

О СМЕНЕ ФУНКЦИИ И ДРУГИХ ТИПАХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ
ФОРМЫ И ФУНКЦИИ ОРГАНОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

(к вопросу об эколого-филогенетическом изучении онтогенеза)

Б. С. МАТВЕЕВ

Из Института эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова Академии Наук СССР

(Поступила 22. IV. 1940)

Еще Ч. Дарвин в „Происхождении видов“, в главе VI о затруднениях, встречаемых в теории естественного отбора (Сочинения, т. 3, 1939, стр. 405—406), в разделе о способах перехода отмечал значение изменения функции органов для эволюционного развития видов. Он пишет: „Если бы возможно было показать, что существует сложный орган, который не мог образовываться путем многочисленных, последовательных, незначительных изменений, моя теория потерпела бы полное крушение...“ „Можно было бы привести множество примеров того, что один и тот же орган исполняет у низших животных одновременно различные функции; так, и у личинок стрекоз, и у рыб Cobites пищеварительный канал несет функции дыхания, пищеварения и выделения. В таких случаях естественный отбор, если бы это было выгодно, мог бы специализировать целый орган или часть органа, выполнявшего раньше две функции, только на одной какой-нибудь функции и, таким образом, нечувствительными ступенями глубоко изменил бы его характер...“ (стр. 405). „Далее два различных органа или тот же самый орган в двух очень различных формах могут исполнять одновременно у той же особи одну и ту же функцию“. В качестве примера Дарвин берет жаберное дыхание у рыб кислородом, растворенным в воде, и в то же время свободным воздухом из их плавательного пузыря. „Во всех таких случаях один из двух органов легко может изменяться и совершенствоваться, так что будет один исполнять всю работу, но в течение самого процесса изменения будет пользоваться поддержкой другого; а затем этот второй орган может приспособиться к совершенно иной функции или совершенно исчезнуть“. Дарвин иллюстрирует эти положения рядом примеров: тремя различными способами всползания у вьющихся растений, превращением яйцеклеток стебельчатых усоногих в жабры у сидячих усоногих и др.

Наконец, Дарвин отмечает еще третий способ перехода — ускорение или замедление периода воспроизведения. „Если бы способ воспроизведения был задержан, то и характер видов, по крайней мере в их взрослом состоянии, изменился бы; возможно также, что в некоторых случаях начальные и более ранние стадии развития протекают быстрее и, наконец, утрачиваются“ (стр. 407).

Из этих кратких цитат из „Происхождения видов“ мы видим, какое громадное значение придавал Дарвин эволюционным изменениям функции для процесса видообразования. Уже в этих немногих положениях им была поставлена целая программа дальнейших исследований в этом направлении. Однако этот важный раздел эволюционного учения, устанавливающий единство преобразования формы и функции в процессе эволюции и их взаимную обусловленность с условиями среды, оставался долгое время неразработанным. Отдельные „принципы“ филогенетических изменений органов, открытые рядом авторов, несмотря на их большой интерес, не создали общего учения. Среди этих отдельных принципов следует указать на принцип смены функций, описанный А. Дорном в 1875 г., принцип субSTITУции органов Н. Клейненберга (1886), принцип расширения функции Л. Плате (1912), принцип усиления функции Л. Плате (1924) и принципы физиологической субSTITУции органов Д. Федотова (1927). Только в 1930—1931 гг. все эти принципы эволюции было объединены и разработаны А. Н. Северцовым в учении о типах филогенетических изменений органов, причем, помимо 5 ранее описанных принципов, им самостоятельно было еще описано новых 9 типов филогенетических изменений органов¹.

В своей теории о направлениях эволюционного процесса (гл. X „Морфологических закономерностей эволюции“, 1939) А. Н. Северцов призывает биологов к постановке „эколого-филогенетических исследований“. Он пишет: „Здесь перед исследователем открывается огромное поле интереснейших и еще почти не затронутых проблем, и проблемы эти далеко не так неразрешимы, как это кажется на первый взгляд“. Далее А. Н. Северцов пишет: „Нам хотелось также наметить и возможный путь к их разрешению. Путь этот, как мы видели, заключается в критическом и по возможности детальном сопоставлении данных филогенетического исследования, т. е. данных сравнительной анатомии, палеонтологии и сравнительной эмбриологии, с данными физиологии и биологии (экологии) исследуемых групп животных“ (стр. 347). „Все эволюционные изменения животных происходят в прямой или косвенной зависимости от изменений окружающей среды (эктогенез). Изменение направления эволюционного процесса, т. е. переход от одного направления к другому, по всей вероятности, зависит: 1) от характера и высоты организации изменяющегося животного в период, когда наступает изменение животного, 2) от характера, интенсивности и скорости изменения этой внешней среды и, наконец, 3) от количественного соотношения между изменениями среды и организацией и функциями животного. Последний фактор особенно интересен, так как при одном и том же качественном изменении окружающей среды и одной и той же организации изменяющегося организма животные могут эволюционировать в различных направлениях в зависимости от различной скорости, с которой наступает изменение среды, и от различной интенсивности его“ (стр. 343).

Несмотря на столь яркий призыв к эколого-генетическим исследованиям, еще до сих пор биологи не перешли к такому комплексному изучению эволюционных преобразований формы и функции в их отношении к условиям среды. Значительная часть экологов удовлетворяется описанием или экспериментальным анализом отдельных биологических

¹ Я не излагаю здесь отдельные типы филогенетических изменений органов по А. Н. Северцову, так как это сделано мной в ряде статей: 1) Успехи современной биологии, 1934, 2) Известия Ак. Наук СССР, серия биолог., 1937, 3) Зоолог. журнал, 1939. Само учение А. Н. Северцова изложено в его книге „Морфологические закономерности эволюции“, Иена; Jena, G. Fischer, 1931; Москва, изд. АН ССР, 1939 г.

процессов, отдельных жизненных форм или их популяций без применения сравнительного метода. Таким образом, получается лишь накопление интересного фактического материала без его эволюционного истолкования с позиций дарвинизма.

Задачей настоящей работы является на нескольких конкретных примерах иллюстрировать, какое значение могут иметь различные типы изменений формы и функции органов в их взаимоотношении к условиям среды в процессе индивидуального развития организма на его отдельных этапах. А. Н. Северцов развивал учение о типах частных филогенетических изменений строения и функции органов при филогенетическом развитии животных в ряде форм от предков к потомкам при изменяющихся условиях среды. Вопрос же о характере и способах изменения строения и функции органов на разных стадиях индивидуального развития оставался совершенно незатронутым¹. В то же время при современном понимании филогенеза как совокупности онтогенетического ряда поколений, изучение эволюции отдельных этапов индивидуального развития представляет громадный интерес.

А. Н. Северцов, давая характеристику проблемы эволюции различных типов приспособлений, с большой ясностью определяет подход исследователя к этой проблеме. Он пишет:

„Отметим прежде всего, что проблему эволюции различных типов (modi) приспособлений мы рассматриваем с биологической точки зрения и что поэтому мы переносим центр тяжести с анатомических изменений органов на их физиологическую сущность, т. е. оцениваем каждое морфологическое изменение органа как способ развития активной функции или пассивного приспособления в полезном для всего организма направлении“.

С этой точки зрения морфологическое изменение какого-либо органа имеет для нас значение лишь постольку, поскольку оно является усовершенствованием функции этого органа и поскольку обуславливает собой выживание организма в борьбе за существование и биологическое процветание вида. Для данного вида безразлично, выполняется ли данная функция у потомков тем же органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предков. Этим, собственно, и отличается наша точка зрения от точки зрения специалистов-физиологов: они исследуют функции органов как таковые, мы же рассматриваем их как средство, с помощью которого виды сохраняются и выживают в борьбе за существование. Биологически образованный морфолог имеет, конечно, право говорить об изменениях в строении органов (и в последующем мы сами будем широко пользоваться этим правом), но при этом надо постоянно иметь в виду, что изменяющиеся органы являются лишь орудиями, благодаря которым у потомков данной формы образуются биологически важные активные или пассивные приспособления“ (стр. 344—345).

В течение индивидуального развития организма от яйца до взрослого состояния биологические отношения его к условиям среды меняются у большинства животных неоднократно. В связи с этим на разных этапах онтогенеза развиваются различные формы эмбриональных приспособлений (см. Б. С. Матвеев, 1939).

Таким образом, при эколого-филогенетическом исследовании ряда онтогенезов генетически близких животных биолог получает возможность

¹ Лишь в 1940 г. в „Докладах Академии Наук СССР“ появилась статья А. Махотина „Взаимоотношение типов филогенетического и онтогенетического изменения органов“ (ДАН, т. XXVI, № 1, 1940), посвященная этому вопросу.

видеть последовательное преобразование формы и функции органа от одной стадии к другой в зависимости от изменения отношений развивающегося организма к окружающей среде.

ОРГАНЫ ДВИЖЕНИЯ РЫБ

Органы движения позвоночных животных, строение и функции которых чрезвычайно пластично изменяются при изменении отношений организма со средой, являются классическим объектом, на котором очень удобно иллюстрировать морфологические закономерности при сравнительном сопоставлении друг с другом ряда форм животных. Действительно, классическими примерами различных типов гомологии и аналогии являются ряды конечностей позвоночных животных. Метод тройного

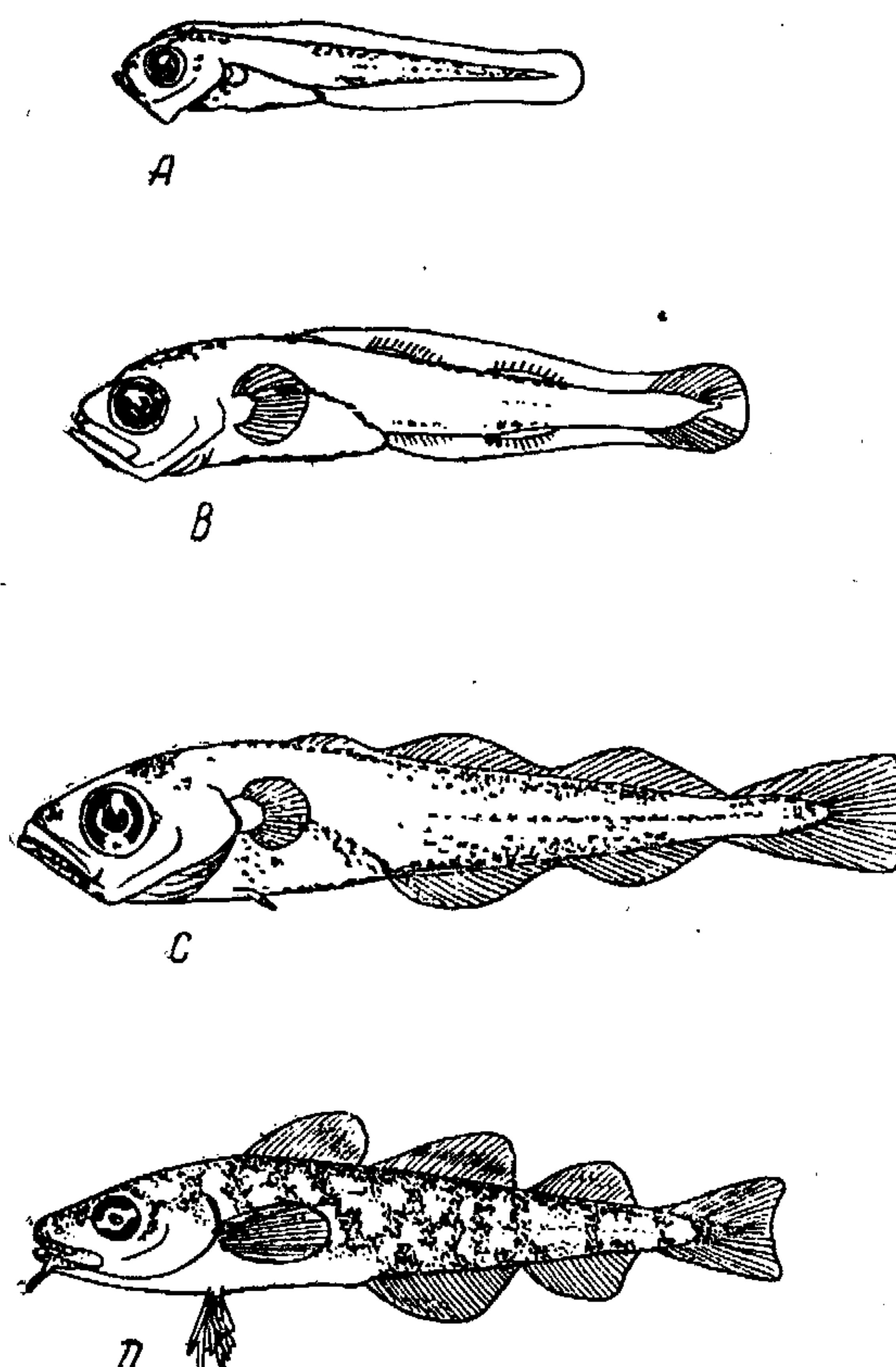


Рис. 1. Серия мальков трески *Gadus morhua* L. из Э. Эренбаума (1927): A — личинка 6,5 мм; B — личинка 11 мм; C — малек 20 мм; D — малек 44 мм

Abb. 1. Jungfischserie des Stockfisches *Gadus morhua* L. aus E. Ehrenbaum (1927); A — Larve 6.5 mm; B — Larve 11 mm; C — Jungfisch 20 mm; D — Jungfisch 44 mm

параллелизма в морфологии также находит наиболее убедительные примеры из эволюции конечностей млекопитающих. В вопросе о типах филогенетических изменений органов А. Н. Северцов также находит много примеров в эволюционных преобразованиях парных конечностей как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Поэтому при анализе преобразований функции органов на разных этапах онтогенеза я также обратился к изучению преобразования строения и функции парных плав-

ников рыб. Костистые рыбы являются в этом отношении весьма благородным объектом, так как исследователь на прозрачном зародыше может наблюдать последовательное развитие органов в живом состоянии под микроскопом.

Как известно, у большинства костистых рыб основным поступательным органом движения служит хвостовой отдел тела с непарными плавниками, его окаймляющими. Парные плавники рыб являются лишь вспомогательными органами, регулирующими движение. Парные плавники Teleostei по сравнению с низшими рыбами (вследствие редукции у них radialia и непосредственному причленению костных лепидотрихий к базиптеригиальным лучам) характеризуются развитием активной функции, а именно изменением направления движения тела рыб в вертикальном

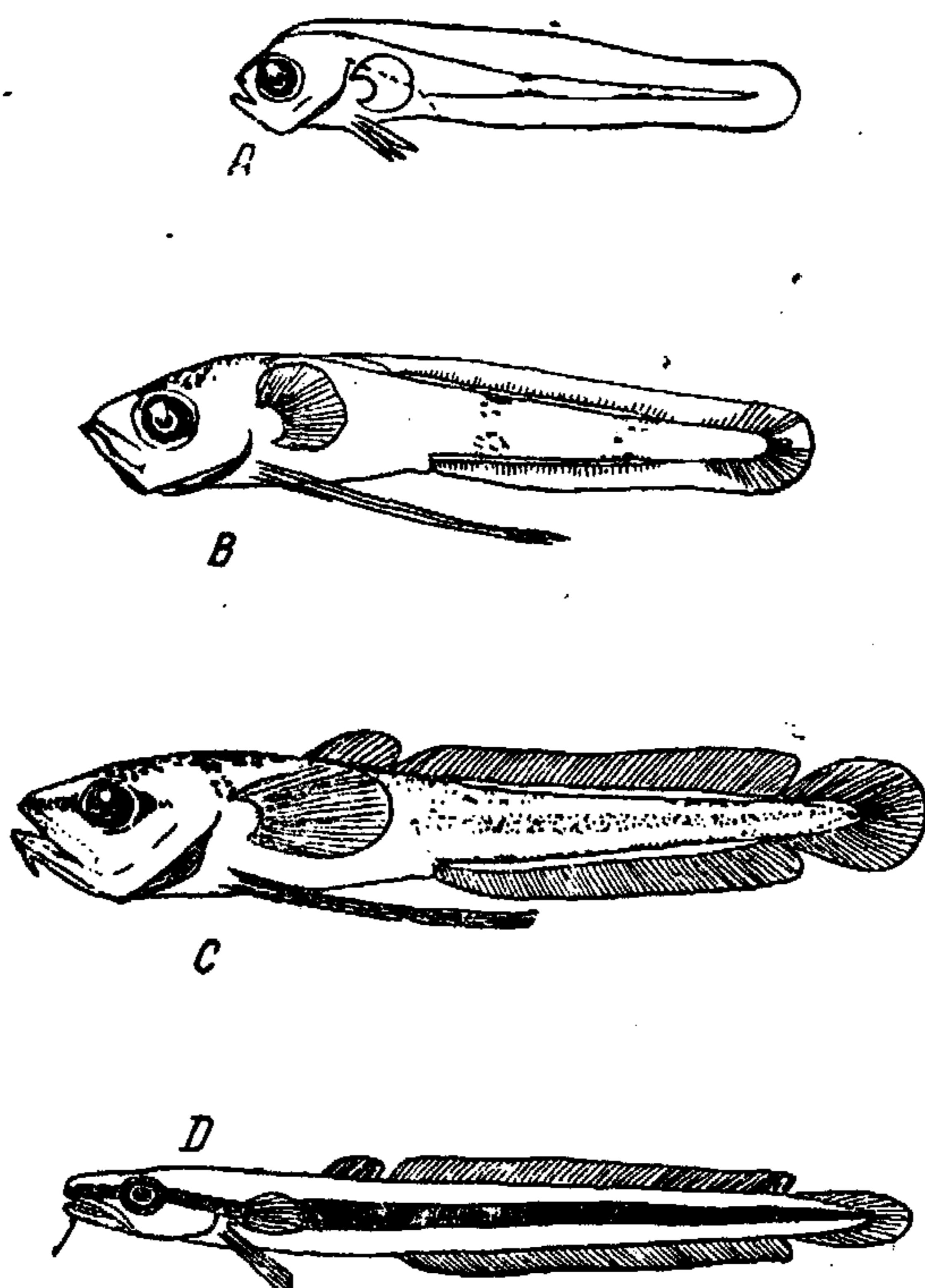


Рис. 2. Серия мальков мольвы *Molva molva* L. из Э. Эренбаума (1927): A — личинка 5 мм; B — личинка 10,75 мм; C — малек 22 мм; D — малек 79 мм

Abb. 2. Jungfischserie der *Molva molva* L. aus E. Ehrenbaum (1927): A — Larve 5 mm; B — Larve 10.75 mm; C — Jungfisch 22 mm; D — Jungfisch 79 mm

направлении, что совершается путем поднятия и опускания переднего и заднего краев плавника. Это стало возможным вследствие выпадения промежуточной пассивной функции лучей и усиления главной функции подвижной лопасти плавника; она могла усилиться благодаря прогрессивному развитию лепидотрихий, заменивших плавниковые лучи.

Во время онтогенеза грудные плавники закладываются значительно раньше брюшных. Грудные плавники закладываются у зародыша, когда он имеет еще большой желточный мешок, еще до открытия ротового отверстия, и когда вокруг зародыша развивается эмбриональная плавниковая складка. Брюшные плавники закладываются обыкновенно уже

у свободно плавающего малька после резорбции желточного мешка и перехода к активному питанию.

В качестве примера обычных для костистых рыб соотношений в развитии грудных и брюшных плавников на рис. 1 представлен ряд мальков обыкновенной трески *Gadus morrhua* L. из сем. Gadidae. На стадии первой (A) у личинки 6,5 мм длиной с типичной непарной эмбриональной плавниковой складкой уже хорошо развит грудной плавник. Стадия вторая (B) у малька 11 мм длиной характеризуется появлением непарных плавников, лежащих еще в эмбриональной плавниковой складке, но брюшные плавники еще не видны. На стадии третьей (C) у малька 20 мм уже видны брюшные плавники. На стадии четвертой рыбка 44 мм длиной имеет нормально развитые плавники, как взрослая рыба. Другой представитель сем. Gadidae, морская щука, мольва, *Molva molva* L., при общем сходном развитии с треской имеет пелагическую личинку с интересным эмбриональным приспособлением к планктонному образу жизни за счет преобразования строения и функции брюшных плавников. На рис. 2 изображены четыре стадии развития мольвы, сходные со стадиями на рис. 1 у трески. У мольвы икра и мальки несколько мельче, чем у трески: у *G. morrhua* икра — 1,35 мм, вылупившаяся личинка — 4 мм, у *Molva molva* икра — 1,04 мм, выклонувшаяся личинка — 3,2 мм. На второй стадии развития (B), когда начинается обособление непарных плавников в эмбрионально-плавниковой складке, у малька мольвы 10,75 мм длиной в отличие от трески имеется уже мощно развитой брюшной плавник, достигающий почти половины длины тела. В связи с приспособлением к пелагическому образу жизни ускоренно развивающийся брюшной плавник получил новую дополнительную функцию планирования в воде при сохранении главной функции регуляции движения. Перед нами очень типичный пример типа преобразования органов, названный Плате расширением функции органа. Однако это расширение функции является кратковременным. Уже на стадии третьей (C) у малька 22 мм длиной брюшной плавник по отношению к общей длине тела становится короче, он отстает в скорости роста, а на стадии четвертой (D) у рыбки 79 мм брюшной плавник имеет типичные форму и функцию, как и у трески. Он теряет свою дополнительную функцию и возвращается к исходным форме и функции.

Сопоставление двух серий стадий развития трески и мольвы позволяет дать объяснение, каким путем возникло это эмбриональное приспособление, характеризующееся расширением функции грудного плавника. Новые форма и функция брюшного плавника мольвы являются результатом резкого коррелятивного сдвига во времени закладки брюшного плавника. В то время как у трески брюшные плавники становятся видимыми лишь у малька 20 мм длиной и их не видно ни на первой, ни на второй стадии, у личинки мольвы 5 мм длиной (A), т. е. на первой из рассматриваемых нами стадий, уже имеется хорошо выраженный брюшной плавник, по своим размерам сходный с размерами у взрослой рыбы.

Следовательно, сдвиг закладки органа на более ранние стадии развития и временно ускоренный рост органа явились причиной изменения формы и функции брюшного плавника по пути приспособления к новым условиям существования в связи с переходом мольвы к планктонному образу жизни.

Еще более сильное преобразование строения и функции брюшного плавника встречается у другого представителя тресковых из подсемейства налимовых (Lotinae) — у *Physiculus dalwigkii* L. На рис. 3 изображена серия мальков, взятых мной из монографии У. д'Анкона (U. d'Ancona, 1933). На первой стадии (A) у личинки 4,6 мм длиной на 15-й день

по откладке икры имеется разрастание брюшных плавников, сходное с таковым у мольвы. При дальнейшем развитии у малька 36 мм на 6-й день по вылуплении (B) наступает их дальнейшее преобразование. Помимо усиленного роста при приспособлении к пелагическому образу жизни, происходит расчленение плавника на отдельные лучи. Здесь перед нами расширение функции переходит уже в полную смену функции. Далее это разрастание брюшных плавников регулируется.

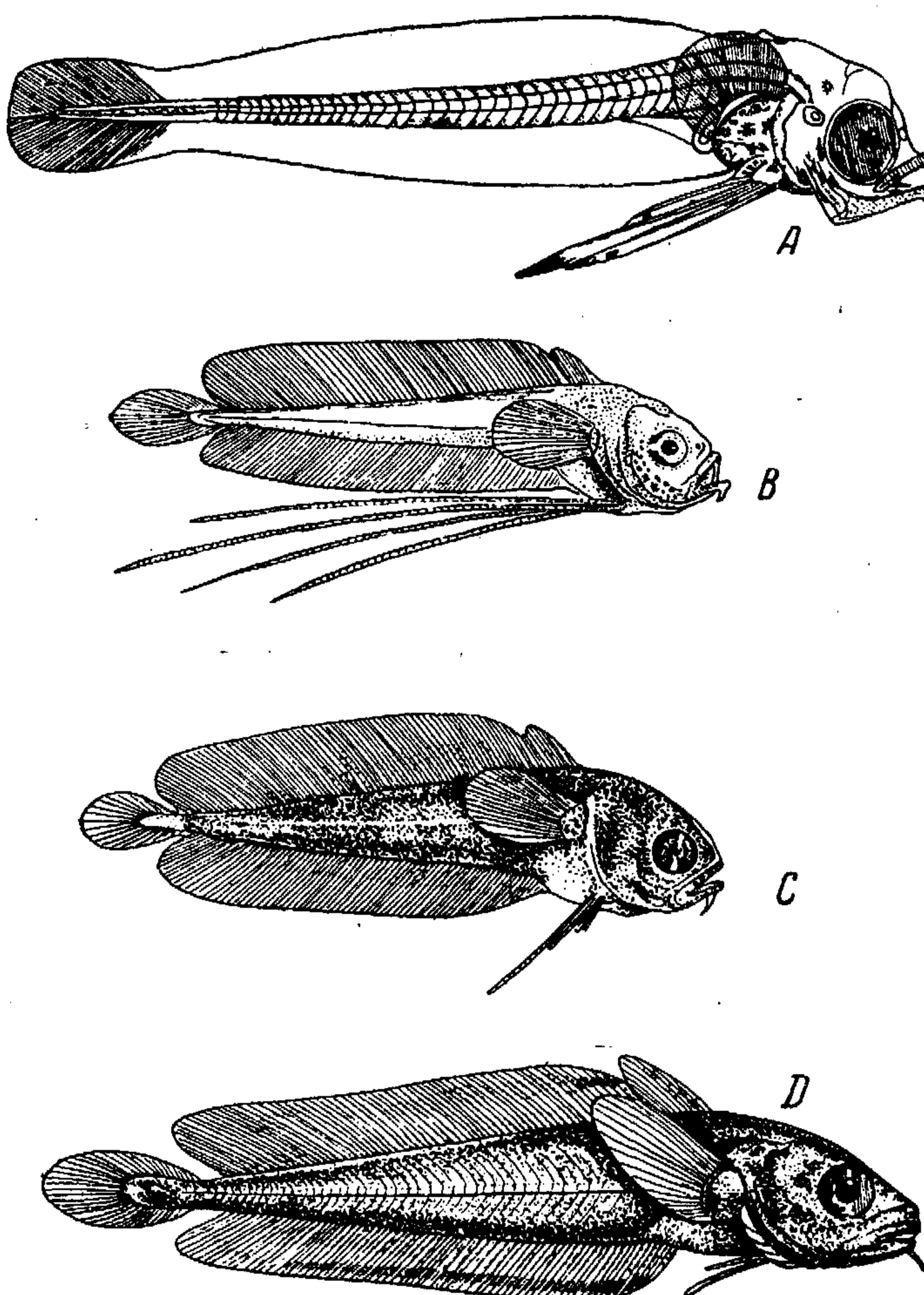


Рис. 3. Серия мальков одного из морских налимов *Physiculus dalwigkii* из У. Анкона (1933):
 A — личинка 15 дней, 4,6 мм; B — личинка 11 дней, 36 мм; C — малек 37 дней, 38 мм;
 D — малек 63 дней, 50 мм

Abb. 3. Jungfischserie einer der Seealquappen *Physiculus dalwigkii* L. aus U. Ankona (1933)
 A — Larve 15 Tage, 4.6 mm; B — Larve, 11 Tage, 36 mm; C — Jungfisch 37 Tage, 38 mm;
 D — Jungfisch 63 Tage, 50 mm

У малька на 37-й день по вылуплении, 38 мм длиной, брюшные плавники сильно уменьшаются в своих размерах, а у малька на 63-й день по вылуплении, 50 мм длиной (D), они имеют такое же соотношение с телом, как у взрослой рыбы.

Сходный процесс также временного расширения функции плавника по пути приспособления к пелагическому образу жизни можно видеть

у мальков морской собачки *Blennius galerita* L. (рис. 4), но только, в отличие от мольвы, здесь брюшной плавник остается неизменным, а изменяется грудной плавник, получая дополнительную функцию планирования. Снова перед нами пример, когда регулируемая гетерохрония, т. е. временное ускорение в развитии органа, затем выравнивающееся, является причиной возникновения нового эмбрионального приспособления. Преобразование строения и функции органа здесь также происходит по типу интенсификации функций, переходящей в дальнейшем развитии в расширение функции при получении новой добавочной функции планирования в воде.

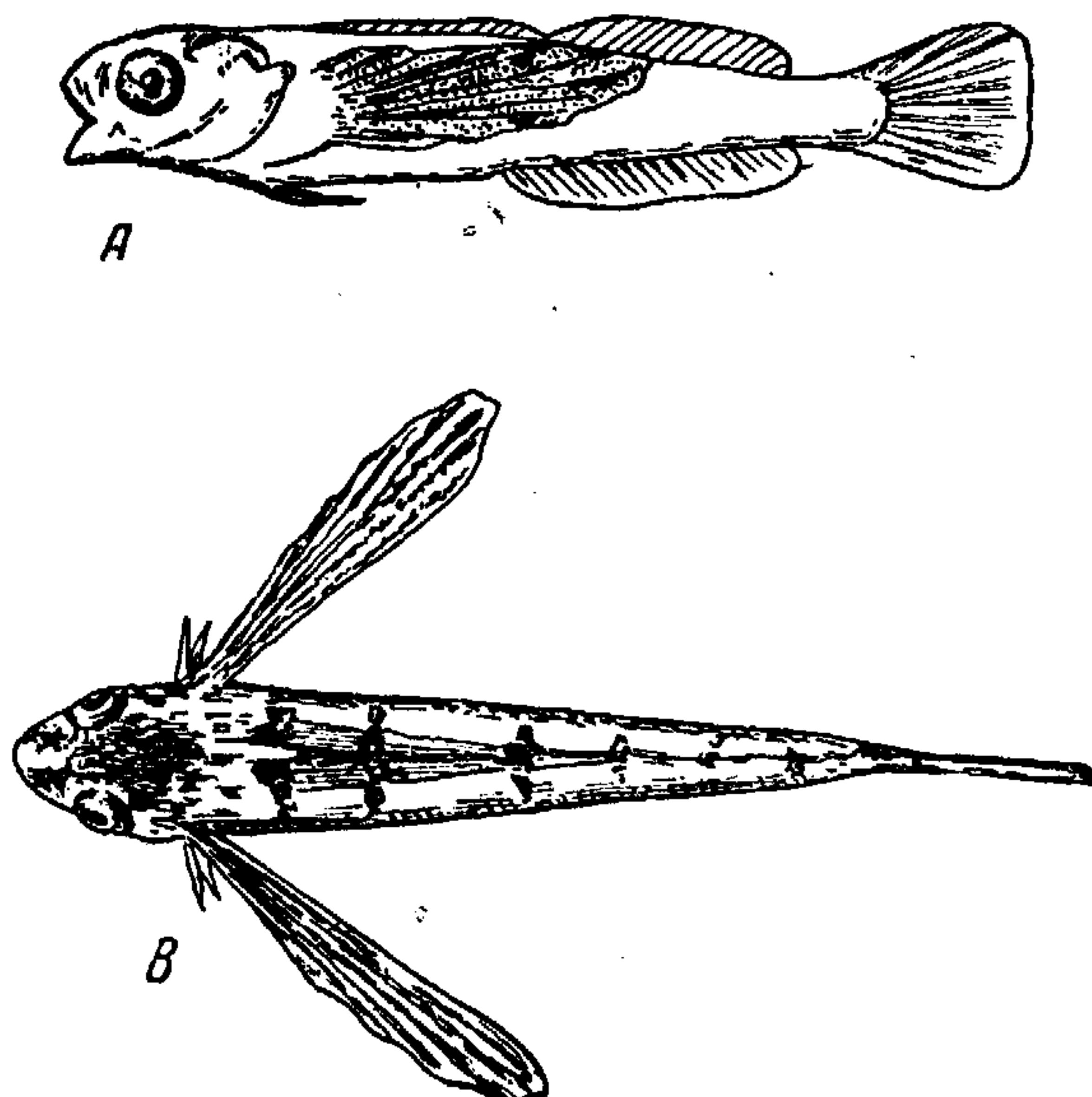


Рис. 4. Мальки морской собачки *Blennius galerita* L. из Э. Эренбаума (1927):
A — малек 15,5 мм; B — малек 24 мм

Abb. 4. Jungfische von *Blennius galerita* L. aus E. Ehrenbaum (1927): A — Jungfisch 15,5 mm;
B — Jungfisch 24 mm

У личинки *Trachipterus* sp. из семейства *Trachipteridae* (рис. 5), как ее изображает Эренбаум (1927) по Эмери, временное разрастание брюшных плавников как эмбриональное приспособление личинок к планктонному образу жизни достигает еще большей степени. Кроме брюшного плавника, образующего отдельные очень длинные нити за счет разрастания плавниковых лучей, разрастаются отдельные плавниковые лучи в непарных плавниках. Здесь уже новая добавочная функция (планирование) совершенно вытесняет первичную главную функцию (регуляцию движения), и тип расширения функции переходит в полную смену функций.

Значительно более сложные преобразования в строении и функции парных плавников по пути приспособления к различным формам движения можно встретить у донных рыб, вторично перешедших к бентонному образу жизни из нектонного. У многих из таких рыб икра пелагическая, и вылупившиеся из нее личинки также некоторое время ведут пелагический образ жизни, лишь позднее переходя к донному образу жизни. Личинки таких бентонных рыб, по сравнению с личинками нектонных рыб, обычно бывают очень неуклюжими, с большими головами.

Благодаря этому при приспособлении к планктонному образу жизни у них обычно очень резко выражены эмбриональные приспособления в виде мощно развитых эксцессивных органов, дающих интересные примеры изменения и смены функций.

В качестве первого примера возьмем развитие морского ерша *Scorpaena porcus* из семейства *Cataphracti*, всем хорошо известной донной рыбы с мимикриирующими выростами на голове (рис. 6). Она откладывает типичную пелагическую икру без жировых капель, достаточно круп-

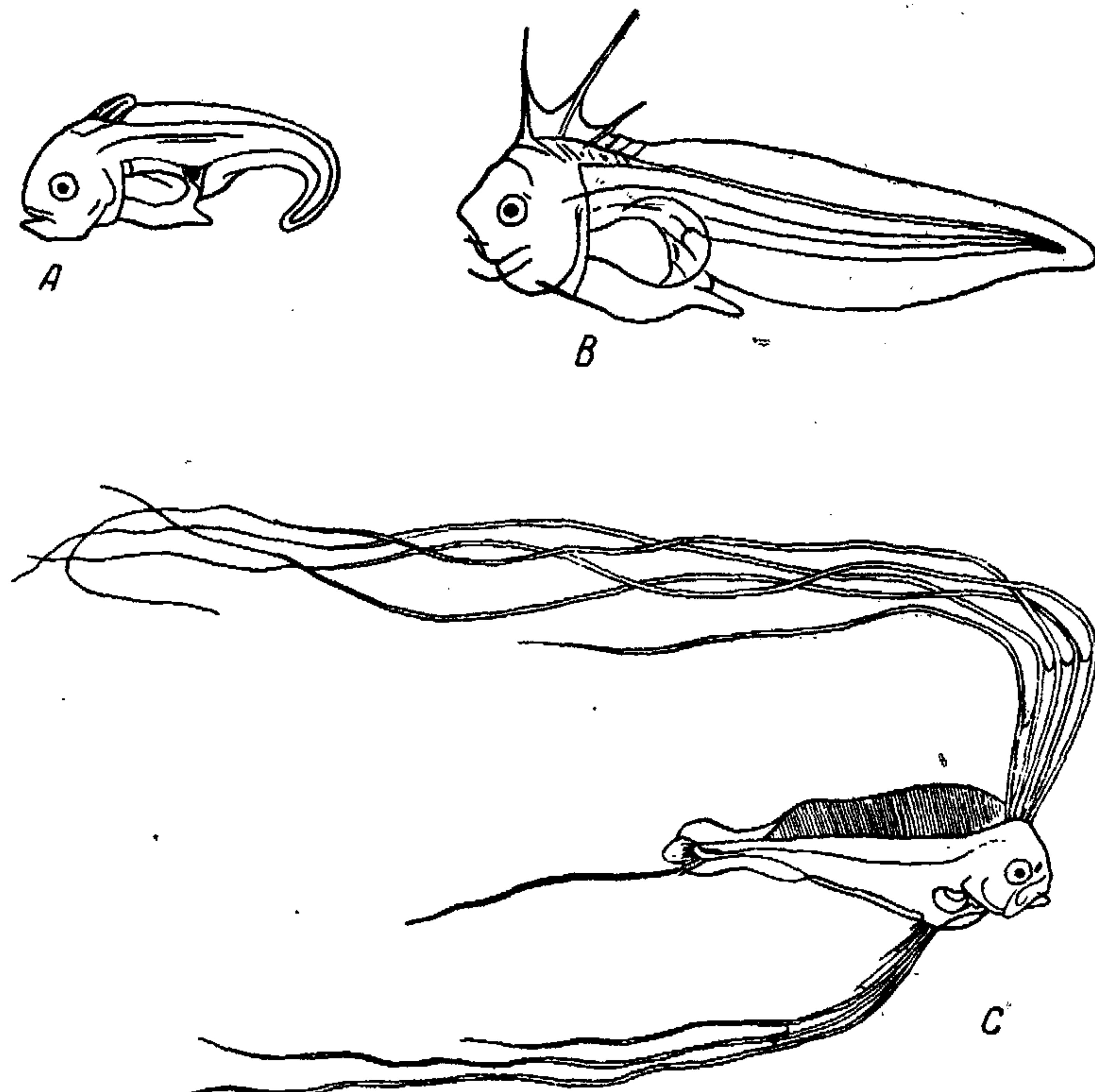


Рис. 5. Личинки *Trachipterus* sp. из Э. Эренбаума (1927): A — личинка 3 мм; B — личинка 6 мм; C — личинка 32 мм

Abb. 5. Larven *Trachipterus* sp. aus E. Ehrenbaum (1927). A — Larve 3 mm; B — Larve 6 mm; C — Larve 32 mm

ную (размер $1,3 \times 1,1$ мм), с очень прозрачным, водянистым и легким желтком. Только что вылупившаяся личинка (рис. 5, A) имеет очень большой желточный мешок, служащий как бы поплавком при плавании. Однако эта форма поддерживания во взвешенном состоянии очень быстро замещается, субSTITУИРУЕТСЯ, новым приспособлением к планктонному образу жизни. Еще в икринке начинается водянистое набухание под кожей вокруг тела зародыша (рис. 6, B), достигающее особенно сильного развития на спинной стороне и получившее название *sinus cephalicus* (рис. 6, C, D). Таким образом, происходит постепенное замещение функции поддерживания во взвешенном состоянии через желточный мешок поддерживанием при помощи *sinus cephalicus*, достигающего максимального размера ко времени резорбции желточного мешка. Такая личинка *Scorpaena porcus* представлена на рис. 6: сверху, на второй день после вылупления (C), и сбоку, на третий день по вылу-

плении (D). Перед нами типичный пример субSTITУции функции (А. Н. Северцова) при переходе от одной стадии индивидуального развития к другой.

При этом в организме личинки как единой целостной системе в ее приспособительной эволюции к планктонному образу жизни происходит ряд других коррелятивных изменений. Напряжение (тургор) жидкости, заполняющей *sinus cephalicus*, мешает поступательному движению малька при плавании его ударами хвостового отдела. В связи с этим происходит прогрессивное разрастание грудных плавников, приводящее к значитель-

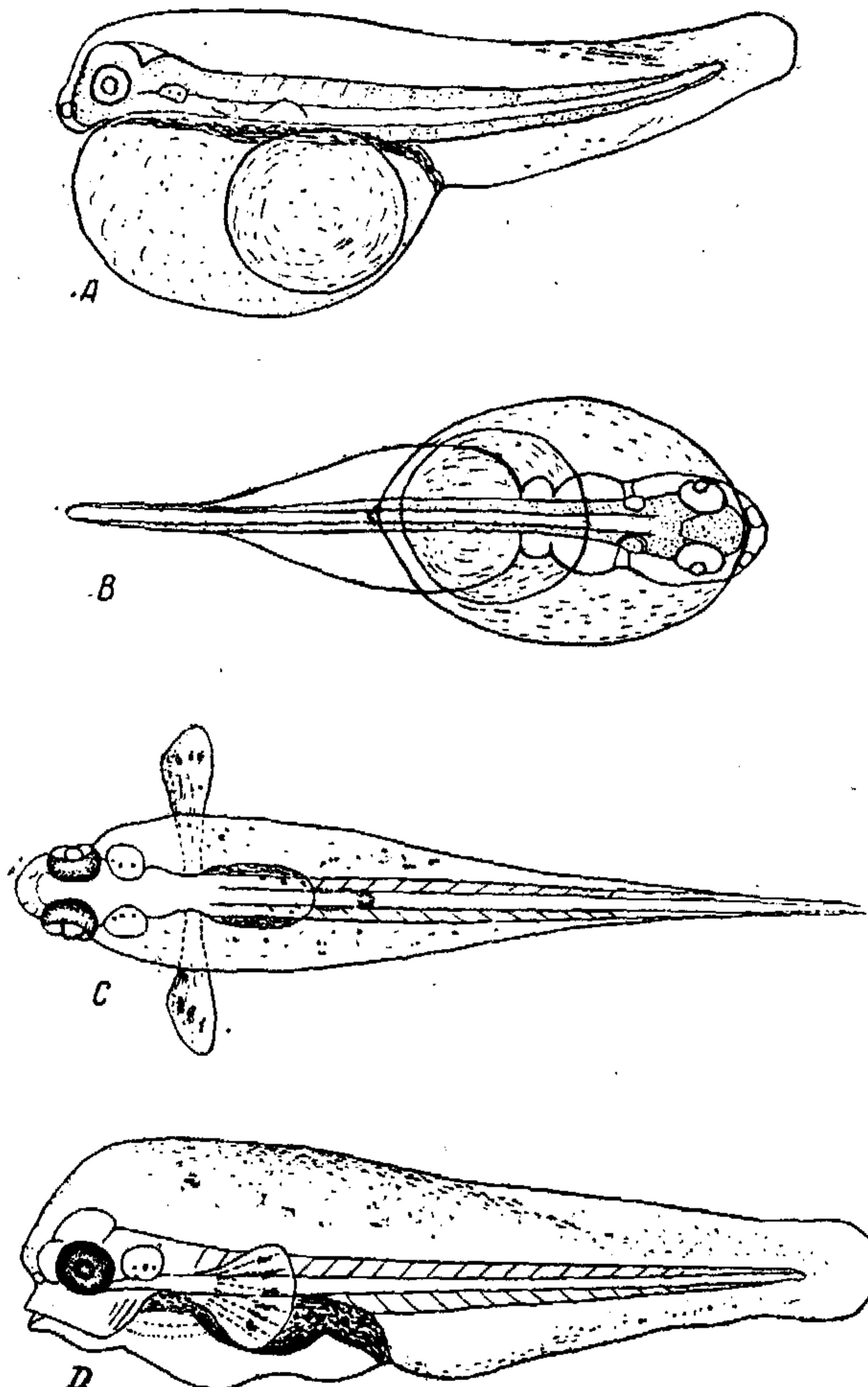


Рис. 6. Личинки морского ерша *Scopraena porcus* L.: A — личинка, 1-й день по вылуплению; B — личинка, 3-й день по вылуплению

Abb. 6. Larven des Seebarsches *Scopraena porcus* L.: A — Larve am 1. Tage nach dem Ausschlüpfen; B — Larve am 3. Tage nach dem Ausschlüpfen

шому усилению, интенсификации их функции. На этом развитие не останавливается, и наступает переход от пассивного состояния регуляции движения к активной функции гребного, поступательного движения грудными плавниками (рис. 6, C). Перед нами новый пример комплексного преобразования формы и функции от одной стадии развития к другой. В развитии грудных плавников сначала происходит интенсификация функции, которая затем постепенно переходит

в активную функцию (гребное плавание). В дальнейшем развитии *sinus cephalicus* исчезает, и грудные плавники получают типичные форму и функцию регуляторов движения. Интересно отметить, что среди *Gobiidae*, типичных донных рыб, откладывающих донную прикрепленную икру своеобразной бокаловидной формы, у некоторых форм (*Gobius niger*, *Zostericola ophiocephala* P.) личинки также ведут пелагический образ жизни, а другие (например, *Gobius melanostomus*) после вылупления остаются жить на дне. У пелагических личинок *Gobiidae* не развивается *sinus cephalicus*, но у них развивается своеобразное приспособление к планктонному образу жизни. У них на значительно более ранних стадиях развития, чем у других рыб и, в частности, у близкого *G. melanostomus*, развивается плавательный пузырь как гидростатический аппарат для поддерживания рыбы в воде. У *G. melanostomus* малек выклевывается на значительно более поздней стадии развития, уже с дифференцированными спинными плавниками и со скелетными лучами в них, а плавательного пузырька у них еще нет.

Таким образом, приспособление к общей функции поддерживания во взвешенном состоянии при пелагическом образе жизни в онтогенезе костистых рыб осуществляется на разных стадиях по-разному, путем развития специальных приспособительных особенностей. Эти приспособления специфичны для каждой стадии и последовательно замещаются при переходе от одной стадии к другой, т. е. субституируют друг друга.

1. На первых стадиях онтогенеза, проходящих в икринке, когда зародыш не ведет еще самостоятельного образа жизни, в икринке вырабатывается целый цикл самостоятельных приспособлений к поддержанию в воде: а) яйцевые оболочки, б) перивителлиновое пространство, в) строение желточного мешка и его консистенция, г) жировые капли в желтке и т. д.

2. После вылупления, до перехода к самостоятельному питанию, функция поддерживания организма во взвешенном состоянии принимает другие формы, субституирующие первые: а) форма желточного мешка, определяющая движение личинки либо брюхом кверху, либо головой кверху, либо головой вниз, б) развитие *sinus cephalicus*.

3. После перехода к самостоятельному питанию и активному движению при помощи плавников наступает новая субституция функции путем развития ряда эпсессивных органов движения: а) брюшные плавники, б) грудные плавники, в) плавниковые лучи непарных плавников, г) плавательный пузырь.

Более сложная цепь изменений функций грудных плавников в течение онтогенеза встречается у донного морского петуха *Trigla gurnardus* L. из отряда *Cataphracti*.

На рис. 7 представлено три малька во время планктонного образа жизни. Грудные плавники у *Trigla gurnardus* закладываются на обычной для других костистых рыб стадии развития [см. рисунок верхней личинки, 3,2 мм. длиной (A)], быть может, лишь немного сдвигаясь на более раннюю стадию. В дальнейшем наступает их быстрый интенсивный рост, благодаря чему функция их усиливается и становится более активной. Грудные плавники достигают громадных размеров по отношению к величине малька (рис. 7, B и C) и становятся активными органами при плавании и поддержании малька во взвешенном состоянии. Перед нами снова последовательная смена различных типов филогенетических изменений строения и функции органа в ряде стадий индивидуального развития. Сначала вступает усиление — интенсификация — функции грудного плавника. Как говорит А. Н. Северцов, „этот принцип входит в качестве главного действующего начала во все остальные принципы

прогрессивного филогенетического развития животных" (1939, стр. 355). Далее вырабатываются новые качественные изменения, приводящие к активации функции и вместе с тем к расширению функции, а в дальнейшем развитии происходит уже настоящая смена функции.

Однако изменение этим не ограничивается; малек переходит к донному образу жизни, грудной плавник как основной орган движения в воде

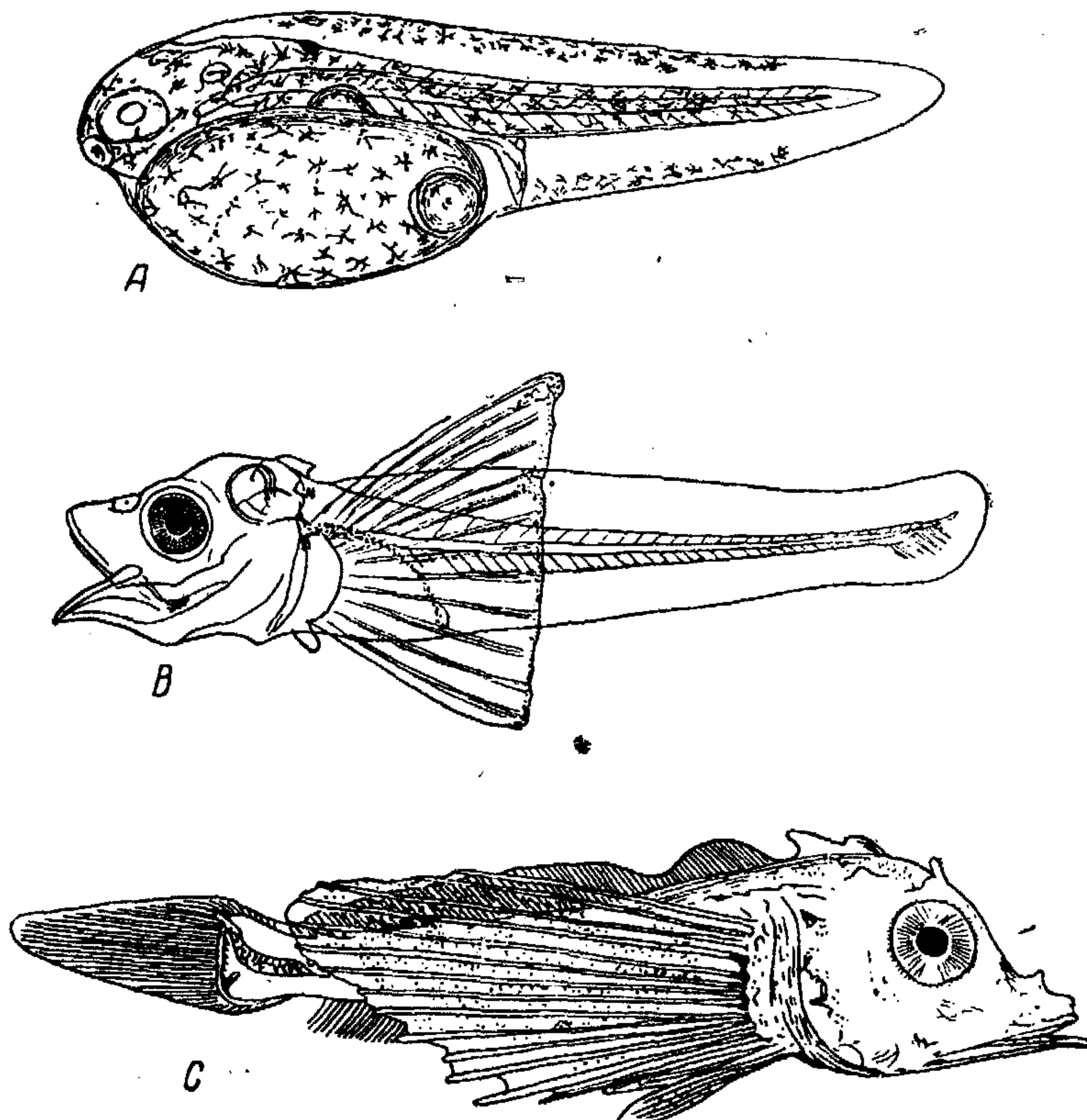


Рис. 7. Личинки морского петуха *Trigla gurnardes* L. из Э. Эренбаума (1927):
A — личинка после вылупления, 3,2 мм; B — личинка 8,3 мм; C — малек 15 мм

Abb. 7. Larven des Seehahnes *Trigla gurnardes* L. (aus E. Ehrenbaum, 1927): A — Larve nach dem Ausschlüpfen, 3,2 mm; B — Larve 8,3 mm; C — Jungfisch 15 mm

становится ненужным, и наступает новый период расширения функции благодаря развитию приспособления к ползанию по дну. Вентральные плавниковые лучи грудного плавника, как это было разобрано А. Н. Северцовым в 1927 г., постепенно вычленяются из состава плавника, благодаря редукции соединяющей их плавниковой складки. Постепенно образуются подвижные, пальцевидные выросты, имеющие самостоятельную сложную мускулатуру, аналогичную мускулатуре расчлененной конечности наземных позвоночных (В. Васнецов, 1925), благодаря которым тригла может активно ползать по дну и в то же время свободно пользоваться остальным плавником при плавании. Здесь тип расширения функции постепенно переходит в тип разделения или дифференциации функции.

Еще более яркое выражение смены форм движения происходит в онтогенезе морского чорта *Lophius piscatorius* L. из отряда Pediculati. Это типично донные рыбы с яркими приспособлениями к донному образу жизни во взрослом состоянии: уплощенная в дорзо-вентральном направлении форма тела, громадный рот и нитевидные прилатки на голове.

Lophius также имеет пелагическую икру и пелагическую личинку с очень сильно развитыми аксессивными органами. У *Lophius*, так же как и у *Molva*, происходит сдвигание на более раннюю стадию начальной закладки брюшных плавников (рис. 8), усиленный рост грудных и брюшных

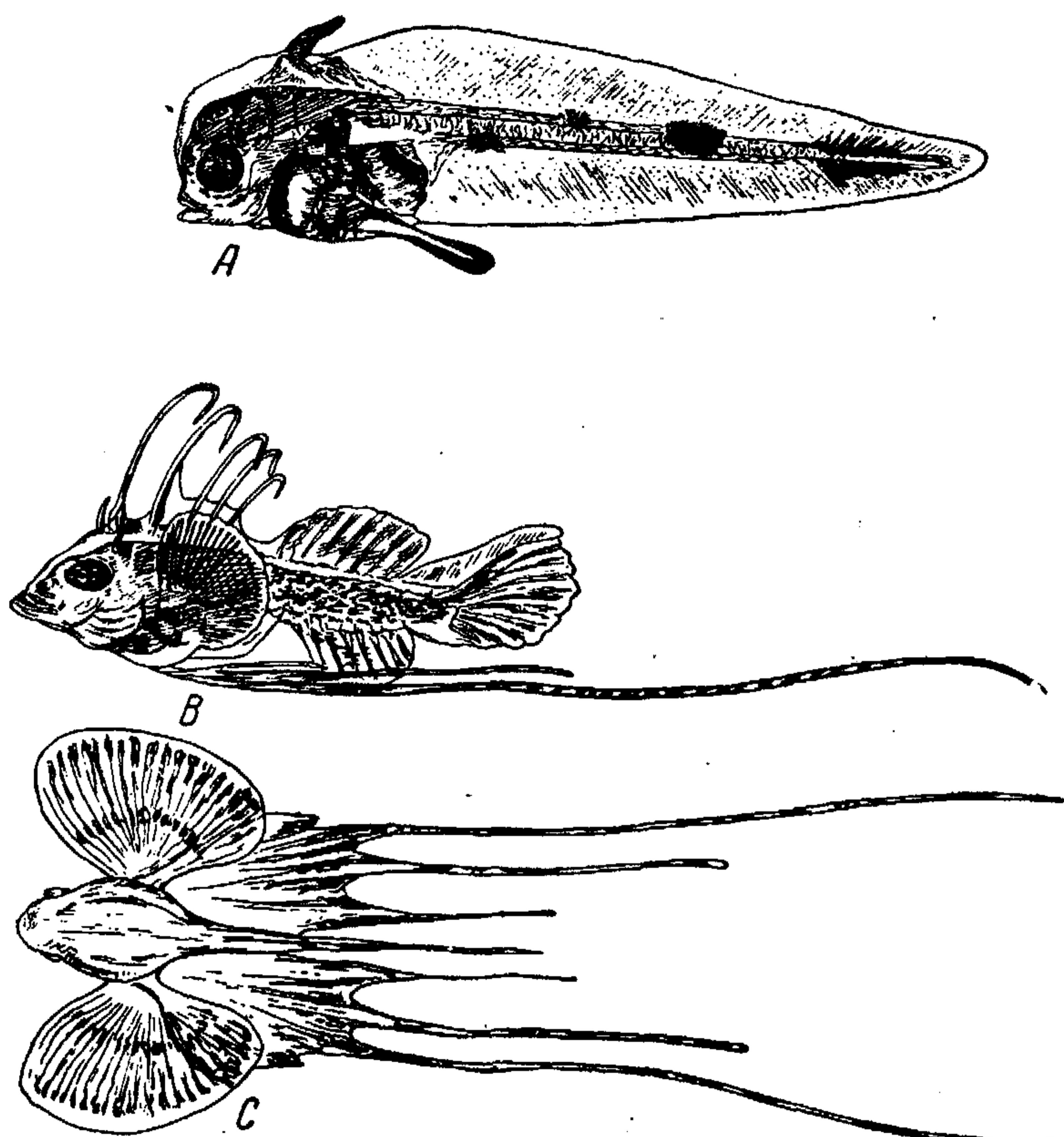


Рис. 8. Личинки морского чорта *Lophius piscatorius* L. из Э. Эренбаума (1927): A — личинка после резорбции желточного мешка по Агассицу; B — личинка 30 мм, сбоку; C — то же, сверху

Abb. 8. Larven des Seeteufels *Lophius piscatorius* L. (aus E. Ehrenbaum, 1927): A — Larve nach der Resorption des Dottersackes nach Agassitz; B — Larve 30 mm von der Seite; C — dieselbe von oben

плавников, а также отдельных плавниковых лучей в брюшных и непарных плавниках. В результате этих изменений личинка принимает причудливую внешнюю форму, изображенную на рис. 8, B и C. Здесь в онтогенезе снова яркий ряд изменений функций всех плавников через усиление функций к расширению функции и, наконец, к смене функции, когда у распластанного в воде малька все плавники выполняют одну ново-приобретенную функцию планирования в воде. Однако при переходе в дальнейшем развитии к донному образу жизни происходит новая полная перестройка всей организации малька из планктонного, планирующего

в воде организма в узко специализированную к донному образу жизни рыб. Перед нами интересный пример перехода крайне специализированной организации в одном направлении (планктонный образ жизни) в специализацию этой же организации в совершенно ином направлении (донный образ жизни).

Таким образом, не всегда специализация организма является биологическим тупиком, ведущим специализированную форму к вымиранию при изменении условий существования. Это имеет место только в тех случаях, если специализация организации осуществляется в конечных этапах онтогенеза, когда прекращаются процессы роста и развития. На более ранних этапах онтогенеза в процессе приспособительной эволюции могут вырабатываться очень крайние специализированные признаки, но это не мешает при переходе организма к новым условиям существования перестройке его организации в другом направлении.

Планктонный малек *Lophius piscatorius*, с его ярко выраженными эксцессивными органами, при переходе к донному образу жизни подвергается полной реорганизации, как это было прослежено А. Н. Северцовым в работе о соотношении онтогенеза и филогенеза (1927). Форма тела перестраивается в плоскую, эксцессивные органы редуцируются, грудные плавники становятся боковыми придатками, а брюшные постепенно меняют свою функцию и превращаются в небольшие придатки на брюшной стороне тела. Наступает новая смена функции брюшных плавников.



Рис. 9. Микрофотография личинки панцирного сомика *Callichthys callichthys* L., 1-й день по вылуплению

Abb. 9. Mikrophotographie einer Larve des Panzerwels *Callichthys callichthys* L. 1. Tag nach dem Ausschlüpfen

Во всех приведенных выше примерах смены различных типов строения и функции органов мы рассматривали различные формы изменения общей функции движения животного в воде. Сравнительное изучение онтогенезов костистых рыб дает нам и еще более яркие примеры смены функций.

Еще в 1914 г. Тайлор (Taylor, 1914), а позднее С. Г. Крыжановский (1933) у зародыша *Symbranchus*, рыбки из отряда *Symbranchii*, обнаружил интересный случай, когда грудные плавники личинки этой рыбки функционируют как наружные жабры, так как в них имеется сеть кровеносных сосудов.

Мне также удалось встретиться с аналогичным случаем в эмбриональном развитии *Callichthys callichthys* L. из сем. *Siluridae* и проследить его дальнейшую судьбу. В условиях аквариумного содержания вылупление личинки из икринки наступает на 8–9-й день после откладки икры. На рис. 9 представлена микрофотография такой личинки. Личинки сомовых рыб (*Siluridae*) по общему габитусу очень напоминают головастика лягушки. У донной личинки обращают на себя внимание громадные грудные плавники правильно овальной формы, которыми малек, сидя обыкновенно на дне водоема, совершает регулярные ритмичные помахивания

При рассматривании под бинокуляром (рис. 10) в таком грудном плавнике удается видеть мощную сеть кровеносных сосудов с крупным приносящим сосудом, проходящим по дорзальному краю плавника, и мощным выносящим сосудом, который лежит по вентральному краю плавника и несет кровь к сердцу. По этим сосудам протекает мощный поток крови, причем в приносящем сосуде кровь более темная, чем в выносящем. На данной стадии развития грудной плавник лишен скелетных образований и является

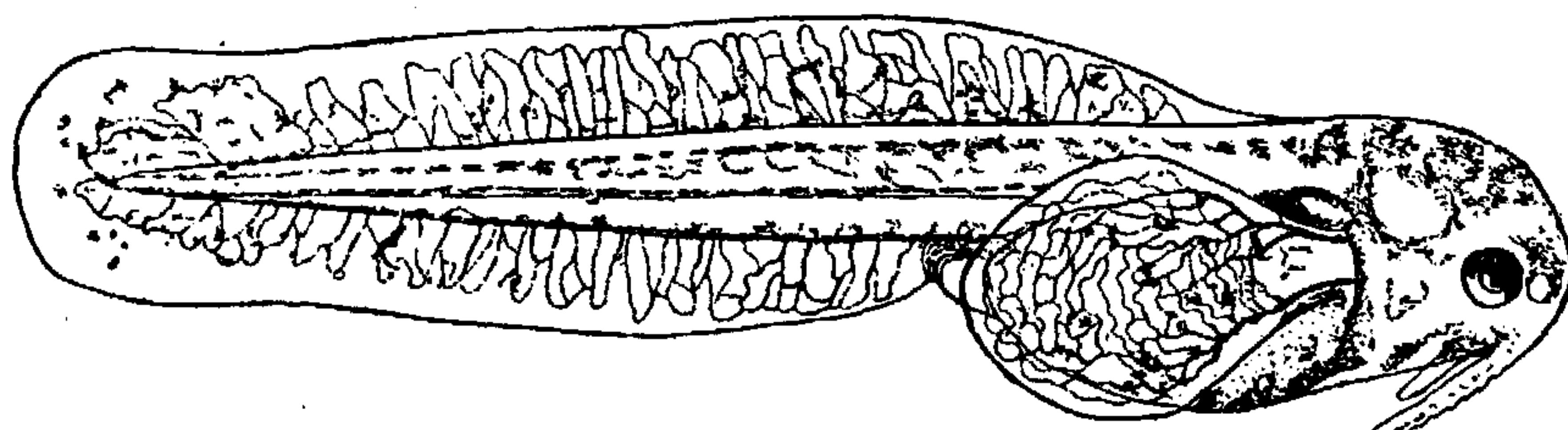


Рис. 10. Личинка панцирного сомика *Callichthys callichthys* L., 1-й день по вылуплению, сбоку

Abb. 10. Larve des Panzerwels *Callichthys callichthys* L. 1. Tag nach dem Ausschlüpfen, von der Seite

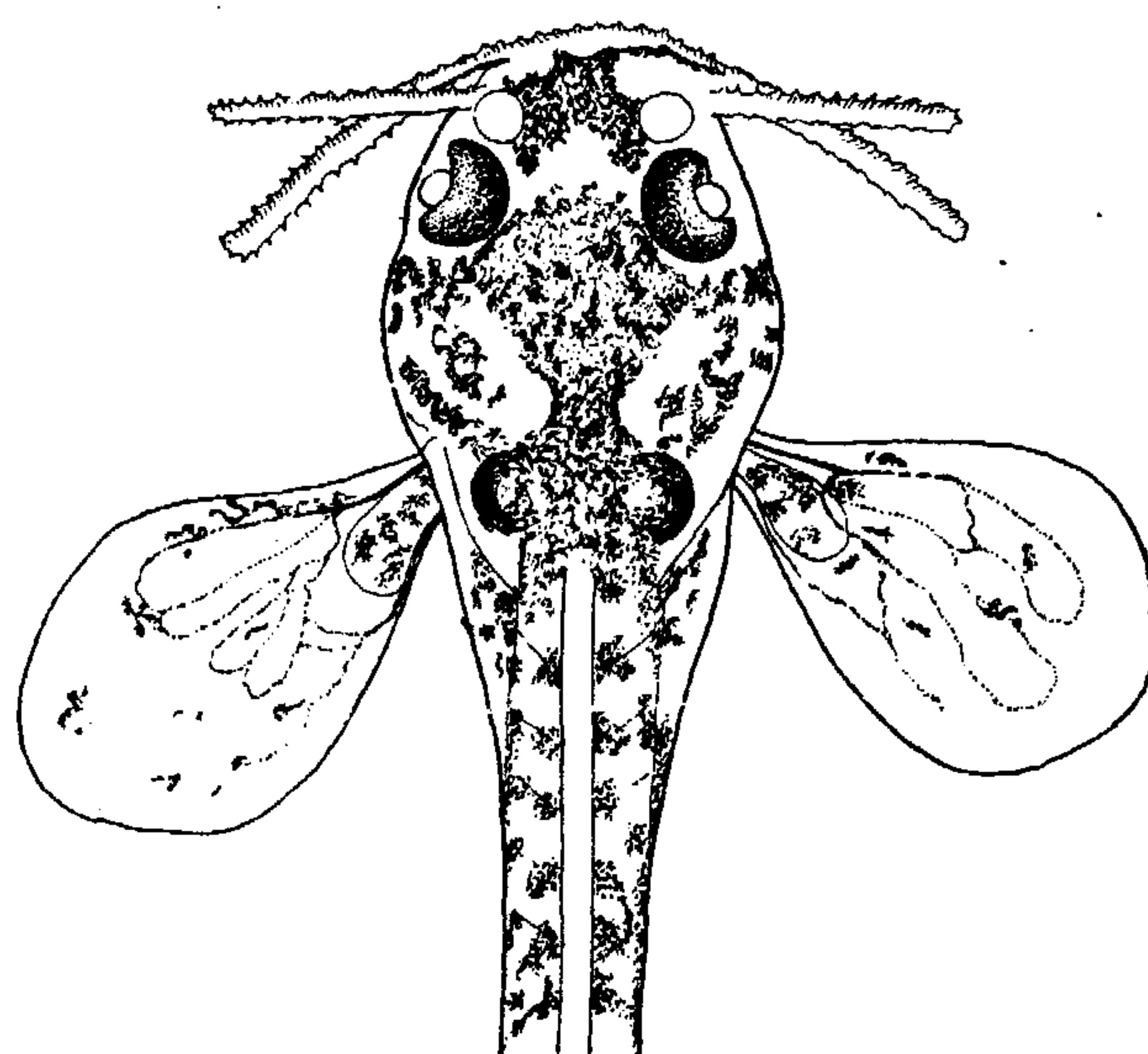


Рис. 11. Личинка панцирного сомика *Callichthys callichthys* L., 2-й день по вылуплению, сверху

Abb. 11. Larve des Panzerwels *Callichthys callichthys* L. 2. Tag nach dem Ausschlüpfen von oben

ярко выраженным органом дыхания. Ритмичные помахивания грудных плавничков соответствуют ритмичным помахиваниям наружных жабер аксолотля. Кроме того, как это видно на рис. 10, в эмбриональной плавниковой складке и в ротовых усиках наблюдается также сложная сеть капилляров. При рассмотрении зародышей *Callichthys* до вылупления в икринке оказалось, что разрастание грудных плавников и развитие в них сети кровеносных сосудов происходит еще в икринке за несколько

дней до выклевывания личинки, когда грудной плавник как орган движения еще не нужен. Следовательно, в онтогенезе *Callichthys* первой функцией грудного плавника является дыхательная функция.

После вылупления, когда условия кислородного режима резко меняются и зародыши переходят к свободному образу жизни, дыхательная функция грудного плавника быстро падает, замещаясь постепенно жаберным дыханием.

Уже на второй день после вылупления (рис. 11) сеть кровеносных сосудов в плавнике развита значительно слабее. Происходят активный рост и развитие головного конца и всего тела зародыша, в то время как грудные плавники останавливаются в росте. При сравнении рис. 9 и рис. 12, представляющих две микрофотографии личинок *Callichthys* в первый и третий дни по вылуплении, сделанные при одном и том же увеличении микроскопа, совершенно ясны иные соотношения в размерах грудных плавников и тела личинки в первый и третий дни вылупления. У малька на третий день по вылуплении грудные плавники не производят впечатления гипертрофированных органов (рис. 12). По своему объему они равны объему грудных плавников в первый день по вылуплении, но их отношение к объему тела совершенно другое, так как общие размеры малька сильно изменились, все тело его выросло и дифференцировалось.

Редукция кровеносных сосудов грудного плавника происходит параллельно развитию в нем скелета, постепенно вытесняющего сеть кровеносных капилляров. В основании плавника начинают обособляться сначала мезенхимные, а потом хрящевые плавниковые лучи, наконец, в плавниковой складке начинается развитие лепидотрихий. Таким образом, наступает полная смена функции, и грудной плавник из органа дыхания зародыша превращается в орган движения малька.



Рис. 12. Личинка панцирного сомика *Callichthys callichthys* L., 3-й день по вылуплении, сверху

Abb. 12. Larve des Panzerwels *Callichthys callichthys* L. 3. Tag nach dem Ausschlüpfen, von oben

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Чрезвычайно интересные примеры биологической смены функций дает нам изменение функции дыхания на различных этапах онтогенеза. При характеристике подхода к изучению материала при постановке проблемы типов филогенетических изменений органов А. Н. Северцов, как я цитировал выше, указывает: „Для данного вида безразлично, выполняются ли данные функции у потомков тем же органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предка“. Такого рода биологическое замещение функции А. Н. Северцов называет **субSTITУЦИЕЙ ФУНКЦИИ**, когда функция органа предков замещается у потомков другой функцией, биологически ей равноценной, но выполняемой другим органом, расположенным в другом месте тела животного.

и развиившимся из другого зародышевого зачатка. И. И. Шмальгаузен (1936) называет это явление гетеротопной субSTITУцией.

В онтогенезе животных мы встречаемся с такого рода замещением функции, но только не в генетическом ряду форм от предков к потомкам, а в ряде стадий развития. Хорошими иллюстрациями таких явлений могут служить различные формы дыхания в индивидуальном развитии. В работах С. Г. Крыжановского, посвященных провизорным органам дыхания (1933, 1934, 1939), мы имеем ряд прекрасных примеров разных форм дыхания у личинок рыб. С. Г. Крыжановский указывает, что первой в онтогенезе появляется желточная дыхательная система. У личинок многих рыб (*Esox*, *Polyacanthus* и др.) существует только эта система и с переходом ко взросому состоянию она непосредственно сменяется дефинитивными жабрами. У личинок других рыб (*Aramis*, *Acerina* и др.) развитие жабр запаздывает, т. е. желточная система редуцируется раньше, чем успевают появиться жабры. Таким образом, временно ухудшаются морфологические условия для окисления крови, но это временное ухудшение обычно компенсируется появлением новых личиночных органов дыхания. С. Г. Крыжановский описывает следующие типы компенсации, когда в других органах развивается сеть кровеносных сосудов, играющих роль органа газообмена:

1) у *Cyprinidae*: а) анальный плавник, в котором развивается *v. caudalis inferior*, б) спинной плавник, в котором сосудистая сеть образует сегментальные сосуды;

2) у *Cobitidae*: а) спинной плавник, устроенный как у *Cyprinidae*, б) наружные жабры;

3) у *Cyprinidae*: а) анальный плавник, в котором *v. caudalis inferior* образует еще большую сеть сосудов, чем у *Cyprinidae*, б) преданальный плавник, в котором сосудистую сеть образует *v. subintestinalis*.

У ряда рыб С. Г. Крыжановский описывает органы дыхания специального назначения:

1) у *Acipenser* развивается личиночная оперкулярная жабра, происходящая из гиоидной дуги аорты и являющаяся специальным органом дыхания глаз и головного мозга, т. е. их жаброй;

2) у *Lepidosteus* оперкулярная жабра развивается очень поздно, а у *Amia* она совсем не развивается; вместо оперкулярной жабры, у личинок прогрессивно развивается жаберная крышка, и в ней образуется очень мощная сосудистая сеть, происходящая, подобно оперкулярной жабре *Acipenser*, из гиоидной дуги аорты; эта сосудистая сеть подобно оперкулярной является органом дыхания глаз и мозга.

Наконец, С. Г. Крыжановский разбирает подробно вопрос о псевдобранхии, т. е. передней спиракулярной полужабре. Он устанавливает различные типы эволюции псевдобранхии и ее биологическое значение у личинок многих рыб как истинной жабры, обслуживающей специально глаза.

Таким образом, перед нами целый ряд примеров субSTITУции функции дыхания на различных этапах онтогенеза костистых рыб. Первичным органом дыхания зародышей рыб является сосудистая система на желточном мешке. При ее редукции, в связи с поглощением желтка, функция дыхания замещается разнообразными вышеуказанными личиночными органами дыхания, у разных рыб различными. Наконец, эти личиночные органы дыхания замещаются дефинитивными органами дыхания рыб — жабрами.

Такую же смену форм дыхания, идущую по типу субSTITУции функции, мы видим в онтогенезе амфибий. Первичной формой дыхания у личинок амфибий мы также видим желточную сосудистую сеть

(А. М. Сергеев). Далее эта желточная сеть замещается наружными жабрами личинок амфибий. В дальнейшем развитии функция дыхания переходит на жабры, сходные с жабрами рыб. Кроме того, у личинок развивается сложная сосудистая сеть в непарных плавниках, являющихся компенсаторными органами дыхания, аналогичная сети кровеносных сосудов у рыб (Л. М. Медведев, 1937).

Наконец, личиночные органы водного дыхания замещаются легочным дыханием, причем А. А. Машковцев (1936) отмечает здесь ряд интересных моментов влияния внешних и внутренних факторов на процесс морфогенеза легких.

Можно было бы привести значительно большее количество примеров, показывающих, что в онтогенезе отдельных жизненных форм на различных стадиях индивидуального развития происходят преобразования: формы и функции органов по типу филогенетических изменений органов, как это отмечено А. Н. Северцовым в процессе эволюционного развития форм от предков к потомкам. Но уже приведенные мной примеры показывают с достаточной ясностью большой интерес, какой представляет эколо-филогенетическое направление при изучении онтогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разбирая преобразования организаций животных на разных стадиях их индивидуального развития, мы видим, что процесс развития есть в то же время и процесс приспособительной эволюции к разным условиям среды, различным на разных стадиях развития. При этом отношение организма к условиям среды на разных стадиях развития совершенно различное. Следует полностью согласиться с заключением И. И. Шмальгаузена, делаемым им в книге „Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии“ (1938). Шмальгаузен пишет: „Как в процессе эволюции всего организма отдельные его части приспособливаются к отдельным сторонам внешней среды (и в этом суть процесса дифференциации), так разные стадии развития организма приспособливаются к разным условиям существования. Из этого уже вытекает, что на разных стадиях развития изменения могут носить различный характер. Каждая стадия развития имеет свою специфическую организацию. Однако нельзя думать об их независимости друг от друга. Даже при большом расхождении в строении, все же каждая предыдущая стадия является базой для развития последующей и позднейшие стадии в своем оформлении в той или иной степени зависят от предшествующих. Борьба за существование может иметь на разных стадиях различный характер и в смысле остроты этой борьбы, и в смысле качественных требований, предъявляемых средой.“

Однако естественный отбор действует не изолированно на ту или иную стадию. Отбираются всегда целые онтогенезы, и именно только такие, которые оставляют достаточное потомство для длительного поддержания существования данной формы (подобных же онтогенезов)“.

Разобранные нами примеры преобразования строения и функции органов в онтогенезе по пути приспособления к пелагическому образу жизни на личиночных стадиях развития костистых рыб, а также при смене форм дыхания, с большой наглядностью показывают отсутствие определенного направления (ортогенеза) в приспособительной эволюции. Разные жизненные формы достигают сходных результатов в приспособлении к одинаковым условиям среды самыми разнообразными путями. Формы приспособленности к одинаковым условиям среды (в данном

случае к планктонному образу жизни) на разных стадиях развития разрешаются организмом по-разному в зависимости от типа его организации на данной стадии развития как целостной системы, состоящей из взаимно связанных друг с другом частей.

Направление эволюционного развития того или иного органа определяется взаимоотношением организма и окружающей среды. При этом важно отметить, что А. Н. Северцов, разбирая общее направление эволюционного процесса как приспособительного процесса к изменяющимся условиям существования, подчеркивает, что биологический прогресс определяется в конечном итоге филогенетическим развитием отдельных приспособлений, связанных с отдельными факторами внешней среды, а не с внешней средой, взятой в целом. Поэтому если в процессе дивергентной эволюции потомки в ряде поколений сохраняют некоторые общие отношения к отдельным факторам среды, то у них происходит постепенное накопление приспособительных изменений в одном определенном направлении, постепенно совершенствуемых естественным отбором. Так, например, при приспособлении личиночных форм костистых рыб к пелагическому образу жизни, мы видим постепенный направленный процесс приспособительного изменения в прогрессивном направлении, но эта экологическая направленность не имеет отношения к ортогенезу как изначально направленному процессу. Действительно, в случае, если у близких генетических ветвей, например у двух родов одного семейства, меняется отношение к окружающей среде на одном из этапов их онтогенеза, то меняется и направление их приспособительной эволюции. Например, у двух родов семейства Labridae, у *Ctenolabrus* и *Crenilabrus*, как это мной разобрано в работе о расхождении признаков в онтогенезе („Сборник памяти А. Н. Северцова“, том II, 1940), пути развития разные. У *Ctenolabrus* икра и личинки пелагические с приспособительными особенностями к пелагическому образу жизни, у *Crenilabrus* икра донная, прикрепленная, с характерными чертами развития донных икринок и личинок.

Однако, принимая во внимание, что части организма связаны друг с другом в одно целое, нельзя рассматривать изменение одного органа изолированно. В результате отдельного приспособительного изменения получается целая цепь коррелятивных вторичных изменений в других частях организма. Необходимо подчеркнуть правильность заключения И. И. Шмальгаузена, когда он пишет:

„Взаимное приспособление органов достигается не подбором независимых изменений отдельных органов, а путем непосредственного приспособления изменяемых органов в течение индивидуального развития организма. Изменения оказываются сразу же согласованными благодаря существованию коррелятивной зависимости между этими органами. Это предполагает, конечно, как мы уже говорили в начале, существование у данного организма известной, исторически сложившейся, т. е. наследственной, коррелятивной, системы. Однако данная структура, данные соотношения сложились на этой базе заново и представляют собой новоприобретение организма, связанное с данным изменением внешней среды.

Таким образом, в эволюции становятся возможными координированные изменения различных органов не только в измеримых сроках времени, но даже и очень быстрые. Коадаптация органов совершается очень быстро и легко путем непосредственного их взаимного приспособления в процессе индивидуального формирования организма. Пусть эти коррелятивные изменения „сами по себе“ не наследственны. Они не только по форме, но и по сути ничем не отличаются от наслед-

ственных изменений. Все они оказываются вполне „наследственными“ в тех случаях, если хотя бы один из членов корреляционной цепи испытал наследственное изменение (как выражение известной мутации)“ (Организм как целое, 1938, стр. 122—123).

В этом толковании коадаптации И. И. Шмальгаузеном дается дарвиновское понимание этой проблемы в противовес ламаркистским объяснениям, защищаемым Г. Спенсером, Л. Плате и др. Интересно отметить, как это подчеркивает Шмальгаузен, что предположение о том, что в процессе эволюции происходит наследственное изменение лишь немногих признаков организма, все же остальные признаки, — собственно вся организация, — изменяются коррелятивно в связи с указанными немногими первичными изменениями, было высказано А. Н. Северцовым еще в 1914 г., но до сих пор оставалось неразработанным и недостаточно оцененным.

Изучение преобразования формы и функции органов в онтогенезе показывает, что отдельные типы филогенетических изменений органов, разбираемые А. Н. Северцовым, не являются направлениями, ведущими преобразование органа по тому или иному типу изменений. Приспособление организма к определенным условиям среды достигается сложным сочетанием друг с другом отдельных типов филогенетических изменений органов. При этом интересно отметить, что на разных стадиях развития, как мы видели, сходные приспособления достигаются разными частными типами филогенетических изменений органов. Мы видели, что анализ приспособительной эволюции мальков рыб на разных стадиях их развития, с точки зрения учения А. Н. Северцова о типах филогенетических изменений органов, помог нам вскрыть сложную сеть взаимосвязи между частями организма как целостной системы, находящейся в постоянном динамическом процессе развития, во взаимодействии с окружающей средой.

Анализ сложных комбинаций отдельных типов изменений органов, переходящих от одного к другому, от ранних стадий развития к более поздним, дает нам право сделать предположение, что и в процессе исторического развития новые приспособительные признаки развивались путем смены частных типов филогенетических изменений органов, переходящих от одного к другому. Шмальгаузен (1939), разбирая морфо-физиологический механизм адаптации животных, пишет: „Наиболее очевидной характеристикой морфо-физиологического прогресса является, как сказано, прогрессивная дифференциация организма. Дифференциация ясно связана с разделением и сменой функции, т. е. с приспособлением организма к разным сторонам окружающей его среды“ (Пути и закономерности эволюционного процесса, 1939, стр. 43). Отсюда следует, что при изучении эволюционного процесса в дарвиновском понимании, учение о типах филогенетических изменений органов является важнейшей проблемой, связывающей в одно целое интересы морфологов, физиологов и экологов.

Далее, мне еще раз кажется необходимым подчеркнуть вывод относительно специализации организации животных к определенным частным отношениям организма к среде. Специализация есть частный случай идиоадаптации по А. Н. Северцову. И. И. Шмальгаузен (1939) выделяет специализацию в особый путь эволюции (адаптиоморфоза), давая ему название теломорфоза. Теломорфоз связан с изменением среды на более узкую, что приводит организацию к специализации, т. е. к детализации приспособлений, к их одностороннему развитию. В результате, по Шмальгаузену, происходят биологическая стабилизация и потеря пластиности. Это происходит потому,

что при специализации, т. е. приспособлении организма к измененной и ограниченной среде, помимо изменений в эктосоматических органах, непосредственно связанных со средой, происходит сложная координированная цепь изменений в строении всего организма. Шмальгаузен подчеркивает, что для специализации „характерны биологически координированные адаптации“. „Для специалистов именно в силу специальной организации обычно оказываются закрытыми все пути эволюции, за исключением лишь путей дальнейшей специализации“. „Таким образом, филогенетической изменчивости специализированных организмов ставятся известные пределы, которые тем более ограничиваются, чем более узкой становится специализация. Если возможность эволюции специализированного организма ограничена, то легкая изменчивость частных ограниченных условий существования нередко ставит организм перед угрозой вымирания (при изменении среды)“ (стр. 147). Разбирая далее вопрос, ведет ли специализация с внутренней неизбежностью к вымиранию, как это утверждали Э. Коп, Л. Долло, Д. Роза, Ш. Депере и мн. др., Шмальгаузен указывает, что вопрос о жизни и вымирании филогенетических ветвей, идущих по пути специализации, зависит от конкретных темпов изменений среды и соответствующего изменения строения организации. Таким образом, вопрос решается в каждом отдельном случае в зависимости от реальных соотношений процессов изменения организма и среды. Эти соотношения в общем для более специализированных животных складываются неблагоприятно.

В то же время А. Н. Северцов считает специализацию как частный случай идиоадаптации одним из направлений биологического прогресса данной группы животных, а Шмальгаузен указывает на широкое распространение в животном мире явлений специализации. Далее, рассмотренные нами примеры адаптивной эволюции отдельных этапов онтогенеза дают возможность сделать заключение, что такая характеристика специализации относится только к конечным этапам онтогенеза, к адаптивным изменениям, характеризующим конечные этапы онтогенеза, когда прекращаются рост и развитие. При адаптивной эволюции отдельных этапов онтогенеза мы также встречаемся с ярко выраженным чертами специализации (как у личинки *Lophius piscatorius* или *Scorpaena porcus*), сказывающимися также в сложной координированной цепи изменений всего организма к определенным частным отношениям между организмом и средой. Однако для таких специалистов путь дальнейшей эволюции при перестройке всех черт организации к другим, часто противоположным отношениям к среде оказывается не закрытым. На тех этапах онтогенеза, когда процесс морфогенеза органов еще не закончен, вполне возможна полная перестройка их организации в другом направлении.

Как мне кажется, этот вывод имеет большое принципиальное значение для понимания путей эволюции.

При этом важно подчеркнуть, что эмбриональные приспособления представляют адаптивные особенности, регулируемые в дальнейшем развитии, и эта их пластичность показывает исключительно большое значение, которое они имеют в процессе эволюции целостных онтогенезов, а следовательно, и в филогенезе.

Наконец, рассмотренный нами конкретный материал, как мне кажется, выдвигает ряд интересных данных по вопросу о первичности изменений формы или функции. В рассмотренных нами примерах мы видели, что началом форм возникновения нового изменения организации являются коррелятивные сдвиги в соотношении между развивающимися орга-

нами. В наших примерах это были сдвиги во времени закладки и в темпах роста органов. Эти сдвиги выражались в новых структурных особенностях, которые меняли функцию данного органа.

Таким образом, при сравнительно-эмбриологическом исследовании изменения органов в онтогенезе получается впечатление, что первичным является изменение формы, которое отражается на функции органа, благодаря чему функция органа у потомка становится иной, чем у предка. Те изменения формы и функции, которые оказываются организму полезными при данных условиях среды, закрепляются и совершенствуются естественным отбором. Следовательно, новое изменение сохранится лишь в том случае, если функция органа будет организму полезна на данном этапе его индивидуального развития, при данных отношениях его организации к условиям среды. Эти изменения мы и вскрываем, пользуясь сравнительно-эмбриологическим методом.

Однако нужно принять во внимание, что изменение формы есть следствие коррелятивных сдвигов. Коррелятивные же сдвиги в свою очередь есть лишь следствие нарушения взаимосвязей частей зародыша в развивающемся организме.

Шмальгаузен (1938) устанавливает следующий порядок взаимозависимостей в развивающемся организме. Сначала вступают в силу процессы, обусловленные распределением плаазменных материалов самого яйца и специфическими условиями обмена. Далее идут процессы детерминации под влиянием соседних частей зародыша. Одни из них играют роль организаторов, индукторов или активаторов, другие являются реакторами, воспринимающими детерминационное влияние. Все эти взаимосвязи являются типичными морфогенетическими корреляциями. В дальнейшем развитии, по мере дифференцировки органов, выступают новые взаимосвязи, обусловленные функциями органов, характерными для взрослого организма. Таким образом, коррелятивные сдвиги во взаимодействии частей зародыша, которые определяют первичные изменения строения органов, возникают тогда, когда еще нельзя говорить о будущей функции органа. Отсюда следует, что постановка вопроса о первичности формы или функции не правильна по своему существу. Форма и функция слагаются вместе на стадиях, когда еще нельзя говорить ни о той, ни о другой.

А. А. Машковцев в статье „Смена эндогенных и экзогенных функций эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе“ (1936) пишет: „Необходимо отметить еще одно очень важное значение, выступающее из анализа механизма индивидуального развития, а именно, что различные органы проделывают свою эволюцию с точки зрения „механики развития“ с различной скоростью. У ныне живущих форм одни органы могут развиваться по примитивному типу, другие же — по более прогрессивному. Углубленное изучение этих гетерохроний в механике развития различных органов одного животного и одного и того же органа в различных группах животных имеет огромное теоретическое значение; эволюционная механика развития должна перейти к методу сравнительного исследования, и для всех систем органов на обширном сравнительном материале установить типы и филогенетическую древность способов эмбрионального развития (функциональный, прогормональный, гормональный и хромосомный)“.

И. И. Шмальгаузен (1938), говоря о роли естественного отбора как „основного интегрирующего фактора“, разбирает каким образом внешний фактор развития замещается внутренним, т. е. реакционный механизм (ответ на внешнее раздражение) замещается

корреляционным механизмом (ответом на внутреннее раздражение). В частности, разбирая работы А. А. Машковцева, он говорит: „Следуя В. Ру, А. Машковцев различает дофункциональный период самодифференцирования органа и функциональный период, когда дифференцирование является процессом, зависимым от функции. Дофункциональный период дальше подразделяется на ряд типичных этапов развития: этап лабильной детерминации, этап самодифференцировки и этап зависимого развития (от гуморальных факторов)“.

Следовательно, вопрос о первичности изменения формы и функции упирается в дофункциональные процессы онтогенетического развития, в значительной степени выпадающие из поля зрения морфологов и экологов.

Для решения этих вопросов необходимы сравнительные экспериментальные исследования эмбриологов, физиологов и биохимиков с учетом не только внутренних процессов развития, но и условий среды, к которых протекают эти дофункциональные этапы онтогенеза.

На этом мы можем закончить анализ рассмотренных нами примеров адаптивной эволюции отдельных этапов онтогенеза. Все вышеизложенное, как мне кажется, является достаточной иллюстрацией плодотворности „эколого-филогенетического исследования“, к которому нас призывал А. Н. Северцов, указывая, как я цитировал выше, что „здесь перед исследователем открывается огромное поле интереснейших и еще почти не затронутых проблем“.

ЛИТЕРАТУРА

1. D'Ancona H., 1933, Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei, Fauna e flora del golfo di Napoli, 38 Monogr.
2. Васнецов В. В., 1925, Мускулатура грудного плавника *Lophius piscatorius* L., Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 34.
2. Дорн А., 1937, Происхождение позвоночных животных и принцип смены функции (1875), перевод и предисловие И. И. Шмальгаузена, М.
4. Ehrenbaum, 1927, Eier und Larven von Fischen, 2 Teil, Nordisches Plankton, IV S.
5. Клейненберг Н., 1886, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*, Ztschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLIV.
6. Крыжановский С. Г., 1933, Органы дыхания личинок рыб и псевдобраний. Тр. лабор. эволюц. морф. Акад. Наук СССР, I.
7. Крыжановский С. Г., 1939, Принципы рекапитуляции и условия исторического понимания развития, Сб. памяти А. Н. Северцова, I.
8. Матвеев Б. С., 1937, Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
9. Матвеев Б. С., 1939, Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизма, Зоол. журн., т. XVIII, в 4.
10. Матвеев Б. С., 1934, Морфологические закономерности эволюции (рефер. кн. А. Н. Северцова и обзор современного состояния), Успехи совр. биол., т. VI.
11. Матвеев Б. С., 1940, Расхождение признаков в онтогенезе костистых рыб, Сб. памяти А. Н. Северцева, II, в. 1.
12. Махотин А., 1940, Взаимоотношение типов филогенетического и онтогенетического изменения органов, ДАН СССР, т. XXVI, № 1.
13. Машковцев А. А., 1936, Смена эндогенных и экзогенных функций эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
14. Медведев Л., 1937, Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция, Зоол. журн., т. XVI.
15. Taylor M., 1914, The Development of *Symbranchus marmoratus*, Q. J. M. Sc., 59.
16. Plate L., 1912, Descendenztheorie, Handwörterbuch d. Nat., Jena.
17. Plate L., 1924, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, II, 124.
18. Северцов А. Н., 1939, Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР.
19. Sewertzoff A. N., 1927, Über die Beziehungen zwischen der Ontogenese und Phylogenie der Tiere, Jen. Zeitschr., Bd. 63.

20. Сергеев А. М., 1937, О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий. I. О филогении яйцевых оболочек амфибий рептилий, Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, сер. биол., № 3.
21. Федотов Д. М., 1927, О некоторых случаях морфологической и физиологической субSTITУции, Труды II съезда зоол., анат. и гист., М.
22. Шмальгаузен И. И., 1939, Значение корреляций в эволюции животных. Сб. памяти А. Н. Северцова, I.
23. Шмальгаузен И. И., 1939, Пути и закономерности эволюционного процесса, Изд. АН СССР.
24. Шмальгаузен И. И., 1938, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Изд. АН СССР.

ÜBER DEN FUNKTIONSWECHSEL UND ANDERE TYPEN DER VERWANDLUNG DER FORM UND FUNKTION DER ORGANE IN DER ONTOGENESE

(ZUR FRAGE DER ÖKOLOGISCH-PHYLOGENETISCHEN UNTERSUCHUNG DER ONTOGENESE)

von B. S. MATVEIEV

A. N. Sewertzoff Institut für Evolutionsmorphologie der Akademie der Wissenschaften der U.d.S.S.R.

(Eingegangen am 22. IV. 1940)

Zusammenfassung

Das problem der Wechselbeziehungen zwischen der Form und Funktion ist eines der Hauptprobleme der modernen Biologie. Prof. A. N. Sewertzoff hat in seinem Werk „Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution (1931, 1939) im Kapitel über die phylogenetischen Veränderungen der Organe die früher beschriebenen Prinzipien: „Das Prinzip des Funktionswechsels“, A. Dohrn, 1875, „der Substitution der Organe“, N. Kleinenberg, 1866, 1912, „der Erweiterung der Funktionen“, L. Plate, 1912, „der Funktionsverstärkung“, L. Plate, 1924, „der physiologischen Substitution“, D. M. Fedotow, 1927, zu einer allgemeinen Lehre über die Typen der phylogenetischen Veränderungen der Organe zusammengefasst und die früher beschriebenen Typen durch neun neue Typen ergänzt. In seiner Lehre über diese Typen oder Prinzipien untersuchte A. N. Sewertzoff die Wechselbeziehungen zwischen der Form und Funktion der Organe in der Phylogene in der Formenreihe von den Vorfahren zu den Nachkommen. Indem er die von Darwin in seinem Werk „Die Entstehung der Arten“ dargelegte Lehre über die Übergangsverfahren weiter entwickelte.

Die Aufgabe der gegenwärtigen Arbeit besteht darin, diese ökologisch-phylogenetische Richtung, wie A. N. Sewertzoff sie nennt, auf die Verwandlung der Form und Funktion der Organe in der Ontogenese beim Übergang von einem Entwicklungsstadium zum anderen anzuwenden. Als Objekt wurden die Bewegungs- und Atmungsorgane der Fische gewählt.

Als erstes Beispiel wurden Jungfischserien mehrerer Vertreter der Familie Gadidae gewählt. Bei *Gadus morrhua* L. (Abb. 1) verläuft die Entwicklung der Brust- und Bauchflossen normal. Bei *Molva molva* L. (Abb. 2) erhalten die Bauchflossen der Larve in den mittleren Entwicklungsstadien die Ergänzungsfunktion der Planierung im Wasser; es erfolgt eine zeitweilige Erweiterung der Funktionsform des Organs. Bei *Blennius galerita* L. (Abb. 4) erfolgt eine gleiche Erweiterung in den Brustflossen. Bei *Physiculus dalwigkii* L. (Abb. 3) erfolgt ausser der Erweiterung der Brustflossen eine Teilung der Flosse in einzelne Flossenstrahlen, d. h.

die Erweiterung der Funktion geht hier in einen vollständigen Wechsel der Funktion über. Dasselbe findet auch bei *Trachipterus* (Abb. 5) statt. Diese Erweiterungen der Flossen spielen die Rolle von Larvenanpassungen und entwickeln sich unter dem Einfluss einer Verschiebung der Anlage des Organs auf frühere Entwicklungsstadien, d. h. einer Beschleunigung der Entwicklung. Volglich gehören diese „Veränderungen“ zu den regulierbaren Heterochronien. Kompliziertere Verwandlungen in der Form und Funktion der Flossen wurden an den pelagischen Larven der Grundfische untersucht. Bei *Scorpaena porcus* L. (Abb. 6) wurde die Erscheinung des Überganges der Funktion der Erhaltung im Plankton von einem Organ zum anderen, d. h. die Erscheinung einer Substitution der Funktion, festgestellt. Gleichzeitig hiermit erfolgt die Aktivierung der Funktion der Brustflossen. Bei *Trigla gurnardus* L. (Abb. 7) wird in den Flossen der pelagischen Larven eine noch kompliziertere Kette der Veränderungen beobachtet: die Intensifikation der Funktion geht in eine Aktivierung der Funktion, in eine Erweiterung der Funktion und eine Substitution der Funktion über. Beim Übergang zur Lebensweise am Grunde erfolgt, wie das A. N. Sewertzoff (1927) nachgewiesen hat, die Ausscheidung der vorderen Flossenstrahlen zum Kriechen, folglich, abermals, eine neue Erweiterung und Teilung der Funktion der Brustflossen. Bei *Lophius piscatorius* L. (Abb. 8) erfolgt bei den für die Planktonlebensweise äußerst spezialisierten Larven eine vollständige Veränderung der Funktion der Flossen, die sich in planierende Organe verwandeln. In der weiteren Entwicklung findet bei dem Übergang zur Lebensweise am Grunde ein vollständiger Umbau der Planktonlarve zu einem abgeplatteten bentonischen Fisch statt. Dieses Beispiel, sowie eine Reihe anderer, geben das Recht folgende wichtige theoretische Verallgemeinerung auszusprechen, dass die Spezialisation der Organisation, die zur Idioadaptation von A. N. Sewertzoff gehört, von Schmalhausen jedoch als Telomorphose ausgesondert wird, nicht immer mit einer biologischen Stabilisation und dem Verlust der Plastizität verknüpft ist. Das findet nur bei einer Verwandlung der Struktur und der Funktion der Organe in den Endstadien der Ontogenese statt, wo Wachstum und Entwicklung aufhören. In den Etappen der Ontogenesen, in denen die Morphogenese der Organe noch nicht abgeschlossen ist, ist ein vollständiger Umbau der spezialisierten Organisation in einer anderen Richtung möglich.

Im Laufe der Ontogenese wechseln die Flossen ihre Funktion nicht nur als Bewegungsorgane. Bei *Callichthys callichthys* L. (Abb. 9, 10, 11, 12) erweitern sich in den frühen Entwicklungsstadien die Brustflossen außerordentlich stark und erfüllen eine ganz andere Funktion. Noch vor dem Ausschlüpfen der Larve entwickelt sich in den Brustflossen ein mächtiges Blutgefäßnetz mit einem zuführenden Gefäß an der dorsalen Seite und einem abführenden Gefäß an der ventralen Seite der Flosse (Abb. 10), in denen eine aktive Blutzirkulation stattfindet. In den gegebenen Entwicklungsstadien erfüllen die Brustflossen zusammen mit der unpaaren Flosse (in der gleichfalls ein Netz von Blutkapillaren entwickelt ist) die Funktion der Atmungsorgane. Nach dem Ausschlüpfen, am 2. und 3. Tage (Abb. 11, 12) reduziert sich das Blutgefäßnetz schnell und werden die Brustflossen zu Bewegungsorganen. Hier haben wir ein interessantes Beispiel eines vollen Wechsels der Funktion in der Reihe der Stadien der Ontogenese.

Die Atmungsorgane geben gleichfalls eine Reihe interessanter Beispiele eines biologischen Funktionswechsels auf den verschiedenen Etappen der Ontogenese, die zum Typus der von A. N. Sewertzoff (1931) Substitution der Funktion, von I. I. Schmalhausen heterotope Substitution (1935).

genannten Funktionsveränderung gehören. In den Beispielen von A. N. Sewertzoff wird die Funktion des Organs des Vorfahren bei den Nachkommen durch eine andere, ihr biologisch gleichwertige, jedoch von einem anderen Organ erfüllte Funktion ersetzt. In den Atmungsorganen erfolgt ein ähnlicher Ersatz der Funktionen, jedoch in einer Reihe von Entwicklungsstadien. Das primäre Atmungsorgan des Fischembryos ist ein Gefäßsystem auf dem Dottersack (S. Kryshanowskij, 1933, 1934, 1939). Bei seiner Reduktion im Zusammenhang mit der Absorption des Dotters wird die Funktion durch verschiedene Atmungsorgane (die Analflosse, Rückenflosse, Praeanalflosse, Operkularkieme, Pseudobranchien) vertreten. Endlich werden diese Larvenatmungsorgane durch die definitiven Atmungsorgane der Fische, die Kiemen, ersetzt.

Indem wir die besprochenen Veränderungen der Form und Funktion der Organe in der Ontogenese zusammenfassen, können wir eine Reihe allgemeiner Schlüsse ziehen. Die von uns besprochenen Beispiele der Verwandlung der Struktur und Funktion der Organe in der Ontogenese auf dem Wege der Anpassung an die pelagische Lebensweise auf den Larvenstadien der Entwicklung der Knochenfische, sowie bei dem Wechsel der Atmungsformen, zeigen deutlich das Fehlen einer bestimmten Richtung (Orthogenese) in der Anpassungsevolution. Verschiedene Lebensformen erreichen gleiche Resultate in der Anpassung an gleiche Umgebungsbedingungen auf ganz verschiedenen Wegen. Die Anpassungsformen an gleiche Umgebungsbedingungen werden auf den verschiedenen Entwicklungsstadien vom Organismus verschieden entschieden in Abhängigkeit vom Typus der Organisation des Tieres auf dem gegebenen Entwicklungsstadium als einheitliches, aus gegenseitig miteinander verbundenen Teilen bestehendes System. Das Studium der Verwandlung der Form und Funktion der Organe in der Ontogenese zeigt, dass die einzelnen Typen der phylogenetischen Veränderungen der Organe, die A. N. Sewertzoff bespricht, keine, die Verwandlung der Organe nach diesem oder jenem Typus führende Richtungen sind. Die Anpassung des Organismus an bestimmte Umgebungsbedingungen wird durch eine komplizierte Verbindung der einzelnen Typen phylogenetischer Veränderungen der Organe miteinander erreicht. Es ist interessant hervorzuheben, dass auf den verschiedenen Entwicklungsstadien, wie wir gesehen haben, ähnliche Anpassungen durch verschiedene Typen phylogenetischer Veränderungen der Organe erreicht werden.

Alles Gesagte zeigt, dass die ökologisch-phylogenetische Untersuchung der Ontogenese eine ausserordentlich fruchtbare Richtung der Untersuchungen bildet. „Hier bietet sich (wie A. N. Sewertzoff, 1939, sagt) dem Forscher ein enormes Feld der interessantesten und noch kaum berührten Probleme“.