движений и тем самым транспортировки пищи в глубь рта. В процессе освоения суши возникло железистое поле языка — орган, фиксировавший в ротовой полости мелкую добычу (беспозвоночных). Его объединение с первичным языком произошло уже у Ichthyostegalia в результате необходимости транспортировки добычи в глубь рта. Только после этого от переднего конца m. sternohyoideus обособился m. hyoglossus. M. genioglossus развился раньше, вместе с железистым полем. Так сформировался дефинитивный язык Tetrapoda. Для вентилиции легких древнейшие Tetrapoda использовали тот же механизм, что и при гулярном дыхании. Необходимость создания высокого давления внутри рта для проталкивания воздуха в легкие привела к быстрому исчезновению жаберных щелей, что обусловило возможность редукции поддерживающих их жаберных дуг;

это в свою очередь облегчало горизонтальные движения подъязычного аппарата. Таким образом, основные черты подъязычного аппарата взрослых низших Tetrapoda сложились в процессе освоения суши, причем довольно быстро — вероятно, к концу девона.

Последующая эволюция подъязычного аппарата взрослых амфибий на протяжении всего палеозоя протекала медленно. Она выразилась главным образом в дальнейшей редукции *geniohyale* и, возможно, в изменениях передних и задних рогов. Однако связь *hyohyalia* и с копулой, и с *ceratohyalia* сохранялась. Язык служил лишь для транспортировки пищи внутри рта, а механизм дыхательных движений был таким же, как у *Rhipidistia*. Благодаря наличию скелетной связи гиоидной дуги с копулой последняя при поднимании дна рта автоматически возвращалась в исходное положение.

Второй период более быстрой перестройки подъязычного аппарата и языка связан со становлением отрядов современных амфибий. В филогенезе *Urodela* было окончательно утрачено шарнирное соединение гиоидной дуги с копулой, что привело к возникновению инадаптивного механизма вентиляции легких, но обеспечило выбрасывание языка, сформировались *radii post.* и *m. geniohyoideus lat.* Видимо, в этот же период происходила редукция окостенений подъязычного аппарата. Гораздо более глубоким изменениям подвергся подъязычный аппарат в процессе становления *Апуга*, главным образом из-за перестройки этого органа у личинок. Именно личиночная эволюция обусловила разобщение языка и подъязычного аппарата, а тем самым прогрессивную эволюцию механизмов не только захватывания пищи, но и дыхания.

Таким образом, в филогенезе подъязычного аппарата и языка амфибий можно выделить два периода более быстрых и глубоких его перестроек. Первый период связан со становлением наземных позвоночных и выразился в развитии приспособлений к питанию мелкой добычей и дыханию в воздушной среде. Второй период связан со становлением современных *Апуга* и *Urodela* и выразился в развитии механизмов дистантного захватывания мелкой добычи и окончательном формировании свойственного каждому отряду механизма дыхания. Этот этап пришелся на начало мезозоя и был связан с измельчением амфибий и изменением баланса дыхательных поверхностей в пользу кожного газообмена. Оба этапа меньше сказались на эволюции подъязычно-жаберного аппарата личинок *Urodela*. Но подъязычный аппарат личинок *Апуга* изменился очень сильно в результате приспособления к фитофагии, вызванного, согласно И. И. Шмальгаузену [1964], оттеснением предков бесхвостых амфибий в горные местообитания и размножением их в быстрых потоках, бедных зоопланктоном.

Филогенез амфибий в свете данных по эволюции механизмов дыхания и захватывания пищи

Экологический аспект происхождения *Tetrapoda*

С самого начала становления *Tetrapoda* способы дыхания не только сами перестраивались, но и в значительной степени определяли возможности распространения и жизни на суше, ограничивая амфибий лишь более или менее влажными местообитаниями. Напротив, возникновение и прогрессивная эволюция дефинитивного языка обеспечивали амфибиям расширение кормовой базы за счет использования мелких беспозвоночных, т. е. способствовали освоению суши.

Таким образом, изучение механизмов дыхания и захватывания пищи позволяет характеризовать положение низших *Tetrapoda* в окружающей среде. Поэтому представляется целесообразным проанализировать на основе изложенных в предыдущих разделах данных экологический аспект проблемы происхождения наземных позвоночных и их филогенетические связи (рис. 1).

Две основные группы костных рыб: *Actinopterygia* и *Sarcopterygia* разошлись, видимо, в силуре, как группы, осваивавшие пелагиаль (лучеперые) и мелководье (мясистоплавниковые). Об этом свидетельствует сохранение легких у всех *Sarcopterygia* и их преобразование в гидростатический орган у *Actinopterygia*.

Освоение *Sarcopterygia* бедных кислородом, заросших и мелководных пресных водоемов обусловило сохранение у них всех четырех дыхательных поверхностей и развитие сложных парных плавников. *Dipnoi* и *Crossopterygia* разошлись, видимо, как бентофаги (двоякодышащие) и хищники (кистеперые). Иными словами, *Crossopterygia* сохранили первичный способ питания. Разделение самих кистеперых на три отряда: *Coelocanthiformes*, *Porolepiformes* и *Osteolepiformes* — связано, видимо, с освоением разных глубин и разных способов охоты. Во всяком случае, лишь *Coelocanthiformes* смогли в перми приспособиться к жизни в море. Специализация *Porolepiformes* как придонных подстерегающих хищников началась, видимо, раньше чем *Osteolepiformes* [Воробьева, 1972].

Все авторы, обсудившие причины и экологическую обстановку выхода позвоночных на сушу, считают, что этот процесс был медленным и протекал в условиях теплого климата — засушливого, по мнению одних, или влажного, по представлениям других. Наиболее обоснованной выглядит вторая точка зрения. Ей соответствует высказанная Ингером [Inger, 1957] и поддержанная Л. П. Татариновым [1965, 1972] гипотеза, согласно которой причиной освоения суши была пищевая конкуренция среди кистеперых рыб. Проведенные исследования эволюционных преобразований подъязычного аппарата и языка у низших позвоночных да-

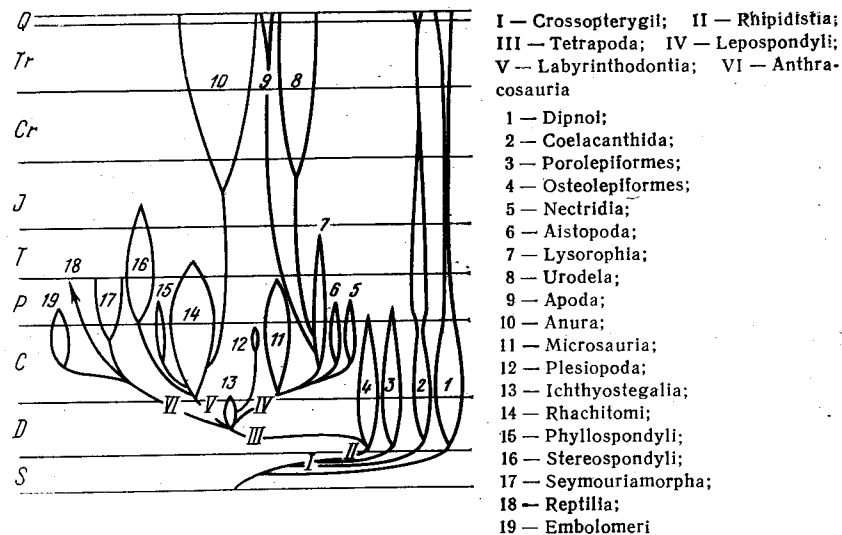


Рис. 1. Филогенез низших наземных позвоночных

ют возможность конкретизировать эту гипотезу. В условиях острой пищевой конкуренции и преследования со стороны более крупных хищников происходило приспособление мелких Rhipidistia к жизни на прогреваемых мелководьях, у уреза воды, где использование легких не было затруднено опасностью обнаружения себя при всплытии к поверхности воды. Чем ближе они держались к берегу, тем большую роль играли органы дыхания воздухом, тем слабее был пресс хищников, тем лучше обеспеченность пищей: беспозвоночными, которые могли служить кормовой базой именно мелким Rhipidistia. Продолжая эту линию, легко представить себе освоение заболоченных и просто влажных местообитаний (псилофитовых ценозов [Татаринов, 1972]) мелкими, приспособившимися к жизни у уреза воды формами, возможно особями более молодых возрастов (но не личинками) Gyroptychiinae — подсемейства из отряда Osteolepiformes, которое Э. И. Воробьева [1972] рассматривает в качестве возможных предков Tetrapoda.

Представление о том, что непосредственными предками Tetrapoda были мелкие рыбы, снимает значительную часть затруднений, возникающих при предположении, что к жизни вне воды приспособивались крупные (около 1 м) хищные животные, как это часто подразумевается при сопоставлении Eusthenopteron и Ichthyostega. Мелкие формы должны были меньше страдать от возрастания относительного веса тела в воздушной среде, т. е. они были способны передвигаться, дышать легкими и питаться вне воды, причем именно для мелких животных беспозвоночные и на суше могли служить надежной кормовой базой.

Высказанное представление ставит вопрос о филогенетическом положении крупных, малоподвижных хищников — Ichthyostega. Анализ организации Ichthyostega приводит к выводу, что это животное, будучи экологически переходной формой, филогенетически таковой не являлось. Сравнение с нижнекарбовыми стегоцефалами, а также с Hesperoherpeton показывает, что Ichthyostegi были боковой ветвью дивергенции древнейших Tetrapoda. Основной пищей им служили более мелкие, переходные между рыбами и Tetrapoda животные. На этой базе возникает представление о том, что между Gyroptychiinae и карбовыми амфибиями существовал веер адаптивной радиации переходных форм, названный фауной уреза воды. Фауна уреза воды и дала начало основным ветвям эволюции Tetrapoda, тогда как сама она вымерла, оказавшись зажатой в узкой адаптивной зоне между Rhipidistia и амфибиями. К этой фауне, видимо достаточно обширной, принадлежали из известных палеонтологических форм Ichthyostegalia, в объеме этой группы, по Конжуковой [1964], т. е. семейства Ichthyostegidae и Acanthostegidae, а также, видимо, Plesiosauria. Несмотря на то что Hesperoherpeton обнаружен в верхнекарбовых отложениях, примитивность его морфологии [Peabody, 1958; Eaton, Stewart, 1960] позволяет рассматривать это животное как реликт фауны уреза воды. Начиная с нижнего карбона дивергенция амфибий приводила к освоению ими все более разнообразных экологических ниш, в результате чего сформировались три основные группы амфибий: батрахозавры, лабиринтодонты и лепоспондиальные.

С батрахозаврами, точнее, с отрядом антракозавров связано возникновение рептилий. Известные палеонтологические подотряды антракозавров, Embolomeri и Seymouriamorpha не являются предками рептилий: эмболомеры — вторичноводные животные, сеймуриаморфы морфологически близки к рептилиям, но, во-первых, по-видимому, обладали водной личинкой и развитием с метаморфозом (Discosauriscus), а во-вторых, были современниками древнейших пресмыкающихся. Основой становления рептилий послужило наличие у антракозавров поясничных и крестцовых ребер, что позволило переходить к разрешающему насосу легочного дыхания при активном увеличении объема полости тела. Это в свою очередь вело к снижению роли кожного и ротоглоточного газообмена, что повышало сухоустойчивость животных. Вторичные зародышевые оболочки и плотные оболочки яиц, видимо, возникли после перехода к сухопутному образу жизни.

У стегоцефалов (хищников, у которых главным способом ловли добычи являлось схватывание ее челюстями) основной функцией подъязычного аппарата оставалось дыхание. Чем крупнее было животное, тем меньшую роль играл кожный газообмен. Вместе с тем у крупных форм и нагнетательный насос легочного дыхания из-за большого объема воздуха был менее эффективным. Отсюда частные случаи вторичноводного образа жизни амфибий в течение всего палеозоя. Для более активной жизни

на суше требовалась интенсификация легочного дыхания, возможная лишь с помощью разрешающего насоса, который и начал развиваться у предков рептилий. Стегоцефалы же (и *Lepospondyli*, и *Labyrinthodontia*) из-за амфибиотического образа жизни испытывали необходимость в выведении углекислоты через кожу, т. е. у них функционировали все три унаследованные от *Rhipidistia* дыхательные поверхности. Благодаря этому у древних амфибий остался нагнетательный насос легочного дыхания, так как только он обеспечивал ротоглоточный газообмен, и началась редукция ребер, которая закрыла им путь развития разрешающего насоса, обусловив сохранение баланса трех дыхательных поверхностей. Строение позвонков наиболее многочисленной группы стегоцефалов — *Labyrinthodontia* — непосредственно связывает ее с *Ichthyostegidae* и через них с *Osteolepiformes*. Среди лабиринтодонтов *Rhachitomi*, включающие наибольшее число и разнообразие семейств, дали начало Апига. Возможно, *Dolesepeton* [Bolt, 1969] может рассматриваться как один из этапов становления бесхвостых (но не хвостатых) амфибий [Шишкин, 1969]. Две другие группы: *Phillospondyli* и *Stereospondyli* — испытывали вторичноводную специализацию.

Филогенетические связи предков современных хвостатых и безногих амфибий — *Lepospondyli* — не ясны, что во многом способствовало развитию полифилетических теорий происхождения *Tetrapoda*. Имеются лишь эмбриологические данные, позволяющие вывести строение лепоспондильного позвоночника из рахитомного, *Lepospondyli* — из *Ichthyostegalia* [Шмальгаузен, 1964]. Среди самих *Lepospondyli* (если исключить вслед за Татариновым [1964] из их состава *Microsauria*) лишь *Lisogophia* могут претендовать на положение группы, исходной для современных отрядов *Nectridia* и *Aistopoda* — высоко специализированных вторичноводных.

Измельчание амфибий в мезозое, с одной стороны, привело к усилению кожного дыхания, а с другой — определило в связи с изменением кормовой базы развитие выбрасывающегося языка. В результате в трех основных ветвях эволюции низших наземных позвоночных сложилась своеобразная ситуация. У *Amniota* (и их предков) сохранилась первичная связь языка с подъязычным аппаратом, но развился разрежающий насос легочного дыхания. Это привело к интенсификации легочного дыхания и обеспечило рептилиям окончательное завоевание суши. У Апига исчезла связь языка с подъязычным аппаратом, однако сохранился примитивный нагнетательный насос легочного дыхания и, следовательно, баланс трех дыхательных поверхностей, но с преобладанием легочного газообмена. Это было обусловлено приспособлением Апига (точнее, их непосредственных предков) к жизни в горных местностях [Шмальгаузен, 1964], где они испытывали меньшее давление со стороны рептилий. Именно адаптацией к жизни на течении и питанию водорослями обусловлена морфология кишечника и подъязычного аппарата головастиков, по-

вливавшая на механизм ловли добычи и питания взрослых Апига. У *Urodela*, испытавших период адаптации к полуроящему образу жизни [Шмальгаузен, 1964], напротив, сохранились и связь языка с подъязычным аппаратом, и нагнетательный насос легочного дыхания. Последнее обусловило наличие баланса трех дыхательных поверхностей, в котором из-за развития инадаптивного механизма вентиляции легких преобладающее значение получило кожное дыхание. В результате *Urodela* оказались наиболее стенобионтными из трех обсуждаемых групп *Tetrapoda*, что наложило отпечаток на всю их дальнейшую эволюцию, определив биологический регресс этого отряда.

Факторы, определявшие направление филогенеза амфибий

Адаптивная зона амфибий, несмотря на значительное разнообразие экологических ниш, занимаемых видами этого класса, ограничена теми условиями среды, в которых организмы представителей современных отрядов позволяют им существовать. На протяжении всего филогенеза амфибии были хищниками, питающимися и в воде и на суше. С другой стороны, так как с момента своего возникновения амфибии использовали для дыхания легкие, слизистую рта и кожу, их распространение на суше всегда было лимитировано влажными местообитаниями.

Для амфибий в целом характерна жизнь в двух средах: эмбриональное и личиночное развитие, как правило, протекает в воде, взрослые животные большую часть годового цикла обычно проводят на суше. Неустойчивость условий в этой пограничной адаптивной зоне очевидна. Недаром из 82 известных в настоящее время ископаемых и современных семейств земноводных не менее 40 полностью или частично состоят из вторичноводных видов. Многочисленные попытки приспособления разных видов амфибий этого класса к жизни либо только в воде, либо только на суше не привели к крупным эволюционным изменениям самих амфибий. Это указывает на наличие достаточно жестких границ адаптивной зоны амфибий.

В благоприятных условиях карбона и перми амфибии подвергались довольно широкой адаптивной радиации (из верхнего девона известно 2 семейства, к концу карбона — 20). В это время широту их адаптивной радиации сдерживало несовершенство приспособлений к жизни на суше: легочное дыхание было развито слабо, язык не выбрасывался из ротовой полости. Однако часть *Anthracosauria* уже начала приспосабливаться к полностью наземной жизни, что обусловило становление рептилий, известных по палеонтологическим находкам с середины карбона. Появление пресмыкающихся означало возникновение «сухопутной» границы адаптивной зоны амфибий, т. е. преградило им путь дальнейшего освоения суши. Формирование сухопутной границы закончилось, видимо, к середине пермского периода: с этого вре-

мени наблюдается сокращение разнообразия амфибий, сопровождаемое быстрым увеличением разнообразия рептилий. Водная граница адаптивной зоны амфибий формировалась, вероятно, несколько медленнее. Ее становление связано с прогрессивной эволюцией лучеперых рыб, преимущество которых перед стегоцефалами определялось более активным образом жизни и прямым индивидуальным развитием.

С момента установления этих границ эволюция амфибий могла продолжаться только по пути дальнейшего приспособления в пределах уже занятой ими адаптивной зоны — на грани воды и суши. В результате сохранения баланса трех дыхательных поверхностей и редукции ребер в кайнозой амфибии оказались неспособными покинуть свою адаптивную зону уже не только из-за наличия биотических барьеров, но в основном из-за очень глубокого приспособления к амфибиотическому образу жизни. В настоящее время сама организация амфибий ограничивает широту их адаптивной радиации. Вместе с тем приспособленность амфибий к жизни на грани двух сред столь высока, что она обусловила не только выживание этого класса, несмотря на наличие и высших Tetrapoda, и высших рыб, но и известный биологический прогресс, главным образом Апиуга. Последнее обусловлено двумя факторами: разделением механизмов дыхания и захватывания пищи и ценогенетической эволюцией личинок. У личинок Апиуга развитие механизма измельчания пищи расширило кормовую базу: головоастки перешли от фитофагии к эврифагии. В результате бесхвостые амфибии получили возможность размножаться в любых водоемах, т. е. освоили новые местообитания.

Литература

- Воробьева Э. И. Остеолепиморфные кистеперые СССР и общие проблемы морфологии и эволюции рипидистий: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: Палеонтол. ин-т АН СССР, 1972.
- Конжукова Е. Д. Подкласс Apsidospondyly. Апсидоспондилы. В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964, с. 60—133.
- Северцов А. С. Эволюция гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий. — Тр. ЗИН АН СССР, 1968, т. 46, с. 125—168.
- Северцов А. С. К вопросу об эволюции онтогенеза. — Журн. общ. биол., 1970а, т. 31, № 2, с. 222—235.
- Северцов А. С. Эволюция механизма дыхательных движений бесхвостых амфибий. — Зоол. журн., 1971б, т. 50, вып. 1, № 89—104.
- Северцов А. С. Механизм движений подъязычного аппарата и возможные причины редукции легких у хвостатых амфибий. — Зоол. журн., 1972а, т. 51, вып. 1, с. 94—112.
- Северцов А. С. Становление ароморфоза. — Журн. общ. биол., 1972б, т. 34, № 1, с. 21—35.
- Татаринов Л. П. Отряд Microsauria. Микрозавры. — В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964, с. 164—171.
- Татаринов Л. П. Происхождение земноводных. — Природа, 1965, № 12, с. 25—31.
- Татаринов Л. П. Экологические факторы происхождения земноводных. — В кн.: Проблемы эволюции, Новосибирск: Наука, 1972, т. 2.

- Шишкин И. А. 1969. Морфология брахиоподных лабиринтодонтов и проблемы структурной эволюции низших тетрапод: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Палеонтологический ин-т АН СССР, 1969.
- Шишкин И. А. Происхождение Апиуга и теория «лссамфибий». — В кн.: Материалы по эволюции низших наземных позвоночных. М.: Наука, 1970, с. 30—44.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964.
- Юдин К. А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных. — Тр. ЗИН АН СССР, 1974, т. 53, с. 5—28.
- Bolt J. R. Lissamphibian origin: Possible Protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. — Science, 1969, vol. 166, N 3907, p. 888—891.
- Bystrow A. P. Dvinosaurus als neoterische Form der Stegocephalen. — Acta zool., 1938, Bd. 19, N 1/2, S. 209—294.
- Eaton T. H., Jr., Stewart P. L. A new order of fish-like Amphibian from the Pennsylvanian of Kansas. — Univ. Kans. Publ. Mus. Natur. Hist., 1960, vol. 2, N 4, p. 217—240.
- Inger R. F. Ecological aspects of the origin of the tetrapods. — Evolution, 1957, vol. 11, N 3, p. 373—376.
- Jarvik E. On the visceral skeleton in Eusthenopteron with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. — Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. Ser. 4, 1954, Bd. 5, N 1, s. 1—104.
- Jarvik E. The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapods and the diphyletic origin of the tetrapod tongue. — Kgl. sven. vetenskapsakad. handl., Ser. 4, 1963, Bd. 9, N 1, s. 1—74.
- Jarvik E. Middle and upper devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to Glyptolepis greenlandica n. sp. and discussion on the structure of the head in the Porolepiformes. — Medd. Gronland, 1972, Bd. 187, N 2, s. 1—307.
- Moodie R. L. The Coal measures amphibia of North America. — Publ. Carnegie Inst., Washington, 1916, vol. 238, p. 1—222.
- Nilsson. A new find of Gerrothorax rhaeticus Nilsson, a plagiosaurid from the Rhaetic of Scania. — Lunds. Univ. Arskr. N. F., 1946, vol. 42, N 10, p. 1—42.
- Peabody F. E. An embolomorous Amphibian in the Garnett fauna (Pennsylvanian) of Kansas. — J. Palaeontol., 1958, vol. 32, p. 571—573.
- Sollas W. On the structure of Lysorophus as exposed by serial sections. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 1920, vol. 209, p. 481—527.
- Williston S. V. Lysorophus a Permian Urodele. — Biol. Bull., 1908, vol. 15, p. 229—240.

ОРГАНИЗМ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ МОРФОЛОГА

В. В. Малахов

Биологический факультет МГУ

Развитие морфологии началось еще на заре становления биологии как науки. Расцвет морфологии приходится главным образом на XIX в. В настоящее время морфологические дисциплины в биологии в значительной степени уступили первенство физиологии, биохимии, молекулярной биологии. Бурное развитие химии в конце XVIII — начале XIX в. еще в то время поставило биологов перед необходимостью определить соотношение морфологии и химии в живых организмах. Вскоре после открытия обмена веществ в живых организмах выдающийся сравнительный анатом Ж. Кювье писал: «Итак, жизнь есть вихрь, то более быстрый, то более медленный, более сложный или менее сложный, увлекающий в одном и том же направлении отдельные молекулы. Но каждая отдельная молекула вступает в него и покидает его, и это длится непрерывно, так что форма живого вещества более существенна, чем материал» [Cuvier, 1817, цит. по: Беклемишев, 1970]. Приводя эту цитату из Кювье, выдающийся морфолог нашего времени В. Н. Беклемишев добавляет образное сравнение: «Живой организм не обладает постоянством материала — форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы меняются, форма остается». В этих словах заключена мысль о форме как проявлении важнейшего регуляторного свойства живых организмов.

При изучении биологических объектов мы сталкиваемся с гигантским разнообразием форм. Мир живого — это бесконечный, меняющийся во времени океан форм. Задачей морфологии как научной дисциплины является отыскание порядка, выявление закономерностей в этом океане форм. Многовековая практика изучения биологических объектов показывает, что процессы и структуры в живых организмах являются адаптивными, т. е. направленными на сохранение и выживание вида в данных условиях среды. Логично поэтому попытаться выявить закономерности многообразия форм живых организмов, исходя из тех условий среды, в которых данные организмы обитают.

Действительно, внешняя форма тела, окраска, структура поверхности и много других морфологических особенностей оказываются прочно связанными с теми условиями среды, в которых данные организмы обитают. Строение различных органов, естественно, оказывается приспособленным к выполнению их функций. Это действительно помогает видеть некоторые закономерности

в морфологии живых существ. Так, например, планктонные организмы независимо от их систематического положения обладают целым рядом морфологических особенностей. Они часто прозрачны, имеют различные выросты, увеличивающие их поверхность и облегчающие парение в воде. Однако если мы попытаемся проанализировать морфологию организма с такой адаптивно-функциональной точки зрения, то увидим, что таким образом удается объяснить далеко не все особенности строения живых существ. Наиболее крупные, базисные черты строения живых организмов, такие, которые входят, например, в понятие основного плана строения, с адаптивно-функциональной точки зрения необъяснимы. И дело здесь не в том, что мы еще слабо знаем функциональное назначение тех или иных структур, а в том, что морфологические особенности, включаемые в основной план строения, однозначно не обусловлены условиями среды и образом жизни организмов в настоящее время. Поэтому организмы совершенно разных планов строения могут обитать в сходных условиях среды. Наоборот, организмы с одним планом строения ведут совершенно разный образ жизни в несходных средах.

Объяснением тех крупных морфологических черт строения организма, которые определяют весь его план строения, занимается особый отдел морфологии — сравнительная морфология. Если какая-либо структура строения не может быть понята с адаптивно-функциональной точки зрения, то она может быть объяснима в сравнительном аспекте. Следовательно, функциональный и сравнительный подход в зоологии не взаимоисключают, а дополняют друг друга. Полное понимание морфологии организма возможно только при использовании как функционального, так и сравнительного подхода.

Попробуем пояснить, что такое сравнительная морфология, на одном из примеров приложения сравнительного подхода к анализу крупной группы животного царства — вторичноротым животным. Вторичноротые — крупная группа высших многоклеточных животных, объединяющая несколько типов. Общими чертами всех вторичноротых (Deuterostomia) следует считать следующие.

Вторичноротым свойственно недетерминированное дробление радиального типа. Все закладки в эмбриогенезе вторичноротых многоклеточны. Гастрюляция (образование второго зародышевого листка) протекает путем впячивания материала эктодермы (инвагинационно). Вторичноротые — целомические животные. Целом, или вторичная полость тела, представляет собой полость, выстланную мезодермальными клетками. У вторичноротых целом формируется в онтогенезе за счет выпячивания карманов из стенки первичной кишки так называемым энтероцельным способом. У некоторых вторичноротых отверстие, идущее в первичную кишку, — бластопор — переходит позднее в анальное отверстие, а ротовое отверстие прорывается независимо от бластопора на переднем конце зародыша.

Личинки вторичноротых, как и личинки всех других многоклеточных, несут на переднем конце так называемую теменную пластинку — первичный центр концентрации нервных и чувствующих элементов. Однако в онтогенезе вторичноротых теменная пластинка редуцируется и никогда не дает начала definitivo-му мозгу. Мозг вторичноротых развивается вне связи с теменной пластинкой и поэтому может быть назван вторичным мозгом. Для других беспозвоночных животных, наоборот, чрезвычайно характерно развитие definitivo-ного мозга из нервных элементов теменной пластинки, что позволяет назвать их мозг первичным мозгом.

Тело вторичноротых дифференцировано на три основных отдела: хоботный, воротниковый и туловищный. В соответствии с расчленением тела и вторичная полость тела (целом) подразделена на три основных отдела: парные целомы хобота, воротника и туловища. Весьма характерна диссимметрия первой пары целомов вторичноротых. Левый хоботный целом — большой, правый — маленький. Одну из основных проблем морфологии вторичноротых составляет вопрос о происхождении вторичноротости. Проблема вторичного рта, по-видимому, тесно связана с проблемой происхождения сквозного кишечника. Низшие многоклеточные (кишечнополостные, плоские черви) обладают мешковидным кишечником. В онтогенезе многих первичноротых сквозной кишечник образуется за счет замыкания щелевидного бластопора. Такой способ известен для аннелид и моллюсков [Беклемишев, 1964], а также для нематод и гастротрих [Goette, 1882; Müller, 1903; Teuchert, 1968; Малахов, Черданцев, 1975]. По-видимому, нет причин отрицать рекапитуляционное значение щелевидного бластопора в пределах этих групп.

Щелевидный бластопор отмечен у форонид [Rattenbury, 1954] и брахиопод [Ковалевский, 1873; Conklin, 1902; Малахов, 1976]. Среди вторичноротых в явном виде щелевидный бластопор не отмечен. У погонофор, однако, процессы гастрюляции протекают так, что овальный бластопор, расположенный на будущей вентральной поверхности зародыша, за счет нарастания эктодермы с боков разделяется на два отверстия, одно из которых можно принять за гомолог рта, другое — ануса [Иванов, 1975]. Нечто похожее на щелевидный бластопор имеется у хордовых.

Широкое распространение щелевидного бластопора в онтогенезе различных групп животного царства позволяет предположить, что он явился одним из необходимых филогенетических этапов на пути к сквозному кишечнику. Не случайно щелевидный бластопор играет такую большую роль во многих филогенетических концепциях [Sedgwick, 1884; Naef, 1931; Snodgrass, 1938; Remane, 1950; Jägersten, 1955, 1959, 1972; Беклемишев, 1964]. Вероятно, сквозной кишечник приобретен различными стволами многоклеточных независимо. Так, по-видимому, независимо его приобрели даже разные группы первичноротых: ан-

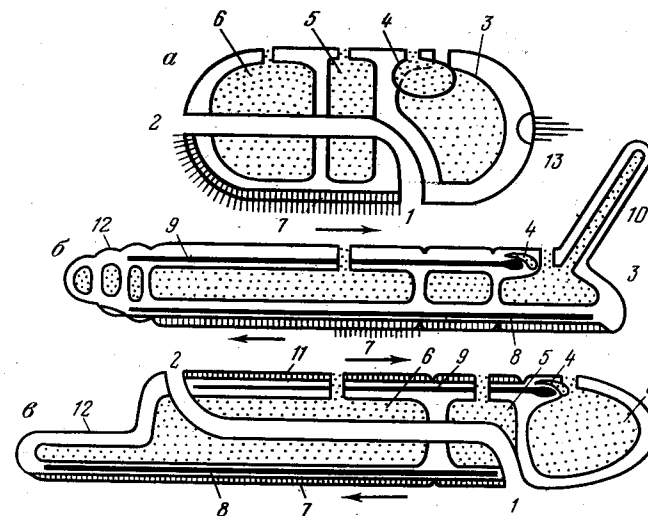


Рис. 1. Схемы организации идеализированной диплеврулы (а) погонофор (б), кишечнодышащих (в)

1 — рот, 2 — анаус; целомы и их поры: 3 — левый хоботный, 4 — правый хоботный, 5 — воротниковый, 6 — туловищный, 7 — невротрохид и брюшной нервный тяж или только брюшной нервный тяж, 8 — брюшной кровеносный сосуд, 9 — спинной кровеносный сосуд, 10 — щупальца хоботного отдела, 11 — спинной нервный тяж, 12 — четвертый постанальный отдел тела (телосома погонофора), 13 — теменная пластинка или первичный мозг

нелиды и моллюски, с одной стороны, и круглые черви — с другой.

Можно предположить, что сквозной кишечник вторичноротых также сформировался на основе щелевидного бластопора [Sedgwick, 1884; Naef, 1931; McBride, 1910; Remane, 1950; Jägersten, 1955, 1959, 1972]. При замыкании щелевидного бластопора посредине переднее отверстие превратилось в рот, а заднее в анаус. На месте сомкнувшегося бластопора можно предполагать наличие ресничной полоски — невротрохида. По линии замыкания бластопора, по-видимому, шла концентрация нервных элементов, в результате чего сформировался нервный тяж, подстилавший невротрохид. Вторичноротость можно рассматривать как результат ускорения и усовершенствования процесса формирования сквозного кишечника в онтогенезе. При этом сохранились только начальные и конечные стадии процесса, а фазы постепенного вытягивания и последующего замыкания бластопора посредине выпали из развития.

Общего предка вторичноротых можно представлять себе как существо, близкое по организации к личинке ныне живущих вторичноротых — диплевруле. Между ртом и анаусом по средней линии брюшной стороны проходил невротрохид и подстилавший его нервный тяж (рис. 1, а). Диплеврулообразный предок

обладал уже, по-видимому, билатерально-симметричным, а может быть, и сложно расчлененным целомом. В той или иной степени строение гипотетического предка вторичноротых рекапитулируется диплеврулами ныне живущих вторичноротых.

Погонофоры

В эмбриональном развитии погонофор имеет место плагиаксония: анимально-вегетативная ось яйца перпендикулярна переднезадней оси зародыша. Дробление погонофор, судя по косвенным признакам, довольно сильно детерминировано, но не может быть отнесено к спиральному типу дробления [Иванов, 1975].

Бластопор закладывается на будущей вентральной стороне зародыша, способ его замыкания за счет нарастания эктодермы с боков напоминает аналогичный процесс в онтогенезе животных с типичным щелевидным бластопором. На месте замкнувшегося бластопора у личинок погонофор формируется ресничная полоска — невротрохонд. Впоследствии по средней линии брюшной стороны, т. е. по линии замыкания бластопора, закладывается брюшной нервный тяж. Интересно, что остаток невротрохонды сохраняется у взрослых погонофор в виде ресничной полоски на границе мезо- и метасомы. Брюшной нервный тяж дает здесь расширение, подстилающее ресничную полоску. Непосредственная связь бластопора, невротрохонды и брюшного нервного тяжа, легко прослеживаемая у погонофор, представляет примитивную черту их организации.

Целомический аппарат личинки погонофор в общих чертах удовлетворяет таковому диплеврулы. От парных примордиальных целомов обособляются сначала целомы щетинконосной телосомы, затем метацили, прото- и мезоцели [Иванов, 1975]. У взрослых погонофор расчленение целома подчиняется расчленению тела. Целомы, про-, мезо- и метасомы сопоставимы с целомами хоботного, воротникового и туловищного отделов других вторичноротых. Важной особенностью целомического аппарата погонофор, сближающей его с таковым других вторичноротых, является асимметрия передней пары целомов. Левый передний целом большой и дает всю целомическую полость просомы и щупалец, тогда как правый мал и дает только перикард (рис. 1, б). Целомы щетинконосной телосомы подвергаются метамеризации. Сегментированная щетинконосная телосома погонофор выполняет роющую и заякоривающую функцию.

Как и у других вторичноротых, целомы просомы и метасомы погонофор соединяются с внешней средой парными порами, лежащими на спинной стороне тела. Целомы мезосомы со внешней средой не сообщаются (см. рис. 1).

По спинному кровеносному сосуду кровь у погонофор течет вперед, по брюшному — назад. Сердце с прилегающим к нему перикардом лежит на спинной стороне тела.

Несмотря на значительные органоэволюционные перестройки, основной план строения взрослых погонофор мало изменен по сравнению с таковым диплеврулы. Главная ось диплеврулы соответствует главной оси тела погонофор. У схематизированной диплеврулы (см. рис. 1, а) намечено три отдела тела. У погонофор задняя часть тела обособляется в виде особого четвертого отдела — телосомы.

Кишечнодышащие

Личинки кишечнодышащих (торнарии) — типичные диплеврулы. Щелевидного бластопора в эмбриогенезе кишечнодышащих не отмечено, но у молодых личинок описывается невротрохонд [Jägersten, 1972]. Метаморфоз довольно прост: главная ось личинки прямо переходит в переднезаднюю ось взрослого животного, тело разбивается на хоботный, воротниковый и туловищный отделы. Для молодых *Saccoglossus horsti* описано, что задняя часть тела образует особый заякоривающий орган — постанальный хвостик [Burdon-Jones, 1952]. Анальное отверстие смещается на спинную сторону (рис. 1, в). Неизвестно, продолжается ли в него целом, но если продолжается, то это, конечно, туловищный отдел целома. Постанальный отдел тела молодых *Saccoglossus* может рассматриваться как особый четвертый отдел, быть может гомологичный телосоме погонофор.

В соответствии с расчленением тела целом кишечнодышащих также подразделен на три отдела. Мощный хоботный целом — производное левого переднего целома торнарии. Правый передний целом преобразован в маленький перикард. Так же как и у других вторичноротых, поры хоботного, воротниковых и туловищных целомов кишечнодышащих открываются на спинной стороне тела.

Нервная система состоит из брюшного нервного тяжа (гомолога единственного тяжа погонофор) и спинного тяжа, соединенных на границе хобота и воротника и на границе воротника и туловища кольцевыми нервными тяжами.

При схематическом рассмотрении кровеносная система состоит из спинного сосуда, по которому кровь течет вперед, и брюшного сосуда, по которому кровь течет назад. Сердце вместе с окружающим его перикардом лежит на спинной стороне тела.

Взрослые кишечнодышащие — роющие формы. Основную локомоторную роль играет при этом передний хоботный отдел тела.

Крыложаберные

Эмбриональное развитие крыложаберных изучено слабо. Личинка крыложаберных имеет характерные черты диплеврулы [John, 1932]. Взрослые имеют типичное для вторичноротых раз-

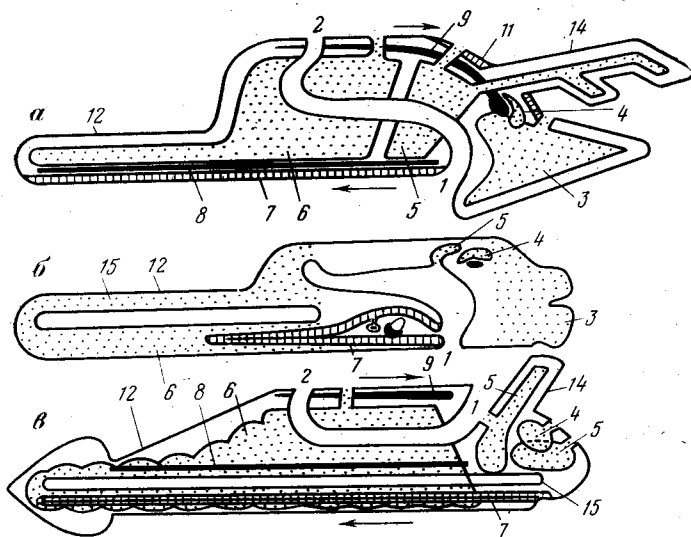


Рис. 2. Схемы организации крыложаберных (а), личинки асцидий (б), бесчерепных (в)

14 — щупальца воротникового отдела, 15 — хорда, остальные обозначения как на рис. 1

деление тела на три отдела. Хоботный отдел образует головной щит. Воротниковый отдел несет на спинной стороне руки лофофора. В примитивном случае их всего две, это же число является исходным в онтогенезе тех форм, у которых число рук увеличено. Вдоль рук идут мерцательные бороздки; спускаясь с рук, мерцательные бороздки по воротнику подходят ко рту. Туловищный отдел имеет мешковидную форму. Характерной особенностью крыложаберных является смещение анального отверстия на спинную сторону. В связи с этим у крыложаберных сильно развивается постанальный отдел тела, превращенный в мощный стебель. Стебель крыложаберных надо трактовать как осевой отдел тела: заднему концу тела диплеврулы соответствуют кончик стебля. Такая трактовка подтверждается также и тем, что брюшной нервный тяж идет по брюшной стороне стебля до его конца и на спинную сторону не переходит.

Левый передний целом дает у крыложаберных обширную полость головного щита. Правый передний целом дает маленький перикард. Целом воротника снабжает целомической полостью и руки лофофора. Туловищный отдел целома заходит в стебель (рис. 2, а). Как и у других вторичноротых, целоמודукты хоботного и воротникового отделов открываются на спинной стороне. Целоמודуктами туловищного отдела целома могут считаться половые отверстия, лежащие также на спинной стороне. Нервная система содержит длинный брюшной нервный тяж — гомолог единственного нервного тяжа погонофор и брюшного тяжа ки-

шечнодышащих. Имеется относительно короткий спинной нервный тяж — несомненный гомолог спинного тяжа кишечнодышащих. Спинной и брюшной нервные тяж соединены воротниковым нервным кольцом, от которого идут парные нервы в руки. Кровеносная система состоит из дорсального и вентрального синусов. По спинной стороне кровь течет вперед, по брюшной — назад. Перикард, выполняющий вместе с расширенной частью спинного синуса роль сердца, лежит на спинной стороне.

Бросается в глаза сходство организации кишечнодышащих и крыложаберных. Оно дополняется наличием в обеих группах жаберных щелей, а также преорального дивертикула кишечника, который иногда гомологизируют с хордой. Важным отличием указанных групп является значительно более мощное развитие у крыложаберных постанального отдела тела (стебля), чем гомологичного образования у кишечнодышащих. У *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura*, а также у вымерших граптолитов стебель — орган прикрепления. Однако среди ныне живущих крыложаберных имеются и подвижные одиночные формы — *Atubaria*. Последние ползают на головном щите, а стеблем цепляются за неровности субстрата, водоросли и т. п.

Хордовые

Нет возможности вдаваться в обсуждение многочисленных концепций о происхождении хордовых. Тот факт, что среди возможных предков хордовых называли аннелид [Dohrn, 1875], немертин [Hubrecht, 1883, 1887; Jensen, 1963; Willmer, 1974], иглокожих [Gislen, 1930; Jefferies, 1968], хелицерных [Gaskell, 1908; Patten, 1912], свидетельствует о том, что проблема происхождения хордовых является одной из самых запутанных в сравнительной морфологии и филогении животных. Безусловно, на верную дорогу в объяснении положения этой группы в системе встали в свое время Бэтсон [Bateson, 1886] и Шимкевич [1889], указывавшие на близкое родство хордовых с кишечнодышащими и другими вторичноротыми. Однако конкретное сравнение организации хордовых с таковой других групп вторичноротых наталкивается на некоторые трудности.

Хордовые лишены свободноплавающей личинки — диплеврулы, но их эмбриональное развитие сопоставимо с таковым прочих вторичноротых. Оболочники и бесчерепные, по-видимому, представляют собой две более примитивные группы хордовых. Яйцо оболочников и бесчерепных обладает предварительной структурой, позволяющей понять расположение сторон тела будущего зародыша [Conklin, 1905, 1932]. Переднезадняя ось будущего зародыша образует с анимально вегетативной осью яйца угол меньше 90°. Анимальной половине яйца соответствует передневентральная поверхность зародыша; наоборот, вегетативной — заднедорсальная (рис. 3). Заметим, что несовпадение оси

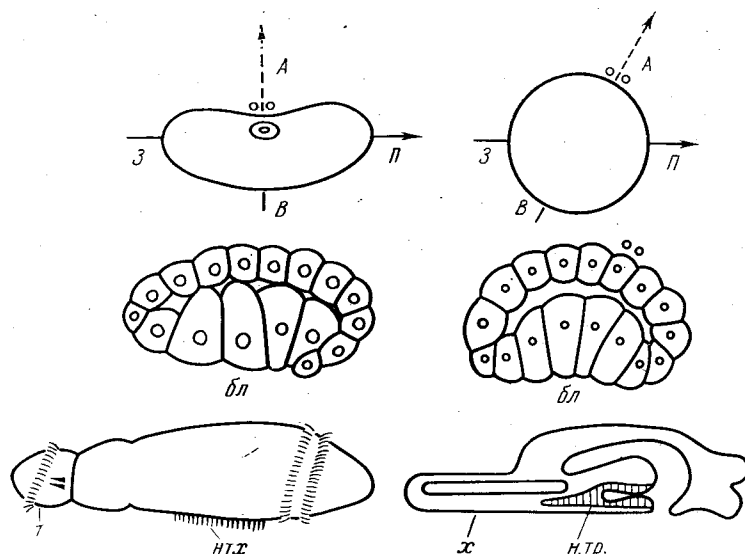


Рис. 3. Осевые отношения в развитии погонофор (а) и хордовых (б)

А — анимальный полюс, В — вегетативный полюс, П — передний конец, З — задний конец, бл. — бластопор, н.тр. — нервная трубка, н.т.х. — невротрохонд, т — телосома погонофор, х — хвост личинки асцидий

зародыша и оси яйца имеет место и у погонофор. Однако у погонофор вегетативная половина яйца соответствует вентральной стороне зародыша, анимальная — дорсальной.

Гастрюляция протекает путем инвагинации, при этом бластопор образуется на вегетативной стороне яйца и соответствует будущей спинной стороне зародыша. Дорсальное положение бластопора резко отличается хордовых не только от всех вторичноротых, но и от всех других групп животного царства. Бластопор хордовых имеет удлиненно-овальную форму и замыкается за счет нарастания эктодермы с боков и спереди. В определенные моменты развития бластопор эмбрионов асцидий и ланцетника принимает форму, близкую к щелевидной. Бластопор хордовых в онтогенезе замыкается полностью и не дает непосредственно ни рта, ни ануса. На месте замкнувшегося бластопора формируется нервная пластинка — зачаток нервной трубки. Замечательно, что после почти полного замыкания бластопора от него остается небольшое отверстие на заднем конце зародыша, открывающееся в нервную трубку. Наличие нейрокишечного канала чрезвычайно характерно для онтогенеза хордовых и свидетельствует о тесной связи бластопора с закладкой нервной системы. В соответствии с закладкой нервной системы хордовых по месту замыкания бластопора ее можно было бы признать гомологом нервного тяжа

погонофор и брюшного нервного тяжа прочих вторичноротых. Однако и бластопор, и нервная трубка хордовых соответствуют спинной стороне зародыша. Важно отметить, что нервная трубка низших хордовых выстлана ресничной эпендимой.

Целом хордовых подразделяется на три отдела, гомологичных хоботному, воротниковому и туловищному целомам диплевроулы [McBride, 1910; Goodrich, 1917; Федотов, 1923]. Третья пара целома бесчерепных и позвоночных дифференцируется на дорсальные миотомы и вентральные спланхнотомы. Миотом дает метамерные туловищные сомиты, спланхнотом остается неметамерным. Полной метамерии подвергаются участки туловищного целома бесчерепных и позвоночных, заходящие в хвост. Следы метамерии имеются в хвосте аппендикулярий.

Замечательной особенностью первой пары целомических карманов бесчерепных является их асимметрия: правый передний целом дает обширную тонкостенную полость головы, левый — представляет собой маленький пузырек.

По положению отверстий целомадуктов хордовые также отличаются от прочих вторичноротых. У бесчерепных на брюшной стороне ямкой Гатчека открывается целомадукт маленького левого хоботного целома. У позвоночных как правый, так и левый хоботные целома (так называемые премандибулярные сомиты) сообщаются с внешней средой порами, лежащими на брюшной стороне [Dohrn, 1904; Goodrich, 1917; Федотов, 1923; DeBeeg, 1955; Светлов, 1957]. Как мы приняли выше, у прототипа диплевроулы вторичноротых оба хоботных целома сообщаются с внешней средой. Что касается целомадуктов воротникового отдела, то у бесчерепных целомадуктом левого воротникового целома является так называемый нефридий Гатчека, открывающийся порой на брюшной стороне в ротовую полость. Наконец, целомадуктами туловищного отдела могут считаться почечные канальцы, выводные протоки которых также открываются на брюшной стороне.

Забегая вперед, отметим еще одну интересную особенность организации хордовых. По спинному сосуду кровь у хордовых течет назад, по брюшному — вперед. Перикард и сердце оболочников лежат на брюшной (а не на спинной, как у других вторичноротых) стороне тела. Пульсаторный орган бесчерепных и позвоночных неомологичен сердцу оболочников и прочих вторичноротых, но он тоже лежит на брюшной стороне. Таким образом, и направление кровообращения у хордовых обратно таковому у других вторичноротых.

Итак, хордовые отличаются от остальных вторичноротых тем, что: 1) бластопор соответствует не брюшной, а спинной стороне, 2) нервная пластинка, закладывающаяся на месте бластопора, превращается не в брюшную, а в спинную нервную трубку, 3) асимметрия первой пары целома носит обратный характер: правый целом больше левого, 4) отверстия целомадуктов лежат не на спинной, а на брюшной стороне, 5) кровь по брюшной стороне

течет вперед, а по спинной — назад и сердце лежит не на спинной, а на брюшной стороне.

Все вышеизложенное позволяет предположить, что так называемая спинная сторона тела хордовых на самом деле гомологична брюшной стороне тела вторичноротых и наоборот.

Приняв такую ориентацию тела хордовых, сравним теперь их организацию с таковой прочих вторичноротых.

По основному плану строения головастикиобразная личинка асцидий (см. рис. 2, б) ближе всего к крыложаберным. Хвост личинки асцидий сравним со стебельком крыложаберных. Ротовое отверстие лежит на морфологически брюшной стороне. Нервная трубка — гомолог вентрального нервного тяжа крыложаберных и прочих вторичноротых — может сообщаться с внешней средой с помощью невropора. У личинок асцидий нет ясно выраженных целомических полостей. Как показала О. М. Иванова-Казас [1974], возможным гомологом правого переднего целома у личинок асцидий является перикард, а единственным остатком воротниковых целомов — эликардиальные мешочки. Наконец, третьим (туловищным) целомам диплеврулы соответствует мезодерма личиночного хвоста. Как мы помним, в стебель крыложаберных заходят целомические полости, происходящие от третьей пары целомов.

Строение бесчерепных и позвоночных дает еще больше материала для сравнения хордовых с другими вторичноротыми. В хвостовой отдел бесчерепных и позвоночных заходят мезодермальные сомиты, происходящие от третьей, туловищной пары целомов. Хвост хордовых — это осевой постанальный отдел тела. Смещение анального отверстия на морфологическую спинную сторону не влечет за собой искривления оси тела. Нервная трубка — гомолог вентрального нервного тяжа — идет по морфологически брюшной стороне тела хордовых до кончика хвоста и на морфологически спинную сторону не переходит. В хвост у хордовых продолжают и энтодермальные производные — хорда, а у личинок асцидий еще и субхордальная энтодерма, что также подтверждает трактовку хвоста как осевого отдела тела. Хвост хордовых — несомненный гомолог прикрепительного стебля крыложаберных и постанального хвостика молодых *Saccoglossus*. Полная метамеризация целомических производных в хвосте хордовых сближает его с телосомой погонофор.

В отличие от прикрепительного стебля крыложаберных мускулистый хвост хордовых — орган активного плавания. В связи с этим из производных энтодермы в нем формируется хорда, которая становится у бесчерепных и позвоночных главным скелетным элементом всего тела.

Между личинкой асцидий и прочими вторичноротыми, с одной стороны, и бесчерепными и позвоночными — с другой, имеется одно весьма существенное различие. Ротовое отверстие личинки асцидий, так же как у всех остальных вторичноротых, лежит на морфологически брюшной стороне тела, тогда как рот

бесчерепных и позвоночных открывается на морфологически спинной стороне. Возникает вопрос: какое положение рта считать первичным — то, что имеется у личинки оболочников, или то, что имеется у бесчерепных и позвоночных? Исходя из сравнения хордовых с другими вторичноротыми, можно принять за первичное положение рта на ~~спинной~~ (морфологически брюшной) стороне. В этом случае надо допустить процесс смещения рта в филогенезе предков бесчерепных и позвоночных. По-видимому, в филогенезе смещение рта происходило через правую или через левую сторону тела. Оказываются, в эмбриональном развитии бесчерепных дефинитивный рот закладывается на левой стороне тела и затем постепенно смещается на среднюю линию морфологически спинной (физиологически брюшной) стороны. В этом процессе можно видеть рекапитуляцию перемещения рта в филогенезе предков бесчерепных и позвоночных.

Следует еще отметить, что все вышеизложенное заставляет отказаться от модных в настоящее время идей о неотеническом происхождении позвоночных от личинок асцидий [Garstang, 1928; Berrill, 1955]. Основополагающей мыслью этих концепций является представление о том, что «головастикиобразная личинка асцидий возникла в пределах этой группы... и не выводима из каких-либо других источников» [Berrill, 1955]. На самом же деле личинка асцидий рекапитулирует строение общих предков хордовых, тогда как сидячая взрослая фаза — эволюционное новообразование, возникшее в результате удлинения жизненного цикла.

Трактовка сторон тела хордовых, изложенная в настоящей главе, может вызвать ассоциации с идеями Ж. Сент-Илера, которые он отстаивал в своем знаменитом споре с Ж. Кювье. Мысли Сент-Илера о позвоночных как перевернутых кольцецах впоследствии были поддержаны Оуэном [Owen, 1846], Семпером [Semper, 1875] и в особенности Дорном [Dohrn, 1875] и рядом других исследователей. Хотя хордовые — перевернутые вторичноротые — и не связаны родственными отношениями с аннелидами, тем не менее такая аналогия с идеями полуторавековой давности не только интересна, но и поучительна.

Иглокожие

Личинки иглокожих — типичные диплеврулы. Взрослые представители различных групп этого типа сильно отличаются друг от друга по плану строения. История типа иглокожих известна довольно хорошо благодаря обилию палеонтологического материала. Воспользуемся для анализа представителями ряда цистидей — бластоидей — морские лилии. Первые представители этого ряда, по-видимому, близки к наиболее примитивным иглокожим вообще и в то же время могут рассматриваться как исходные формы, от которых происходят ныне живущие классы иглокожих

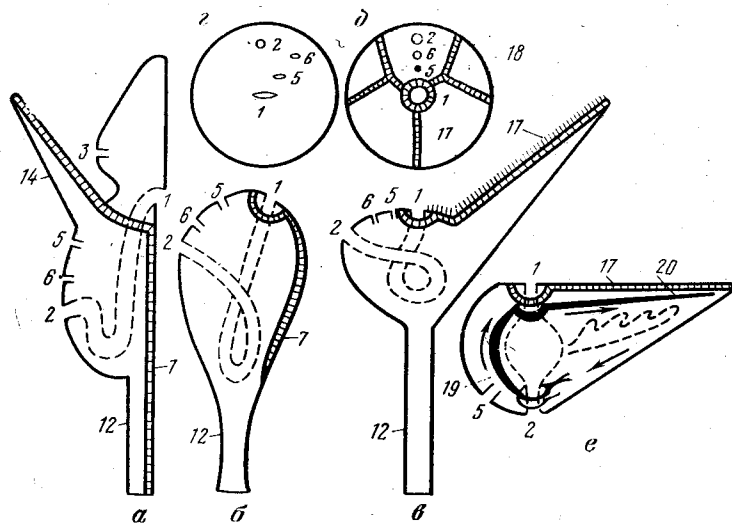


Рис. 4. Схема строения иглокожих и их происхождение (целомы не показаны)

а — гипотетический предок иглокожих, близкий к крыложаберным, б — примитивное иглокожее вроде *Arystocystis*, в — высшие представители *Pelmatzoa*, г — диссимметрия в расположении пор целомов у низших *Pelmatzoa*, пунктирная линия показывает положение сагиттальной плоскости, д — билатеральная симметрия высших *Pelmatzoa*, е — высшие представители *Elutherozoa*, стрелками показано направление движения крови, а, б, в, г, е — разрез в сагиттальной плоскости, г, д — вид с оральной стороны; 16 — циркуморальное нервное кольцо, 17 — одиночная приводящая бороздка, 18 — дихотомически ветвящиеся приводящие бороздки, 19 — осевой кровеносный сосуд, 20 — радиальный кровеносный сосуд (остальные обозначения см. на рис. 1, 2)

[Bather, 1900; Федотов, 1928, Беклемишев, 1964]. Представители перечисленных классов, ранее объединяемые в подтип *Pelmatzoa*, вели сидячий образ жизни, прикрепляясь к субстрату с помощью стебелька. Аналогичное локомоторно-фиксаторное образование свойственно и другим вторичноротым. Соблазнительно было бы предположить, что стебель *Pelmatzoa* является гомологом постанального отдела тела всех вторичноротых. Посмотрим, что нам дает такое предположение.

Весь участок от ротового до анального отверстия вместе со стеблем должен рассматриваться как гомолог брюшной стороны, а участок от ротового до анального отверстия на противоположной стороне животного — как гомолог спинной стороны (рис. 4, б). У ряда форм анальное отверстие располагается еще у самого стебля, у более продвинутых форм оно смещается на противоположную (актиальную) сторону. Гомология участка между ртом и анусом на актиальной поверхности спинной стороны прочих вторичноротых подтверждается тем, что именно здесь у всех лежат madreporное и половое отверстия. Madreporное отверстие гомологично целомодукту хоботного и воротничкового целомов, половое — целомодукту третьего, туловищного

отдела целома. Как известно, целомодукты всех вторичноротых открываются на морфологически спинной стороне. Характерно, что у наиболее примитивных цистоидей, например у *Aristocystis*, madreporное и половое отверстия располагаются слева от линии рот — анус (средней линии спинной стороны), что придает диссимметрию примитивным цистоидеям (рис. 4, г). Эта диссимметрия обычно считается признаком того, что билатерально-симметричные предки иглокожих при прикреплении к субстрату утратили все возможные элементы исходной билатеральной симметрии [Беклемишев, 1964]. Однако расположение указанных отверстий слева от средней линии спинной стороны вполне естественно — ведь это отверстия левых целомов! Таким образом, диссимметрия низших цистоидей — простое следствие свойственной всем вторичноротым асимметрии целомических образований (правда, у иглокожих преобладание левых целомов над правыми выражено ярче, чем у всех прочих вторичноротых). С madreporным отверстием топографически связан правый осевой синус, происходящий от правого переднего целома диплеврулы и потому гомологичный перикарду прочих вторичноротых. У некоторых иглокожих правый осевой синус способен к сокращению и берет на себя функцию пульсаторного органа кровеносной системы. Расположение его вблизи madreporного отверстия соответствует положению перикарда всех вторичноротых на морфологически спинной стороне.

Представители сидячих иглокожих питаются, как правило, мелкодисперсными частицами, собирая их из толщи воды и подгоняя ко рту с помощью приводящих ресничных бороздок. У низших Цистоидей имеется известное разнообразие в строении приводящих бороздок, но наиболее распространенным и прочно удерживаемым у всех прочих *Pelmatzoa* является один тип бороздок, представленный на рис. 4, д. От рта в антианальном направлении отходит одиночная бороздка, под углом в 120° к ней отходят две другие дихотомически ветвящиеся бороздки. У ныне живущих *Pelmatzoa* (морских лилий) приводящие ресничные бороздки подстилаются нервными тяжами. Поэтому расположение приводящих бороздок ископаемых форм дает нам представление о расположении тяжей эктоневральной системы. Любопытно, что расположение приводящих бороздок и подстилающих их тяжей эктодермальной нервной системы в примитивных случаях подчиняется билатеральной симметрии, причем плоскость билатеральной симметрии приводящего и нервного аппарата примитивных *Pelmatzoa* оказывается гомологичной сагиттальной плоскости всех вторичноротых. Одиночный (и тем особенный) нервный тяж идет в сагиттальной плоскости по морфологически брюшной стороне, т. е. совпадает по положению с брюшным нервным тяжем прочих вторичноротых. Два других нервных тяжа *Pelmatzoa* не имеют гомологов в нервной системе других вторичноротых.

Сидячий образ жизни низших иглокожих повлек за собой редукцию хоботного отдела (основного локомоторного органа кишечнодышащих и крыложаберных). Аналогичная редукция предротного отдела наблюдается и у представителей других ветвей сидячих *Bilateria*, например редукция предротного отдела до степени крохотного эпистома у форонид, мшанок, брахиопод. Редукция хоботного отдела у иглокожих могла привести к тому, что воротниковое нервное кольцо, свойственное всем вторичноротым, у иглокожих превратилось в околоротовое нервное кольцо.

Все вышеизложенное приводит нас к весьма важному выводу: плоскость билатеральной симметрии приводящего и эктоневрального аппарата *Pelmatozoa*, в которой лежат рот, анус, madreporовое и половое отверстия, гомологична сагиттальной плоскости диплеврулы и, таким образом, сагиттальной плоскости всех вторичноротых. Билатеральная симметрия *Pelmatozoa* возникла не вторично, а унаследована ими от билатерально-симметричных предков иглокожих. Отклонения от билатеральной симметрии у низших *Pelmatozoa* — следствие асимметрии целомического аппарата.

Eleutherozoa в своем происхождении связаны, по-видимому, с одной из групп *Pelmatozoa*, скорее всего с *Edrioasteroidea* [Федотов, 1928; Беклемишев, 1964]. Эволюция *Eleutherozoa* идет в направлении развития совершенной радиальной симметрии. Последним остатком первичной билатеральной симметрии у *Eleutherozoa* является положение madreporового отверстия, определяющего madreporовую плоскость. Madreporовая плоскость всех иглокожих — гомолог сагиттальной плоскости диплеврулы.

Сложные преобразования плана строения, выпавшие на долю иглокожих, как будто не оставляют надежды на сохранение у них таких особенностей, как, например, направление кровообращения. Однако если мы проследим направление циркуляции крови даже у высших *Eleutherozoa*, то убедимся, что оно совпадает с направлением тока крови у всех вторичноротых. Рассмотрим, например, схему кровообращения у морских звезд в madreporовой плоскости (гомологичной сагиттальной плоскости всех вторичноротых). Направление тока крови из аборального кольца через осевой орган к оральному концу соответствует движению в направлении сзади наперед по морфологически спинной стороне (рис. 4, e). Из орального кольца кровь течет по радиальному сосуду madreporового луча и затем по окологлазным лакунам возвращается в аборальное кольцо, что соответствует движению спереди назад по морфологически брюшной стороне. Такое совпадение может быть и случайным, но все же его нельзя оставить без внимания.

Вышеизложенные построения, однако, допускают серьезные возражения. Предположение о том, что стебель иглокожих гомологичен постанальному отделу тела остальных вторичноротых, на первый взгляд противоречит тому факту, что личинки современных иглокожих — морских лилий — при метаморфозе при-

крепляются к субстрату предротовой лопастью, из которой впоследствии формируется стебель. Если рассматривать данный процесс как рекапитуляцию, то стебель надо считать гомологом хоботного отдела, что и допускалось в большинстве концепций, касающихся происхождения иглокожих [McBride, 1896; Bather, 1900; Grobбен, 1923; Беклемишев, 1964]. Естественно, что в этом случае и целомическая полость стебля должна происходить от хоботного отдела целома. Но вместо этого целом стебля морских лилий (единственной группы ныне живущих *Pelmatozoa*) представляет собой производное третьей, туловищной пары целомов. В стебле морских лилий проходит пятикамерный орган, в онтогенезе формирующийся из правого соматоцеля личинки. Как мы видели ранее, целом постанального отдела вторичноротых — всегда производное третьей пары целомов. Эта закономерность оказывается справедливой и для иглокожих. Метаморфоз личинок морских лилий не является полным повторением филогенеза, а сами лецитотрофные личинки этой группы иглокожих вовсе не являются примитивными [Иванова-Казас, 1973]. Личинка морских лилий оседает на дно, прикрепляясь к субстрату локусом вблизи теменной пластинки. Затем эктодерма вблизи места прикрепления впячивается внутрь и отделяется от покровов, образуя эктодермальный пузырь. В процессе метаморфоза комплекс внутренних органов зародыша вместе с эктодермой переворачивается на 180° так, что эктодермальный пузырь оказывается вблизи конца личинки, противоположного месту прикрепления а третий отдел целома оказывается приближенным к точке прикрепления. Впоследствии эктодермальный пузырь прорывается наружу и из его материала развивается оральная (околоротовая) область морской лилии. При дальнейшем развитии находящийся вблизи места прикрепления третий целом врастает в стебелек. Как можно думать, в метаморфозе личинок морских лилий имеет место рекапитуляция некоторых этапов их эволюционного развития. Прикрепление личинки морских лилий передним концом к субстрату рекапитулирует древний способ ползания предков иглокожих на предротовом отделе. Переворот комплекса органов на 180° отражает, по-видимому, прикрепление предков иглокожих к субстрату четвертым постанальным отделом тела.

В настоящей работе остается необъясненной большая диссимметрия целомических образований иглокожих по сравнению с таковыми других вторичноротых. Объяснение этого явления требует подробного рассмотрения морфологии некоторых вымерших форм, что выходит за рамки настоящей статьи.

Как можно предположить, предками вторичноротых были билатерально-симметричные целомические организмы, которые вели подвижный бентический образ жизни. Сквозной кишечник предположительно сформировался за счет замыкания щелевидного бластопора. На месте бластопора сохранился невротрохонд и подстилавший его нервный тяж. Невротрохонд и по сей день хорошо выражен у личинок *Rogonophora* и сохраняется у взрослых форм. Остатком его является, по-видимому, и ресничная эпендима нервной трубки хордовых. Характерно, что в обеих группах сохранились следы щелевидного бластопора. Дальнейшая эволюция вторичноротых связана возможно, с переходом к роющему образу жизни в толще грунта. Целом стал выполнять функцию жидкого скелета [Clark, 1964]. На важную опорно-двигательную функцию целома у предков вторичноротых указывает тот факт, что у ныне живущих вторичноротых в онтогенезе практически вся мускулатура формируется из стенок целома. Как это демонстрируют современные кишечнодышащие, при роющем образе жизни особенно сильная нагрузка выпадает на долю предротового отдела, который преобразуется в хобот. Активное использование предротового отдела как роющего органа обусловило, по-видимому, и редукцию апикальной нервно-чувствующей пластинки — первичного мозга. Функция центральной нервной системы перешла к филогенетически более молодому образованию — брюшному нервному тяжу. Вслед за хоботом сформировался окологротовой отдел — воротник — и собственно туловищный отдел.

На ранних этапах эволюции вторичноротых появился четвертый отдел тела, также, по-видимому, выполнявший локомоторно-фиксаторную функцию. У погонофор и молодых *Saccoglossus* четвертый отдел тела выполняет активную заякоривающую функцию, что повлекло за собой смещение анального отверстия из его терминального положения на спинную сторону. Четвертый задний отдел тела стал, таким образом, постанальным отделом. У погонофор не сохранилось следов анального отверстия, так же как и следов рта. Однако для установления гомологии телосомы погонофор постанальному отделу тела прочих вторичноротых это не столь важно. Четвертый отдел тела — это задний осевой отдел, в который заходят производные третьей пары целома — дилеврулы. Телосома погонофор вполне отвечает четвертому отделу всех вторичноротых. Любопытно отметить полную метамерию целома телосомы погонофор и сопоставить ее с полной метамеризацией сомитов в хвосте хордовых.

В дальнейшей эволюции вторичноротых четвертому, постанальному отделу тела принадлежит поистине выдающееся место. Из всех вторичноротых только кишечнодышащие сохранили исходный роющий образ жизни в толще грунта. Погонофоры перешли к малоподвижному тубикольному существованию. Предки

крыложаберных, по-видимому, вели образ жизни, сходный с таковым современной *Atubaria* (что, конечно, не означает, что *Atubaria* — прямой потомок этих форм и ее свободное существование первично).

Главным локомоторным органом все еще оставался предротовой отдел, но уже не как роющий орган, а как ползательный щит или подошва. Постанальный отдел играл при этом вспомогательную роль. Предки крыложаберных и граптолитов прикреплялись к субстрату с помощью постанального отдела, который превратился в прикрепительный стебель. Эволюция этой ветви вторичноротых пошла по пути выработки наружного защитного домика. Анус еще больше сместился по спинной стороне к переднему концу тела. Наружный защитный домик обусловил уменьшение размеров тела и появление колонийности.

Иглокожие прикреплялись к субстрату с помощью стебля — постанального отдела тела, так же как крыложаберные (хотя наиболее примитивные иглокожие, по-видимому, сначала просто лежали на поверхности грунта, а стебель выполнял заякоривающую функцию; см., например, различных представителей *Caprozoa*). Однако иглокожие приобрели защитный скелет в толще кожи, и это позволило им сохранить относительно крупные размеры.

Современные крыложаберные все еще активно используют предротовой отдел как локомоторный орган, а иглокожие и хордовые утратили его локомоторную функцию. Но личинки иглокожих прикрепляются к субстрату именно предротовой лопастью. С помощью предротового отдела прикрепляются к субстрату и личинки оболочников. Такой способ оседания личинок иглокожих и оболочников можно сопоставить с тем, что крыложаберные ползают на головном щите, а кишечнодышащие активно используют этот отдел как роющий орган. Все это — свидетельство древней локомоторной функции предротового (хоботного) отдела всех вторичноротых.

Хордовые пошли по пути усиления локомоторной роли четвертого постанального отдела тела. Он становится главным, а иногда и единственным локомоторным органом животного. Стенки третьего отдела целома дают мощную мускулатуру. В связи с мощной двигательной функцией этого отдела в нем формируется опорный стержень — хорда. Развитие опорного образования за счет вакуолизированных клеток энтодермы свойственно, кстати, не только хордовым.

За счет энтодермы формируются опорные элементы шупалец кишечнополостных, а также хордоподобные образования у турбеллярий [Иванов, Мамкаев, 1973].

Истоки прогрессивной эволюции хордовых, по существу, коренятся в том, что общий всем вторичноротым локомоторно-фиксаторный отдел тела они стали последовательно использовать как новый мощный орган движения. И если оболочники в итоге все же пришли к сидячему образу жизни, то столбовая дорога

эволюции от ланцетника к человеку шла через усиление подвижности.

Общие предки бесчерепных и позвоночных претерпели удивительную метаморфозу обращения брюшной и спинной сторон. О причинах этого таинственного явления можно только гадать. Известно, что крыложаберные, по многим признакам близкие к предкам и иглокожих и хордовых, обладают мощным щупальцевым аппаратом, располагающимся на спинной стороне воротникового отдела. По-видимому, предки хордовых перешли к сбору поверхностной пленки осадка, как это делают многие беспозвоночные. Для этого им пришлось перевернуться на спину, чтобы приблизить щупальцевый аппарат к поверхностной пленке грунта. Собираение поверхностной пленки грунта до сих пор характерно для ланцетника, который пользуется для этого как раз околоротовыми циррами (гомологами щупалец крыложаберных). Морфологически брюшная сторона стала физиологически спинной, и наоборот. Постепенно рот сместился ближе к щупальцам, т. е. с морфологически брюшной на физиологически брюшную. Новая ориентация сторон тела сохранилась в дальнейшей эволюции всех позвоночных.

Заключение

Рассмотренный очерк морфологии вторичноротых животных позволяет продемонстрировать, каким образом сравнительный морфолог восстанавливает ход эволюционного развития животных. Основой сравнительно-морфологического анализа является построение сравнительного ряда форм. Он может быть представлен графически (см. рис. 1). Сравнительно-морфологический ряд является выражением сравнительно-морфологической закономерности. Решение сформулированных в начале настоящей работы задач морфологии — отыскать порядок, закономерность многообразия органических форм — состоит в том, чтобы поместить все эти формы в сравнительно-морфологические ряды, позволяющие вывести одну форму из другой.

Сравнительно-морфологический ряд следует из анализа фактического материала. Состав сравнительно-морфологического ряда зависит только от степени изученности этого материала, но не от идейных установок исследователя. Так, например, исследователь начала XIX в. мог трактовать такой ряд как воплощение мысли Творца, реализуемой в разнообразии жизненных форм. Морфолог нашего времени трактует сравнительно-морфологический ряд как отражение хода эволюции. Вся совокупность данных биологических наук убеждает нас в том, что эволюция действительно происходила и что одни организмы произошли от других. Поэтому подавляющее большинство биологов, как и автор настоящей статьи, сознательно стоят на принципах трансформизма. И поэтому сравнительно-морфологическому ряду, при-

веденному в настоящей работе, дана эволюционная интерпретация.

Следует также обратить внимание на то, что закономерности сравнительной морфологии оказываются совершенно инвариантными по отношению к тем или иным моделям эволюции. Скажем, предложенный в настоящей работе ход эволюции вторичноротых не зависит от того, каков механизм эволюции: дарвиновский, лamarковский. Можно объяснить почему сравнительная морфология оказывается столь безразличной к дарвиновской теории эволюции. Объектом сравнительной морфологии является организм. Все сравнительно-морфологические закономерности реализуются на уровне организма. Объектом дарвиновской теории эволюции является совокупность организмов — популяция. Только на уровне популяции могут проявляться такие факторы эволюции, как изменчивость, борьба за существование, отбор. Об этом обстоятельстве следует помнить в исследованиях по эволюции. Теория эволюции может изучать только совокупности особей — популяции, виды. Объектом исследований морфологии был и остается организм.

Литература

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964, т. 1. 432 с.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 265 с.
- Иванов А. В. — Зоол. журн., 1975, т. 54, № 7, с. 973—993; № 8, с. 1125—1141.
- Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973. 221 с.
- Иванова-Казас О. М. — Зоол. журн., 1973, т. 52, № 2, с. 883—890.
- Иванова-Казас О. М. — В кн.: Морфогенетические процессы при разных типах размножения и в ходе регуляций. Л.: Наука, 1974, с. 20—49.
- Ковалевский А. О. — Изв. о-ва любит. естествозн., антропол. и этнограф., 1973, т. 14, № 1, с. 1—40.
- Малахов В. В. — Зоол. журн., 1976, т. 55, № 1, с. 166—175.
- Малахов В. В., Черданцев В. Г. — Зоол. журн., 1975, т. 54, № 2, с. 166—175.
- Светлов П. Г. — Арх. анат. гистол. и эмбриол., 1957, т. 34, № 2, с. 220—238.
- Федотов Д. М. — Изв. Биол. ин-та при Пермском ун-те, 1923, т. 2, № 1, с. 220—238.
- Федотов Д. М. — Тр. Особой зоол. лаб. и Севастопольской станции АН СССР, 1928, 2, № 12, с. 31—94.
- Шимкевич В. М. — Тр. СПб. о-ва естествоисп., 1889, т. 20, № 2, с. 1—137.
- Bateson W. — Quart. J. Microsc. Sci., 1886, v. 26, N 4, p. 535—571.
- Bather F. A. Echinodermata. — In: Treaties on zoology. London, 1909, p. 1—213.
- Berrill N. J. The origin of vertebrates. Oxford: Univ. Press, 1955, p. 1—313.
- Burdon-Jones C. — Phil. Trans. Ser. B, 1952, 236, p. 553—590.
- Clark R. B. Dynamics in Metazoan evolution. Oxford: Univ. Press, 1964, p. 1—275.
- Conklin E. G. — Proc. Amer. Phil. Soc. Philadel., 1902, v. 41, p. 41—76.
- Conklin E. G. — J. Exp. Zool., 1905, v. 2, N 1, p. 44—86.
- Conklin E. G. — J. Morphol., 1932, v. 54, N 1, p. 69—152.
- Dohrn A. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsel. Leipzig, 1875, S. 1—88.
- Dohrn A. — Mitt. Zool. Stat. Neapel, 1904, Bd. 17, N 1, S. 24—69.
- DeBeer G. — Quart. J. Microsc. Sci., 1955, v. 96, N 2, p. 279—283.

- Garstang W.—Quart. J. Microsc. Sci., 1928, v. 72, N 1, p. 51—187.
 Gaskell W. H. The origin of Vertebrata. London, 1908, p. 1—96.
 Gislén T.—Zool. Bidrag. Uppsala, 1930, Bd. 12, p. 199—304.
 Goette A. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer II. Rhabditis nigrovenosa. Leipzig, 1882, S. 1—104.
 Goodrich E. S.—Quart. J. Microsc. Sci., 1917, v. 62, N 2, p. 187—203.
 Grobben K.—Sitzungsber. Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1923, 132, S. 263—290.
 Hubrecht A. A.—Quart. J. Microsc. Sci., 1883, v. 23, N 2 p. 349—368.
 Hubrecht A. A.—Quart. J. Microsc. Sci., 1887, v. 27, N 4, p. 605—644.
 Jägersten G.—Zool. Bidrag Uppsala, 1955, Bd 30, p. 221—354.
 Jägersten G.—Zool. Bidrag Uppsala, 1959, Bd. 33, p. 79—108.
 Jägersten G. Evolution of the Metazoan life cycle. London; N. Y.: Acad. Press, 1972, p. 1—282.
 Jefferies R. P. S.—Bull. British Mus. Natur. Hist. Geol., 1968, Bd. 16, p. 243—339.
 Jensen D. D.—In: Lower Metazoa. Univ. Calif. Press, 1963, p. 113—126.
 John C. C.—Discovery Rept, 1932, v. 6, N 4, p. 191—204.
 McBride E. W.—Quart. J. Microsc. Sci., 1896, v. 38, N 3, p. 339—441.
 McBride E. W.—Quart. J. Microsc. Sci., 1910, v. 54, N 3, p. 279—345.
 Müller H.—Bibl. Zool., 1903, Bd. 17, N 41, p. 1—30.
 Naef A. Phylogenie der Tiere.—Handbuch für Vererbungswiss., Berlin, 1931, Bd. 5, S. 1—200.
 Owen R. Lectures on comparative anatomy and physiology of Vertebrata animals. London, 1846, p. 1—308.
 Patten W. The evolution of Vertebrata and their kin. London: Churchill, 1912, p. 1—273.
 Rattenbury J. C.—J. Morphol., 1954, v. 95, N 2, p. 187—206.
 Remane A.—Verh. Dtsch. zool. Ges., 1950, Bd. 43, S. 16—23.
 Semper K. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Würzburg, 1875, S. 1—376.
 Sedgwick A.—Quart. J. Microsc. Sci., 1884, v. 24, N 3, p. 365—398.
 Snodgrass R. E.—Smithsonian Miscellaneous Coll., 1938, Bd. 97, N 6, p. 1—158.
 Teuchert G.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1968, Bd. 63, N 4, S. 343—418.
 Willmer E. N.—Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 1974, v. 49, N 3, p. 321—363.

УДК 57.001.57

ГЕНОМ КАК ЦЕЛОЕ

Б. М. Медников

Межфакультетская лаборатория молекулярной биологии
и биоорганической химии МГУ

Математическое моделирование в настоящее время стало мощным инструментом познания окружающей нас действительности. Неоднократно делались и делаются попытки применить его в эволюционной генетике. Далеко не все попытки подобного рода следует признать удачными. Тем полезнее было бы рассмотреть источники ошибок при построении математических моделей эволюции геномов организмов и генофондов популяций.

Основоположником математического моделирования в этой области следует считать английского инженера Флимминга Дженкина, который в 1867 г. полагал, что опроверг Дарвина моделью, исходящей из следующих положений.

1. Наследственные изменения появляются довольно редко и, как правило, единичны.

2. Степень их фенотипического проявления может бесконечно уменьшаться из-за поглощающего эффекта скрещивания с обычными, неизменившимися особями.

Отсюда Дженкин сделал простой вывод: вновь возникающие наследственные изменения исчезают из популяции соответственно $(1/2)^n$, где n — число поколений с момента возникновения мутации, и не могут быть материалом для естественного отбора. Это возражение Дарвин считал самым серьезным. Но и Дарвин и Дженкин не знали, что оно было уже опровергнуто за два года до опубликования Менделем, показавшим дискретность и неделимость генов. Модель Дженкина оказалась не соответствующей реальной действительности.

С начала XX в. и до наших дней в популяционной и эволюционной генетике наибольшим успехом пользуются математические модели, основанные на концепциях так называемой beanbag genetics. Этот термин переводился на русский язык по-разному: «генетика мешка с бобами» (что правильно), «генетика мешка горошин» и даже «генетика горохового стручка» [Фельдман, 1976]. Концепции эти просты и удивительно легко переводятся на язык дифференциальных уравнений, что, конечно, не является свидетельством их истинности.

1. Гены ведут себя в геноме как независимые дискретные единицы: взаимодействие между ними пренебрежимо мало.

2. Селективная ценность каждого аллеля (формы гена) постоянна.

3. Селективные ценности генов аддитивны, т. е. если три разных гена снижают приспособленность каждый на 1% по сравнению с нормальным аллелем, то общая приспособленность организма, гомозиготного по всем трем генам, снижается на $1+1+1=3\%$.

Успехи «генетики мешка с бобами» велики — недаром в развитии ее участвовали такие видные ученые, как Дж. Холдейн, Р. Фишер, С. Райт. Однако их не следует переоценивать. Более того, сейчас можно уже утверждать, что математические модели, построенные на ее принципах, не изоморфны действительности, вступают в противоречие с фактами, а потому нуждаются в дальнейшем уточнении и развитии.

В конечном счете «генетика мешка с бобами» с самого начала закрыла глаза на факты, ей противоречащие и полученные в первые годы существования генетики. Еще С. С. Четвериков писал: «Один и тот же ген будет проявлять себя различно в зависимости от того комплекса других генов, которым он окружен» (Четвериков, 1968). Иными словами, селективная ценность аллеля

ля — не константа. Более того, в отличие от крыловского квартета ценность гена зависит и от его положения в геноме («эффект положения»). В современных моделях не учитываются в должной мере два существеннейших феномена наследственности: плейотропия гена и полимерия признака.

Под плейотропией гена подразумевают способность гена определять сразу несколько признаков фенотипа. Это знал еще Мендель, указавший, что один и тот же фактор определяет желтый цвет горошин, цветов и черешков листьев. Некоторые из примеров плейотропного действия удивительны, например описанная А. С. Серебровским [1973] плейотропия аллеля, вызывающая у домашней мухи короткокрылость и редукцию члеников лапок и антенн. Обычно полагают, что плейотропия тормозит эволюцию: мутация, затрагивающая сразу много признаков организма, оказывается летальной [Fischer, 1930; Малиновский, 1939]. Однако реализация на ЭВМ модели с нулевой плейотропией генов показала обратное: определенная степень плейотропии для формирования сбалансированного генного комплекса, по-видимому, необходима. Поэтому принцип «один ген — один признак» можно считать несостоятельным.

Обратная сторона модели — полимерия признака (или полимерного влияния нескольких генов на признак). Полимерные признаки определяются несколькими генами. Чем сложнее та структура организма, которую мы обозначаем несколько расплывчатым термином «признак», тем больше генов ее определяет. Даже окраска одного лепестка мака или шерстинки мыши определяется по меньшей мере десятком неаллельных генов [Нейфах, 1965].

Но, может быть, на молекулярном уровне, когда признак — это наличие определенной аминокислотной последовательности, он действительно определяется одним геном, как вытекает из принципа «один ген — один фермент»? Нет, и в этом случае этого утверждать нельзя. Вот пример не самый сложный, но один из наиболее изученных. Активность фермента глюкуронидазы в почках мышей определяют следующие гены: 1) структурный ген, определяющий аминокислотную последовательность в молекуле фермента (конец 5-й хромосомы); 2) процессинг-гены, отвечающие за модификации, присоединение фермента к мембранам и деградацию по выполнению функции (один из них локализован в 8-й хромосоме); 3) регуляторные гены, определяющие скорость синтеза фермента; 4) временные гены, управляющие экспрессией гена в онтогенезе; 5) ген, ответственный за секрецию фермента через почечные каналы (13-я хромосома); 6) ген, ответственный за синтез белкового рецептора для рекогниции гормона андростерона, активирующего структурный ген (X-хромосома). Много таких фактов обобщено Л. И. Корочкиным [1977]. Все они свидетельствуют о том, что под генным контролем находится не только первичная структура белка, но и локализация его синтеза во времени и пространстве, посттрансляционные модификации и

степень экспрессии. Для того чтобы проявился в фенотипе один ген, требуется действие не менее десятка других, локализованных в разных хромосомах!

Попутно заметим, что факты подобного рода наносят смертельный удар всем гипотезам, приписывающим в эволюции высших организмов заметную роль неполовым переносам генетической информации (например, вирусной трансдукции). Сам по себе структурный ген, перенесенный в клетку другого организма каким-либо вектором, без соответствующего окружения окажется неактивным.

Мы приходим к выводу, что изоморфная действительности модель должна учитывать явления плейотропии и полимерии. Но тогда представление о генах как о независимых в своем действии и обладающих неизменной селективной ценностью единицах придется оставить. Любая модель, не учитывающая взаимодействия генов, в конце концов неизбежно приходит к противоречиям с реальной действительностью. Из этого положения есть два выхода: признать модель неадекватной действительности или же отрицать очевидные факты.

Поясним это положение следующей аналогией. Известно, что многие физические свойства воды кажутся аномальными, если не учитывать взаимодействие между молекулами. H_2O должна быть газом при 0° , обладать гораздо более низкой температурой испарения, теплоемкостью, большей плотностью в твердом состоянии и т. д. Если мы учтем, что молекулы воды — нескомпенсированные электрические диполи, к тому же связанные водородными связями, все аномалии воды получают исчерпывающее объяснение.

Здесь мы учитываем взаимодействие между молекулами. Иное дело — популяционная и эволюционная генетика. Модели, не учитывающие взаимодействия между молекулами наследственности — генами, в конце концов приходят в противоречие с дарвиновской теорией эволюции. Нередко в таком случае негодной признают не модель, а самую теорию эволюции; Дженкин воскресает снова.

Ограничимся одним примером. Признаем за каждым геном независимую от других селективную ценность. Допустим, что в популяции имеется несколько аллелей одного гена: $a_1, a_2, \dots, a_n$, каждый из которых понижает жизнеспособность гомозиготы на 0, 5, ..., 100% (последний случай — летальная мутация). Так, п — показатель полиморфизма популяции по данному гену. Холдейн [Haldane, 1957], исходя из независимой селективной ценности генов, пришел к выводу, что полиморфизм сильно снижает приспособленность популяции (так называемый генетический груз), а потому не может быть большим. Он же рассчитал, что для замены в эволюции одного аллеля другим требуется не менее 300 поколений (вследствие высокого процента гибели). Если вид отличается от предкового 1000 локусов (это очень правдоподобная величина), на видообразование уйдет 300 000 поколений,

так как, согласно Холлейну, отбор не может идти по нескольким аллелям сразу («дилемма Холдейна»). Предел числа одновременно заменяющихся аллелей ~ 10 [Kimura, 1960]. Однако ни один из этих выводов не согласуется с фактами. Процесс замены одного аллеля другим может идти со скоростью, на 3—4 порядка большей. Это подтверждают как невольные, так и запланированные эксперименты по выработке у вредных насекомых устойчивости к ДДТ и иным инсектицидам. Представление о малой распространенности в природе полиморфизма также оказалось не соответствующим действительности, о чем убедительно свидетельствует анализ белков по электрофоретической подвижности. Известно, что суммарный заряд белковой молекулы определяется наличием в ней боковых группировок аминокислотных остатков — положительно заряженных у аргинина и лизина и отрицательно — у глутаминовой и аспарагиновой аминокислот (концевые группы взаимно нейтрализуют друг друга). Ясно, что замена заряженного аминокислотного остатка на нейтральный и наоборот изменит заряд белковой молекулы и через это — его биологические свойства (примером может быть хотя бы серповидноклеточный гемоглобин). При электрофоретическом анализе выявляется только 36% возможных аминокислотных замен. Однако и этого оказалось достаточно.

Исследованиями многих белков самых различных организмов было установлено, что полиморфизм — чрезвычайно широко распространенное явление. Средняя гетерозиготность на локус оказалась около 35%, т. е. полиморфным оказался практически каждый ген. И человек, и мышь, и «живое ископаемое» — мечехвост оказались одинаково полиморфными.

Возникла дилемма почище холдейновской. Если исходить из независимой селективной ценности каждого гена, генетический груз оказывался чрезмерно высоким. Значит, следовало или отказаться от исходного положения, или же принять, что все эти аллели нейтральны, т. е. имеют одинаковую селективную ценность.

По второму пути пошел Кимура — основоположник так называемой «недарвиновской эволюции». Согласно ему, эволюция идет путем накопления в популяциях нейтральных изменений. И хотя «недарвиновская эволюция» подвергается весьма резкой критике, автор ее не устает приводить все новые и новые доводы в ее защиту [Kimura, Ohta, 1971].

А может быть, лучше отказать каждому аллелю в независимой от других генов селективной ценности? Бесспорно, это создало бы необычайные трудности для построения математической модели. Селективная ценность аллеля тогда могла бы меняться с каждой новой генетической рекомбинацией, с каждым поколением так, как это имеет место в действительности.

По-видимому, интеграция генома определяется не только и не столько взаимодействием неаллельных генов (эпистатическими взаимодействиями). Известно, что подавляющая часть ДНК

генома не кодирует аминокислотных последовательностей, не входит в состав структурных генов. У примитивных организмов — фагов и бактерий — отношение обратное. Например, у фага MS2 только 10% нуклеотидных последовательностей РНК не кодирует белков. Уже у низшего слизевого грибка диктиостелиум с единицы транскрипции — транскриптона — считывается РНК-предшественник, где 20% последовательностей не кодируют белки. А у высших растений нетранслируемая часть предшественника доходит до 50%, у мыши и человека до 97—98% (в эти расчеты входит лишь ДНК, с которой транскрибируется РНК). Есть все основания полагать, что не кодирующие белки ДНК выполняет регуляторные функции. Наличие ее — плата за сложность фенотипа. Клеточное ядро высших организмов можно уподобить бурлящему котлу, из которого в цитоплазму попадают лишь отдельные «брызги» информации. И хотя за счет этих брызг формируется фенотип и воспроизводится сам геном, мы не должны ставить знак равенства между геномом и набором структурных генов, содержащихся в нем. Реальные случаи, когда эволюция идет в сфере регуляторных последовательностей, практически не затрагивая структурных. Примером могут быть хотя бы ничтожные различия между человеком и шимпанзе по набору аллелей целого ряда белков. В систематике есть понятие «виды-двойники» — так называют виды, изолированные друг от друга генетически, но практически неотличимые по морфологическим признакам. Оказалось, что человек и шимпанзе по частоте встречаемости одинаковых аллелей отличаются друг от друга как виды-двойники [King, Wilson, 1975]. Мне не известна ни одна математическая модель, учитывающая подобного рода закономерности.

Перейдем к рассмотрению другого уровня — генофондов популяций. И здесь при моделировании нередко полагают переменные величины постоянными и многие связи неоправданно считают несущественными. В первых моделях Р. Фишера и Дж. Холдейна объем эволюционирующей популяции полагался всегда очень большим (практически бесконечным) и взаимодействие генов — незначительным. Напротив, С. Райт, исходя из популяций конечного и незначительного объема, пришел к выводу о важной роли в эволюции стохастических процессов — дрейфа генов [Wright, 1969]. Согласно Райту, аллель может закрепиться в генофонде со 100%-ной частотой встречаемости и выпасть из него не вследствие селективных процессов, а в результате чисто случайных причин. Так как природные популяции всегда конечны и часто ограничены в численности, модель Райта давала несравненно лучшее приближение к действительности, чем построения Фишера—Холдейна. Однако в ней были свои слабые стороны. Нетрудно заметить, что, абсолютизируя роль случайных процессов в формировании генофонда, мы приходим к той же недарвиновской эволюции, к которой несколько иным путем пришел позже Кимура.

Результаты не замедлили сказаться. Модели, основанные на дрейфе генов без учета селективных процессов, вступили в противоречие с действительностью. Превосходный пример этому мы находим в статьях Ю. Г. Рычкова и В. А. Шереметьевой [Рычков, 1975; Шереметьева, 1975]. Так, если мы попытаемся оценить время дивергенции популяций эскимосов, чукчей и алеутов без учета стабилизирующего отбора по схеме Райта, то получим абсурдные цифры, на один-два порядка отличающиеся от истинных. В другом случае при оценке дивергенции тофаларов и тувинцев теоретически ожидаемые значения совпадают с эмпирическими. Это лишний раз свидетельствует о тщете попыток отнести одни аллели раз и навсегда к нейтральным, а другие — к селективно значимым. Селективная ценность аллеля определяется не только его генетическим окружением, но и действием внешней среды. В разных условиях один и тот же аллель может быть как нейтральным, так и селективно положительным или отрицательным, что, несомненно, весьма затрудняет построение адекватной математической модели.

В связи с этим напомним о недавно обнаруженной корреляции между географической широтой местности и частотой гена P^a кислой эритроцитарной фосфатазы человека [Спицын, 1977]. Оказалось, что частота этого гена повышена у народов, обитающих продолжительное время (~1000 лет) в полярных и субполярных условиях (эскимосы, алеуты, чукчи, саамы и др.). Кислая фосфатаза А наименее термостабильна. Любопытно, что народы, недавно перешедшие к жизни в экстремальных условиях Севера (якуты, эвенки), еще не успели обрести высокую частоту гена P^a .

Это лишний раз показывает неизбежность учета при математическом моделировании селективных процессов (кстати, у аборигенов тропической Америки, Африки, Меланезии отбор имеет обратный знак: там чаще встречаются гомозиготы по более термостабильным фосфатазам — С и В).

Нередко в математических моделях эволюцию генофонда популяции сводят к отбору одного аллеля, имеющего наибольшую в данных условиях селективную ценность. Как правило, это упрощение, весьма далекое от действительности. Наиболее распространен в природе отбор комбинации аллелей, приводящий к возникновению устойчивого полиморфизма. Эти две точки зрения Р. Левонтина назвал «классической» и «балансовой» гипотезами [Левонтин, 1978]. Левонтин, на наш взгляд, справедливо полагает, что именно «балансовая» точка зрения восходит к Дарвину.

Высказанные в настоящей статье соображения, естественно, не являются новыми. Многие из них рассматривались, в том числе и специалистами по математическому моделированию [Ратнер, 1969; Булгакова, Кулагина, Ляпунов, 1973]. Автор тем более далек от намерения предложить некую панацею от подмеченных недостатков моделей. Более того, вряд ли существует адекватный данной проблеме математический аппарат. Модели дол-

го, если не всегда, не будут на 100% изоморфны действительности. В этом нет беды, лишь бы «модельеры» всегда четко осознавали границы применимости своего создания и помнили, что последнее слово всегда остается за реальными объектами и процессами. «Недарвиновская эволюция» и есть пример навязывания свойств модели природе.

Чем больше параметров имитируемого объекта учитывается в модели, тем менее реальным становится решение задачи в общем виде. Обычно это приводит к построению системы уравнений, аналитически неразрешимых. По-видимому, будущее моделирования биологических процессов связано с численными методами решения конкретных проблем, и в первую очередь с машинными экспериментами. Математика такой путь не может не возмутить, однако в настоящее время он представляется единственно приемлемым.

Литература

- Булгакова Т. И., Кулагина О. С., Ляпунов А. А. О математических моделях эволюции популяций.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3.
- Корочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. М.: Наука, 1977.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
- Малиновский А. А. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции вида. Ч. 1. Плейотропия.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939, вып. 4.
- Нейфах А. А. Ген и признак.— В кн.: Общая генетика. М.: Наука, 1965.
- Ратнер В. А. Математическое моделирование в популяционной генетике: частотные детерминированные модели. Итоги науки.— В кн.: Математические методы в биологии. М.: ВИНТИ, 1969.
- Рычков Ю. Г. Определение давления естественного отбора на генотипы групп крови АВД по данным о генетической структуре популяций человека в Северной Азии.— В кн.: Применение статистических методов в задачах популяционной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1975.
- Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973.
- Спицын В. А. Гены и климат.— Природа, 1977, № 7, с. 44—46.
- Фельдман Г. Э. Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— В кн.: Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968.
- Шереметьева В. А. Генетическая реконструкция эволюции человеческих популяций северной части Тихоокеанского бассейна и явление «сокращения времени».— В кн.: Применение статистических методов в задачах популяционной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1975.
- Fischer R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- Haldane J. B. The cost of natural selection.— J. Genet., 1957, v. 55, p. 511—524.
- Kimura M. Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load.— J. Genet., 1960, v. 57, p. 21—34.
- Kimura M., Ohta T. Theoretical aspects of population genetics. Princeton Univ. Press, 1971.
- King M. C., Wilson A. C. Our close cousin, the chimpanzee.— New Sci., 1975, v. 67, 956, p. 16—18.
- Wright S. Evolution and genetics of populations. Chicago Univ. Press, 1969.

Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода. Маслов С. П.— В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980.

Показано, что ограничение возможностей осуществления гомеостаза мультифункциональностью исполнительных процессов и структур выступает как общее явление на всех уровнях организации биологических систем. Поэтому гомеостаз системы, построенной из мультифункциональных элементов, может быть обеспечен в сколь-нибудь широком диапазоне изменений условий внешней по отношению к этой системе среды лишь в том случае, если каждый функциональный результат, необходимый для осуществления гомеостаза, будет достигаться несколькими параллельными путями при использовании подсистем или процессов, способных осуществить достижение этого результата независимо друг от друга.

Библ. 11 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
<i>Маслов С. П.</i>	
Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода	8
<i>Мина М. В.</i>	
Популяции и виды в теории и в природе	20
<i>Северцов А. С.</i>	
Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза	41
<i>Северцов А. С.</i>	
Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий	49
<i>Малахов В. В.</i>	
Организм с точки зрения морфолога	76
<i>Медников Б. М.</i>	
Геном как целое	96

УДК 591.526.

Популяции и виды в теории и в природе. Мина М. В.— В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980.

Рассматриваются различные определения понятия популяции, обсуждаются эволюционные следствия межпопуляционных взаимодействий.

Библ. 30 назв.

УДК 575.321

Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза. Северцов А. С.— В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980.

Обсуждаются принципы и типы филогенетических изменений органов, замедляющие снижение мультифункциональности в ходе прогрессивной эволюции. Показано, что увеличение мультифункциональности происходит либо в результате возникновения новых нефункциональных признаков, либо за счет интенсификации функций в колеблющихся условиях внешней среды.

Библ. 12 назв.

УДК 575.321

Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий Северцов А. С.— В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980.

Рассмотрены морфофункциональные основы эволюции механизмов дыхания и захватывания пищи в филогенезе амфибий. Выявлены факторы, определяющие границы адаптивной зоны этого класса. Вскрыты структурные ограничения, обусловившие биологический регресс хвостатых амфибий по сравнению с бесхвостыми.

Библ. 26 назв. Рис. 1.

УДК 592 : 591.05 : 001.1

Организм с точки зрения морфолога. Малахов В. В.— В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980.

Рассматриваются задачи морфологии, и в частности сравнительной морфологии. Методы сравнительной морфологии иллюстрируются на примере подробного рассмотрения эволюции вторичноротых животных. Подчеркивается, что основным объектом морфологии был и остается организм.

Библ. 51 назв., рис. 4.

УДК 57.001.57

Геном как целое. Медников Б. М.— В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980.

Приводятся общие соображения о математическом моделировании эволюции генома. Подчеркивается необходимость учитывать при построении модели интеграции генома. Все модели, основанные на независимой селективной ценности аллелей не изоморфны в действительности и в конце концов вступают с ней в противоречие.

Библ. 18 назв.

75 коп.



ИЗДАТЕЛЬСТВО .НАУКА.