

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

Вып. 38

**ВОПРОСЫ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ
МОРФОЛОГИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Б. С. Матвеев. Роль работ А. Н. Северцова в развитии эволюционной морфологии в СССР за последние 25 лет (1936—1961)	5
С. В. Емельянов. Гетерохронии в закладке органов позвоночных животных	17
Г. А. Гиммельрейх. Висцеральный аппарат осетрообразных как орган приема пищи	77
И. А. Садов. Строение и формирование оболочек яиц осетровых и некоторых представителей костистых рыб	110
Б. В. Кошелев. Морфо-экологические особенности овогенеза у близких видов окуневых рыб	189

Вопросы эволюционной морфологии позвоночных

*Утверждено к печати
Институтом морфологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР*

Редактор издательства А. Е. Гайсинович Технический редактор И. А. Макогонова
РИСО АН СССР № В-63-101. Сдано в набор 11/III 1963 г. Подписано к печати 24/VI 1963 г.

Формат 70×108¹/₁₆ Печ. л. 14,5+4 вкл. (0,75 печ. л.)=17,84 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 19,8(19,1+0,7 вкл.) Тираж 1200 экз. Т-08136. Изд. № 1320. Тип. зак. № 5607

Цена 1 руб. 44 коп.

Издательство Академии наук СССР. Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства АН СССР. Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

Вып. 38

ВОПРОСЫ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ
МОРФОЛОГИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ

Сборник работ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1963

Ответственный редактор

Б. С. МАТВЕЕВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий выпуск работ Лаборатории эмбриологии позвоночных посвящен вопросам эволюционной морфологии в связи с мемориальной датой — двадцатипятилетием со дня смерти (19 декабря 1936 г.) академика Алексея Николаевича Северцова, основателя Института эволюционной морфологии, реорганизованного в дальнейшем в Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова.

При разработке проблем эволюционной морфологии позвоночных животных в Советском Союзе, а также в научном центре, каким является Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова, выделился целый ряд самостоятельных направлений: функциональной морфологии (М. М. Воскобойников, А. А. Машковцев, В. Г. Касьяненко, Г. С. Шестакова, К. А. Юдин), экологической морфологии и эмбриологии рыб (В. В. Васнецов, С. Г. Крыжановский и их ученики), эволюционной морфологии сельскохозяйственных животных (С. Н. Боголюбский, Н. А. Диомидова, Г. А. Шмидт), синтетической биоморфологии (Б. А. Домбровский).

Лаборатория эмбриологии позвоночных ИМЖ под руководством Б. С. Матвеева и С. В. Емельянова продолжает изучение закономерностей индивидуального и исторического развития позвоночных, разрабатывая идеи А. Н. Северцова о морфобиологической теории эволюции и эволюции онтогенеза. В настоящем выпуске Трудов ИМЖ в статье Б. С. Матвеева дается общая оценка развития эволюционной морфологии позвоночных за 25 лет после А. Н. Северцова. Статья С. В. Емельянова на большом сравнительном материале по морфологии плавников рыб и других органов позвоночных разбирает один из центральных процессов в преобразовании онтогенеза и филогенеза — изменение в сроках закладки органов и их значение в филогенетическом развитии.

Г. А. Гиммельрейх, продолжая направление своего учителя М. М. Воскобойникова, излагает результаты тщательного функционального анализа висцерального аппарата осетровых рыб.

И. А. Садов на основании многолетних исследований развития осетровых рыб в условиях искусственного разведения на Куринском экспериментальном рыбоводном заводе разбирает вопрос о путях возникновения приспособлений в икре осетровых и некоторых костистых рыб при ее развитии в яичниках самок, обеспечивающих жизнеспособность и выживаемость зародышей в период инкубации икры в яйцевых оболочках.

К сожалению, автор вынужден был заканчивать свою работу уже в состоянии тяжелой болезни, которая привела его к безвременной смерти, последовавшей 1 апреля 1962 г. Поэтому некоторые вопросы, поднятые И. А. Садовым в его статье, не получили окончательной разработки, а его выводы, касающиеся вопроса образования желточных зерен в овоцитах, нуждаются в дальнейшей проверке. Кроме того, терминология, применяемая И. А. Садовым, не всегда соответствует общепринятой. Тем не менее редакция сочла своим долгом перед памятью покойного опубликовать статью в том виде, как она была подготовлена автором, ограничившись лишь небольшими сокращениями текста.

Б. В. Кошелев при изучении овогенеза разных представителей окуневых рыб разбирает роль изменений в сроках созревания яйцеклеток в яичниках рыб при единовременном и порционном икрометании.

Б. С. МАТВЕЕВ

**РОЛЬ РАБОТ А. Н. СЕВЕРЦОВА
В РАЗВИТИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ В СССР
ЗА ПОСЛЕДНИЕ 25 ЛЕТ (1936—1961)**

Постановлением Президиума Академии наук СССР по ходатайству академика А. Н. Северцова в Москве при Институте сравнительной анатомии Московского государственного университета 6 июня 1930 г. была учреждена самостоятельная академическая лаборатория эволюционной морфологии. В то время на Кафедре сравнительной анатомии Физико-математического факультета Московского университета вокруг А. Н. Северцова собралась большая группа учеников, совместно с ним занимавшихся разработкой различных вопросов сравнительной анатомии и эмбриологии позвоночных животных. При реформе физико-математических факультетов советских университетов в 1929 г. Кафедра сравнительной анатомии Московского университета была слита с Кафедрой зоологии позвоночных под руководством проф. Б. М. Житкова и Б. С. Матвеева.

Благодаря учреждению академической лаборатории под руководством акад. А. Н. Северцова большая группа специалистов, которая одновременно вела преподавательскую работу на кафедре, осуществляла свою исследовательскую работу по плану Академии наук.

В 1934 г. при переезде Академии наук СССР из Ленинграда в Москву лаборатория А. Н. Северцова была реорганизована в Институт эволюционной морфологии и временно соединена с Палеонтологическим институтом, руководимым акад. А. А. Борисяком, в единый центр для разработки вопросов закономерностей эволюционного развития.

Со времени основания в Академии наук самостоятельной лаборатории эволюционной морфологии прошло уже более 30 лет, а в 1961 г. исполнилось 25 лет со дня смерти основателя Института эволюционной морфологии Алексея Николаевича Северцова.

При современных темпах жизни и развития науки четверть века — достаточный срок, чтобы уже с исторической точки зрения, с необходимой объективностью подвести оценку теоретическому наследию А. Н. Северцова в советской биологии и выяснить, что в его учении о морфологических закономерностях эволюции необходимо было разрабатывать дальше, а что уже отошло в историю.

А. Н. Северцов выступил как деятель русской науки в конце XIX в., в то время когда трудами его отца Н. А. Северцова, А. О. и В. О. Ковалевских, И. И. Мечникова, а также его учителей М. А. Мензбира, А. П. Павлова и К. А. Тимирязева в сознании русских естествоиспытателей уже твердо укрепилось эволюционное мировоззрение. В сравнительной анатомии в Западной Европе тогда утвердилось филогенети-

ческое направление, основанное Э. Геккелем, и все внимание биологов было устремлено на раскрытие путей эволюционного развития в прошлой истории мира органических существ путем сопоставления данных сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии.

Однако в главенствовавшей тогда германской школе сравнительных анатомов позвоночных животных господствовало «органическое» направление сравнительной анатомии, т. е. изучение серии отдельных органов вне их взаимосвязи друг с другом. Вследствие этого возникли большие разногласия в решении центральных проблем сравнительной анатомии, таких, как проблема метамерии головы, происхождение конечностей, и некоторые другие. Эти разногласия вызвали расхождения среди биологов в отношении оценки значения исторического метода в биологии, что совпало с возникновением экспериментальных дисциплин — генетики и механики развития, отказывавшихся в своих исследованиях от рассмотрения филогенетических проблем, и критиковавших учение Дарвина. А. Н. Северцову принадлежит заслуга в том, что он первый в России выступил с переоценкой основных проблем сравнительной анатомии позвоночных животных в защиту исторического метода в биологии с позиций классического дарвинизма и выдвинул новое направление, названное им эволюционной морфологией. В своих трудах по проблемам метамерии головы, происхождения черепа позвоночных животных и происхождения парных конечностей он доказал, что при решении проблем филогенетического развития необходимо комплексное изучение организма в целом, в непосредственной связи с условиями существования. На основании комплексных сравнительно-эмбриологических исследований круглоротых и низших хордовых животных им был восстановлен ряд предковых групп низших хордовых, не сохранившихся в ископаемом состоянии (*Acrania primitiva*, *Protocraniata*, *Ectobranchiata*, *Entobranchiata* и т. д.), и были намечены пути филогенетического развития позвоночных (1917—1925 гг.). Позднейшие блестящие открытия палеонтологов в области изучения древнейших позвоночных — щитковых остракодерм, а также панцирных рыб, дали документальное подтверждение сравнительно-эмбриологическим исследованиям А. Н. Северцова о путях эволюции низших групп хордовых животных (Stensiö, Holmgren, Watson, Romer, Д. В. Обручев, П. П. Балабай и др.). В настоящее время бесчелюстные (*Agnatha*) и панцирные рыбы (*Placodermi*) выделены в самостоятельные классы низших позвоночных и вместе с хрящевыми (*Chondrichthyes*) и с костными рыбами (*Osteichthyes*) составляют четыре самостоятельных класса сборной группы первичноводных позвоночных, именуемых общим названием рыбы (*Pisces*).

В последнее время глубоководными исследованиями советских биологов открыта замечательная группа донных морских животных — погонофоры (*Pogonophora*), тщательно изученная А. В. Ивановым, что обогатило вопрос о происхождении типа хордовых животных новыми данными. В настоящее время погонофоры вместе с полухордовыми (*Hemichorda*) выделены в самостоятельный тип мира животных, занимающих промежуточное положение между иглокожими и хордовыми (*Pogonophora*). Новая оценка происхождения хордовых дана в книге Н. А. Ливанова «Пути эволюции животного мира» (1955). Крупнейшим событием в развитии эволюционной морфологии позвоночных за последние 15 лет были работы И. И. Шмальгаузен и его учеников в Лаборатории эмбриологии позвоночных Зоологического института АН СССР, посвященные вопросу происхождения наземных позвоночных. На основании разносторонних сравнительно-анатомических и сравнительно-эмбриологических исследований современных хвостатых и бесхвостых амфибий при сопоставлении с новейшими палеонтологическими данными об ископаемых земноводных И. И. Шмальгаузен построил стройную концепцию эколо-

го-биологического преобразования организаций водных предков наземных позвоночных, приведших их к выходу из водной среды (Шмальгаузен, 1959, 1960). В эволюционном развитии костных рыб (*Osteichthyes*) еще в девоне определились два направления их эволюционного развития: одно — в группе лучеперых рыб (*Actinopterygii*) — шло по пути освоения водной стихии земного шара; другая группа, объединяемая многими палеонтологами в подкласс хоанодышащих (*Choanichthyes*), развивалась по пути приспособления к донному образу жизни в зарослях водной растительности в пресноводных водоемах. Шмальгаузен и его ученики вскрыли многообразие приспособлений в организации предков наземных позвоночных, обусловивших возможность их перехода к жизни в воздушной среде на суше.

Необходимо отметить еще одну сторону направления эволюционной морфологии. При обосновании эволюционной морфологии как синтетической науки А. Н. Северцов подчеркивал, что изучение филогенеза не должно составлять цель исследования сравнительного анатома. Изучение филогенеза должно быть не конечной целью исследования, а средством для установления общих закономерностей эволюционного развития. Сам Северцов (Sewertzoff, 1931; 1939) сосредоточил свое внимание на морфологических закономерностях эволюции. В дальнейшем в самостоятельное направление выделилась эволюционная физиология (Л. А. Орбели, Х. С. Коштоянц, П. К. Анохин), разрабатывающая физиологические закономерности эволюции; А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин, А. В. Румянцев были инициаторами эволюционного направления в гистологии, которое развивается с новых позиций Я. А. Винниковым, В. П. Зворыкиным и др. Д. П. Филатов основал направление сравнительной эволюционной механики развития (1943), С. А. Северцов развивал заглохшее у нас, к сожалению, в последние годы, направление эволюционной экологии. П. П. Сушкин, А. А. Борисяк, Ю. А. Орлов и их ученики восстановили направление эволюционной палеонтологии, основанной В. О. Ковалевским. Наконец, А. Л. Тахтаджян и А. Н. Толмачев разрабатывают проблемы эволюционной морфологии в ботанике, а А. В. Благовещенский — эволюционную биохимию растений. Это дает нам право сделать заключение о плодотворности идей Северцова.

Учение о морфологических закономерностях эволюции А. Н. Северцов разделял на две теории — на морфобиологическую теорию эволюции и на теорию филэмбриогенеза. В морфобиологической теории эволюции он задался целью поставить исследования филогенеза на новые рельсы, делая упор не на форму, а на функцию исследуемого органа. Центр тяжести изучения, согласно указанию Северцова, должен быть перенесен с анатомических изменений органа на их функциональные изменения, вызванные адаптацией органов к изменяющимся в процессе эволюции условиям внешней среды. Это направление он называл эколого-филогенетическим. Такая постановка вопроса нашла широкий отклик среди советских морфологов. Морфобиологическая теория ставила своей задачей ответить на вопрос, почему в современной фауне существует громадное количество примитивных специализированных и регрессивных форм, не вымерших в течение эволюции, когда их близкие родичи развивались в прогрессивном направлении. Задача включает три проблемы: общие, главные направления эволюционного процесса (учение об ароморфозах и идиоадаптациях), частные типы, или принципы, филогенетических изменений органов и учение о корреляциях.

Проблема биологического прогресса и регресса за 25 лет после смерти А. Н. Северцова подверглась дальнейшей разработке и критической переоценке. С моей точки зрения, наиболее правильную оценку

теоретического наследия А. Н. Северцова в этом вопросе дал К. М. Завадский (1953, 1958). Он показал, что выделение в общем учении о прогрессе понятий прогресс биологический и морфофизиологический, предложенное Северцовым, устранило противоречивость представлений Дарвина и дало ответ на поставленный выше вопрос о самостоятельном сосуществовании низших и высших предков животных. Из четырех направлений эволюционного прогресса, выдвинутых А. Н. Северцовым, К. М. Завадский совершенно справедливо выделил ароморфозы и идиоадаптации в качестве главных направлений, отражающих общий прогресс, осуществляющийся путем коренного преобразования самого плана организации, и частный прогресс — как усовершенствование в пределах данного плана организации. Можно также согласиться с критикой Завадским очень интересного обзора учения об эволюционном прогрессе, данного Л. Ш. Давиташвили (1956), так как отрицание последним целесообразности уточнения и классификации понятий, данных А. Н. Северцовым и Дж. Хаксли, приводит к расплывчатости понятия о прогрессе, отождествляемого с простой констатацией факта эволюции.

Однако мне кажется, что К. М. Завадский недостаточное внимание уделил значению процесса чередования двух главных форм адаптивной эволюции как отражения ступенчатости характера эволюционного процесса, что подчеркивал Северцов. По мнению Северцова, эволюционное развитие трактовалось как ряд последовательных скачков (ароморфозов) в истории развития животных, сменяющихся периодами появления многообразных частных приспособлений (идеоадаптаций), дающих на каждом новом качественном этапе широкую адаптивную радиацию данной группы животных. «Периоды ароморфоза представляют собою как бы узловые точки эволюционного процесса», — писал А. Н. Северцов (1939, стр. 308). Такое понимание филогенетического развития объясняет хвоеобразную схему расхождения признаков, данную Ч. Дарвином.

Северцов разобрал процесс чередования ароморфозов и идиоадаптаций для крупных филогенетических ступеней развития (типов развития мира животных и классов в отдельных типах). Нужно подчеркнуть, что такое же чередование в эволюции происходит и в процессе становления видов¹. При каждой адаптивной радиации приспособления качественно неоднородны. В процессе видообразования одни новые виды в дальнейшем историческом развитии превращаются в роды, идущие по пути биологического прогресса, и в свою очередь распадается на большое число новых видов, другие же, превращаясь в роды, остаются единичными или распадающимися лишь на немногие виды. Это особенно наглядно при сопоставлении количества видов в разных родах мышевидных грызунов. То же самое можно наблюдать при сопоставлении родов отдельных семейств у разных насекомых. Последние два десятилетия в зарубежной печати эти два направления эволюционного развития представлены учениями о кладогенезе как процессе разветвления филогенетического ствола и анагенезе как процессе более совершенного развития (Rensch, 1954; Huxley, 1945, 1957). Хаксли дополняет эти два термина, введенные Реншем, еще третьим термином — стагигенез, отмечая явления стабилизации, постоянства той же организации,

¹ Напомню, что этот вопрос был поставлен Северцовым (1939) лишь в примечании к стр. 295, в главе о направлениях филогенетического развития животных. Он писал: «Отмечаем, что мы перечислили очень крупные изменения организации, которыми отличаются друг от друга большие группы животных. Дальнейшей задачей эволюционной морфологии является распространение этого исследования и на отличия более мелких групп, т. е. роды, виды и т. д. Поэтому подчеркиваем, что наше исследование является только первым приближением к решению поставленной нами задачи».

проявляемое в историческом развитии как у отдельных видов и родов, так и у целых типов мира животных. Для характеристики процесса анагенеза Ренш дает следующие критерии: 1) нарастающее уклонение организации; 2) рационализация строения и функции, а вместе с тем и централизация; 3) специальные усложнения и рационализация нервной системы; 4) нарастание пластичности строения и функции; 5) нарастающая независимость от внешнего мира и нарастающее овладение внешним миром (прогрессивная автономность). Все эти признаки полностью отражены были А. Н. Северцовым и И. И. Шмальгаузен (1939) в понятии ароморфоза. К сожалению, приходится отметить почти полное игнорирование зарубежными авторами работ советских ученых по этому вопросу. Вероятно, этому мешает незнание русского языка, хотя работы А. Н. Северцова были изданы за границей на немецком и английском языках, но они редко цитируются.

Второй и третий разделы морфобиологической теории А. Н. Северцова о типах (принципах) филогенетического изменения органов и проблема корреляции затрагивают важнейший вопрос о начальных этапах преобразования формы и функции в приспособительной эволюции. Положение Северцова («Эволюция и психика», 1922), о том, что изменение поведения животных при изменяющихся условиях существования является первым и важнейшим моментом в приспособительной эволюции, перекликается с учением И. П. Павлова («Естествознание и мозг», 1910) о значении временных связей в развитии высшей нервной деятельности. Если новое изменение становится постоянным, а не временным, то изменение функции органов приводит к преобразованию строения органов и к новому направлению эволюции. Своим учением о полиморфизме функций или мультифункциональности и типах филогенетических изменений органов Северцов затронул важнейший вопрос о начальных этапах приспособительной эволюции в том понимании, как эти вопросы были поставлены Ч. Дарвином и А. Дорном. По моему мнению, физиологи, экспериментальные морфологи и биохимики, а также экологи до сих пор недостаточно оценивают значение преобразования функций в приспособительной эволюции с биологической точки зрения в том смысле, как ставил вопрос А. Н. Северцов (1939), когда он писал: «Для данного вида безразлично, выполняется ли данная функция у потомка тем же органом, что и у предков, или же она выполняется каким-либо другим органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предков» (стр. 345).

Раздел морфобиологической теории о типах филогенетических изменений органов тесно переплетается с учением о корреляциях, разработанным еще Дарвином как учение о соотносительных изменениях органов. Проблема коррелятивных соотношений органов в организме как единой целостной системе затрагивает важнейшую проблему современной биологии о соотношении процессов дифференциации и интеграции. Разрешение ее потребует участия всего комплекса биологических дисциплин совместно с физиками, химиками, а в последнее время и с математиками. Попытки разрешения проблемы целостности организма остаются до сих пор крайне разноречивыми, хотя эта проблема в современной биологии занимает одно из центральных мест (Шмальгаузен, 1938, 1942).

Северцов вполне ясно понимал, что его классификация филетических корреляций или координаций должна восприниматься, скорее как постановка вопроса и как введение в проблему коррелятивных соотношений органов, чем как попытка окончательного разрешения ее.

Северцов в своих трудах разбирал вопросы преобразования функций в филогенетическом развитии. Однако вопрос о преобразовании функ-

ций после Северцова нашел плодотворное продолжение при изучении закономерности индивидуального развития. При современных усовершенствованиях экспериментальных методов исследования этот вопрос в настоящее время получил чрезвычайно широкое развитие в исследованиях по экспериментальной эмбриологии, физиологии и биохимии. К сожалению, экспериментальные дисциплины исследуют эти преобразования функции только с физиологической точки зрения, а не с общебиологической, как это имел в виду Северцов. Северцов (1939) писал, что специалисты-физиологи исследуют функции как таковые, мы же рассматриваем их как средство, при помощи которого виды сохраняются и выживают в борьбе за существование. Мне кажется, что такое игнорирование исторического метода в биологии со стороны экспериментальных дисциплин с методологической точки зрения неправильно, оно тормозит разрешение проблемы. Это подтверждается тем большим интересом, который представляют для морфологии исследования эволюционных физиологов (П. К. Аюхина, И. А. Аршавского, А. А. Волохова, Х. С. Коштойнца, Л. А. Орбели и их учеников), а также экспериментальных гистологов (Я. А. Винникова, В. П. Зворыкина), вскрывших важнейшие закономерности в эволюции некоторых сторон онтогенеза.

В современном направлении советских морфологических исследований особенно широкого развития достигло изучение особенностей строения и функции близкородственных групп животных (пород, видов, родов) в связи с особенностями в их условиях существования. Такое направление биоморфологии имеет две стороны исследований. Экологи и систематики развивают эколо-морфологические исследования в тесной связи с экологическими данными в связи с новыми задачами при изучении внутривидовых взаимоотношений. Анатомы развивают функциональное направление с использованием экспериментов при изучении преобразования функций в связи с задачами управления развитием при искусственном разведении животных. При этом следует отметить ряд самостоятельных направлений сравнительной анатомии позвоночных, посвященных изучению закономерности эволюционного развития. Московская школа сравнительных анатомов Б. С. Матвеева уделяет основное внимание эколого-морфологическим исследованиям особенностей организации близкородственных групп животных. Киевская школа сравнительных анатомов В. Г. Касьяненко плодотворно развивает направление функциональной анатомии, включая в исследование эксперимент. Школа морфологов сельскохозяйственных животных С. Н. Боголюбовского занимается изучением породных отличий и их возникновения в онтогенезе. Ленинградская группа морфологов школы П. Ф. Лесгафта под руководством И. Д. Стрельникова развивает сравнительно-экологическое направление. Старейший ученик А. Н. Северцова Б. В. Домбровский выдвинул в Казахстане самостоятельное направление синтетической сравнительной анатомии.

Широкого развития сравнительно-анатомические исследования достигли в работах советских медицинских анатомов, где плодотворно развивается функциональное направление, связанное с запросами медицины и оздоровления человека, с углубленным исследованием микроскопического строения и широким применением физиологических экспериментов, которое может быть выделено в самостоятельное направление экспериментальной анатомии.

Переходим к проблеме взаимоотношения индивидуального и исторического развития, как ее разрабатывал А. Н. Северцов в теории филэмбриогенеза. Теория филэмбриогенеза является центральной в творчестве Северцова. Все его работы, посвященные решению филогенетических вопросов, выполнены при помощи сравнительно-эмбриологических исследований. Его первым теоретическим высказыванием была

речь на XII съезде естествоиспытателей и врачей «Эмбриология и эволюция» (1910). Последняя его работа («Модусы филэмбриогенеза», 1935) посвящена тем же вопросам. Теория филэмбриогенеза подверглась наибольшей критике со стороны философов и некоторых морфологов и эмбриологов. Я не ставлю своей задачей заниматься полемикой или ревизией теоретических взглядов А. Н. Северцова. Как правильно отмечали в свое время К. М. Завадский (1935) и Д. М. Федотов (1955), в высказываниях Северцова в разных трудах встречаются некоторые противоречия. Прав, в частности, К. М. Завадский, который констатирует, что, выхватывая из трудов отдельные положения и подходя к ним начетнически, можно истолковать теории Северцова как в мичуринском, так и в морганистском направлении. Я хочу выделить лишь то, что в теоретическом наследии Северцова оказалось плодотворным и требует дальнейшего развития.

Основное значение теоретических обобщений Северцова по вопросам индивидуального развития заключается, по-моему, в защите материалистического понимания взаимоотношения индивидуального и исторического развития, с одной стороны, от одностороннего понимания его Геккелем и его последователями, а с другой — в борьбе с теми биологами, которые игнорируют исторический метод в биологии. Еще в своей речи «Эмбриология и эволюция» Северцов ставил два вопроса: верен ли биогенетический закон Геккеля и исчерпываются ли им отношения между индивидуальным развитием и эволюцией? На первый вопрос он отвечает положительно, на второй — отрицательно. Отсюда следует его вывод: «Онтогенез есть функция филогенеза», «без понимания законов эволюции мы не можем понять и законов индивидуального развития, скажу больше, законов жизни» (Соч., т. III, стр. 13). Теорией филэмбриогенеза А. Н. Северцов занимался всю жизнь и с этими выводами перекликается его заключение в «Морфологических закономерностях эволюции»: «Филогенез является... функцией онтогенеза». (Соч., т. V, стр. 504). Сопоставляя высказывания А. Н. Северцова, мы видим, что в теории филэмбриогенеза установлено диалектическое единство индивидуального и исторического развития: онтогенез есть функция филогенеза, филогенез есть функция онтогенеза. В этом — громадная заслуга А. Н. Северцова.

Теория филэмбриогенеза — это «теория эволюции путем изменения хода онтогенеза» — так ее кратко формулировал А. Н. Северцов (1935). Такое толкование соответствует воззрениям Ч. Дарвина на развитие и эмбриологию. Еще в очерках о происхождении видов 1842 и 1844 гг. за 20 лет до Мюллера и Геккеля Дарвином были сформулированы закон о наследственной передаче в соответствующем возрасте и пять положений о роли преобразований онтогенеза в историческом развитии, которые остались неразработанными ни самим Дарвином, ни его последователями вплоть до настоящего времени. Эти положения были названы мною (Матвеев, 1949—1960) законами Дарвина: 1) закон эмбрионального сходства и дивергентного развития; 2) закон изменяемости хода развития и наследственной передачи в соответствующем возрасте; 3) закон повторяемости в строении зародышей отдельных черт вымерших предков; 4) закон изменяемости на всех стадиях индивидуальной жизни организма и закрепление изменений в потомстве естественным отбором; 5) закон о самостоятельной эволюции приспособлений на разных стадиях развития в зависимости от условия существования жизни зародыша и личинки.

Однако сам А. Н. Северцов неправильно толковал представления Дарвина. В теории филэмбриогенеза Северцов (1935) восстановил забытые идеи не Мюллера, — как он писал, — а Дарвина. Начиная с «Очерков» 1842—1844 гг. и в «Происхождении видов» Дарвин много-

кратно защищал закон изменяемости на всех стадиях индивидуальной жизни организма и закрепление в потомстве адаптивных особенностей естественным отбором, согласно закону о наследственной передаче в соответствующем возрасте.

В настоящее время такое понимание взаимоотношения онтогенеза и филогенеза является общепринятым во всей мировой науке. Ремане (Remane, 1956) указывает, что филогенез есть следствие онтогенеза, а не его причина, как это формулировал прежде Геккель; филогенез есть последовательный ряд изменений онтогенезов, а под онтогенезом понимается развитие от зародышевой клетки до взрослого состояния. Де Беер (de Beer, 1958) в новом издании своей книги «Зародыши и предки» подчеркивает, что признаки, рано появляющиеся, не исключение в филогенезе, а факт; филогения есть результат онтогении, а не причина, как толковал Геккель. Мы подобное утверждение отвергаем. При этом Беер цитирует соответствующее положение Дарвина. К сожалению, приходится отметить, что все зарубежные авторы излагают мнение А. Н. Северцова по этому вопросу лишь на основании работ 1927 и 1931 гг., а его ранние (1910, 1912) и более поздние работы (1932, 1934, 1935) остались им неизвестны. В связи с этим в работах зарубежных авторов изучение закономерностей взаимоотношения онтогенеза и филогенеза остановилось на анализе различных способов и модусов эмбриогенеза, в то время как в Советском Союзе эта проблема развивалась в другом направлении, получившем название эволюции онтогенеза (Северцов, 1934).

Как было сказано выше, Дарвин (1939) еще в «Очерке происхождения видов» 1844 г. с предельной ясностью указывал, что «незначительные изменения первоначально появляются во все периоды жизни» и «при наследовании они склонны появляться вновь в соответствующем возрасте» (стр. 226). Представления Дарвина вполне соответствуют нашим воззрениям на возникновение новых приспособительных особенностей при расхождении признаков в процессе видообразования. По современным взглядам, они возникают как изменения хода онтогенеза, начиная от яйца и кончая взрослым состоянием. В индивидуальном развитии каждая особь в разные периоды и этапы своей индивидуальной жизни обладает специфическими приспособлениями к условиям существования в данный период жизни. Все основные жизненные отправления (питание, дыхание, выделение) у зародышей и личинок совершаются иным путем, чем у взрослых организмов. Преобразование этих специфических эмбриональных и постэмбриональных функций к особым условиям жизни, иным, чем у взрослых организмов, и является источником новообразований в приспособительной эволюции. При этом могут меняться не только строение и функции зародышей и личинок, но и формирование признаков взрослых животных. Характер этих изменений чрезвычайно многообразен и в генетически преемственном ряду онтогенезов (филогенезе) сохраняются и закрепляются естественным отбором те полезные признаки, которые определяют выживание организмов, наиболее приспособленных к данным условиям существования. Среди многообразных изменений хода онтогенеза особое значение имеют явления гетерохроний в обоих своих выражениях — как в изменении сроков закладки органов, так и в изменении темпов и скорости развития. Де Беер (de Beer, 1930—1958), Ренш (Rensch, 1954) и Ремане (Remane, 1956) рассматривают явления гетерохронии как один из основных способов возникновения эволюционных изменений. На происхождение гетерохроний существуют две разные точки зрения. Геккель дал толкование гетерохрониям как постепенному сдвиганию признаков, новоприобретенных взрослыми организмами, на более ранние стадии индивидуального развития, вплоть до эмбрионального состояния. Дарвин,

говоря о законе наследственной передачи потомкам приобретенных изменений в соответствующем возрасте, указывает на возможность сдвига этой передачи на более ранние и более поздние стадии развития, и именно эти сдвиги считает источником новообразований. Я разделяю толкование Дарвином происхождения гетерохроний (Матвеев, 1957, 1959а, 1960).

Однако центральное место в изучении проблемы эволюции онтогенеза занимает проблема этапности, стадийности и периодизации индивидуального развития.

Еще в «Этюдах по теории эволюции» А. Н. Северцов (1912) посвятил целую главу (VI. «Периоды индивидуальной жизни многоклеточных организмов и их биологическое значение») вопросам эволюции онтогенеза. Он поставил вопрос о биологическом значении отдельных периодов индивидуального развития и о биологическом значении эмбрионального развития для жизни вида в целом. Он напомнил, «что вся жизнь особи со всеми ее изменениями есть лишь отдельная и притом весьма кратковременная стадия, или фаза, в жизни данного вида» (Соч., III, стр. 74. Разрядка моя.— Б. М.). Вот эту сторону понимания отдельных периодов индивидуального развития мне хочется подчеркнуть, ибо в дальнейшем она была надолго забыта. Данное Северцовым деление индивидуальной жизни многоклеточных животных на главные периоды (период индивидуального развития и период половозрелого состояния, с подразделением индивидуального развития на период морфогенеза и роста) для нас устарело, но идеи, положенные в понимание отдельных периодов индивидуальной жизни животных, важны и в настоящее время они плодотворно развиваются дальше.

Северцов со всею четкостью подчеркивал: «Часто говорят, что эмбриональное состояние животного есть состояние индифферентное, но если мы задумаемся в предыдущее рассуждение, то увидим, что это неверно: развивающийся организм во всякий период своей жизни является специализованным, то-есть приспособленным к вполне определенным условиям...» (стр. 75). «Другими словами, те особенности организации, которые имеют отношение к внешней среде (органы питания, добывания пищи, защиты, передвижения и т. д.), в течение индивидуального развития изменяются весьма сильно. Я особенно подчеркиваю, что здесь дело идет о тех органах, которые прямо или косвенно имеют отношение к окружающей среде в данный период жизни: это важно потому, что в течение индивидуального развития в теле животного имеется целый ряд развивающихся органов, которые не имеют отношения к окружающей среде в данное время (они функционируют у взрослого животного); этих органов борьба за существование в данный период и вытекающие из нее изменения организации непосредственно не касаются» (там же). Наконец, в заключительных выводах этой главы, в пункте 6 говорится: «Все части и органы, имеющие отношение к внешней среде во всяком периоде жизни животного, являются специализованными, т. е. приспособленными к некоторой средней норме внешних условий существования. Неприспособленными являются органы рудиментарные, т. е. органы, утратившие свое отношение к среде вследствие перемены условий существования. Развивающиеся и не функционирующие органы приспособлены к достижению некоторого будущего состояния, т. е. к периоду своей функции. Таким образом, весь животный организм является специализованным по отношению к определенной норме внешних условий, существующих в данную эпоху его видовой жизни, и филогенетическая эволюция состоит не в переходе от индифферентного состояния к специализованному, а в переходе от одного специализованного состояния к другому, причем

организм либо приспосаблиется к более варьирующим и разнообразным условиям среды, либо к более однообразной и постоянной среде» (стр. 82). Я привожу в подлиннике высказывания Северцова потому, что они неоднократно искажались. Кроме того, эти высказывания настолько забыты, что некоторые исследователи формулировали сходные мысли от своего имени, без ссылок на Северцова.

После А. Н. Северцова проблема изучения специфических приспособлений в разные периоды и этапы индивидуального развития получила очень широкое распространение в работах советских эволюционных морфологов. Ведущее значение занял Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, где эта проблема разрабатывалась в работах С. Н. Боголюбского, С. В. Емельянова, И. И. Ежикова, Б. С. Матвеева, А. А. Махотина, Г. А. Шмидта и их сотрудников в направлении идей Северцова, а В. В. Васнецовым, С. Г. Крыжановским и их сотрудниками, а также экспериментальными эмбриологами — самостоятельными путями. В частности, В. В. Васнецовым и его учениками разработано учение об этапности развития в онтогенезе рыб как качественных скачков в развитии, в противовес теории филэмбриогенеза Северцова.

На основании изучения постэмбрионального развития и экологии рыб в естественных условиях существования на громадном фактическом материале по ихтиофауне нашей страны Васнецов, Крыжановский и их многочисленные ученики установили, что развитие рыб идет не только постепенно и непрерывно, но и прерывисто, скачкообразно. Резкие изменения совершаются в очень короткий срок и неразрывно связаны с такими же быстрыми изменениями их биологии. Все изменения совершаются быстро, скачкообразно, а между скачкообразными изменениями происходят рост и медленные изменения, не затрагивающие существенных особенностей. Эти периоды относительной стабильности в развитии рыб, протекающие между двумя скачкообразными изменениями, Васнецов и назвал этапами. Проблема этапности (В. В. Васнецов, С. Г. Крыжановский и их ученики), стадийности (Б. С. Матвеев, Т. С. Расс) или периодизации индивидуального развития (Г. А. Шмидт, С. Н. Боголюбский, М. Н. Рагозина), а также учение о критических периодах в развитии, разрабатываемое Ленинградской школой гистологов и эмбриологов, имеют в настоящее время весьма важное значение не только для теоретической биологии, но, особенно, для практики искусственного разведения животных, при которой развитие протекает в условиях, находящихся под контролем человеческой деятельности. Поэтому эти проблемы занимают значительное место в практике рыбоводства, животноводства, птицеводства и звероводства.

Суммируя в целом данные по изучению эволюции онтогенеза, мы видим, что проблема этапности (стадийности) развития по существу является проблемой путей приспособительной эволюции индивидуального развития. Все многообразие форм развития в мире животных может быть сведено, как это было разработано Г. А. Шмидтом (1936, 1951, 1953), в несколько биологических типов, отличающихся специфическими особенностями в отношениях развивающегося организма к условиям существования в зависимости от различных форм биологии размножения. Многообразие форм развития позвоночных, по-моему, может быть сведено в три биологических типа: 1) личиночный тип развития с комплексом приспособлений к свободному образу жизни и питанию особой пищей, отличной от пищи взрослого организма; 2) неличиночный тип развития с приспособлениями формирования детеныша внутри яйцевых оболочек при яйцекладности; 3) живорождение с приспособлениями к утробному развитию в материнском организме.

В каждом из этих типов развитие распадается на самостоятельные биологические периоды (стадии), отличающиеся особыми условиями существования развивающегося организма и особыми формами его биологии. В развитии рыб такими стадиями будут: зародыши, предличинки, личинки, мальки, молодь. Эмбриональное развитие птиц и млекопитающих распадается на яйцеводный, зародышевый, предплодный и плодный периоды (стадии). Им соответствуют стадии развития предзародыша (т. е. стадии до обособления тела зародыша на бластодиске), стадия зародыша, предплода и плода. Развитие в каждом из этих периодов (стадий) идет ступенчато по этапам и характеризуется переломными моментами в биологии и в морфо-физиологической степени организации. Эти переломные моменты выражаются в морфологических и физиологических изменениях по пути приспособления к новым условиям существования, удовлетворяющим потребностям организма при новых формах процесса обмена веществ.

В последовательности обособления этапов по периодам развития намечается интересная закономерность. Зачатки новых морфо-физиологических особенностей, соответствующих условиям существования и биологии нового периода, появляются на последнем этапе старого периода при руководящей роли приспособлений предыдущей стадии. На первом этапе нового периода руководящую роль приобретает новое качественное изменение, что сопряжено с переходом в новые биологические условия, но старое приспособление еще сохраняется. На втором этапе старое приспособление редуцируется и остается только ведущее для данной стадии. На третьем этапе периода снова появляются зачатки новых приспособлений для следующего периода при сохранении руководящего значения старого.

Как мне кажется, эти данные морфологических и биологических наблюдений дают очень важный материал для искания путей управления развитием.

Новое возникает на базе старого путем преобразования старой функции в направлении потребностей организма к новым условиям существования. Таким путем сохраняется преемственность стадий развития, обеспечивающих целостность онтогенеза как цепи звеньев единого процесса индивидуального развития, связанных между собой и обуславливающих друг друга. Для дальнейшего вскрытия закономерностей стадийности развития необходимо участие экспериментальной эмбриологии с перестройкой направления ее исследования в биологическую экспериментальную эмбриологию — экспериментальную морфологию, как называл это направление К. А. Тимирязев.

Изучение закономерностей индивидуального и исторического развития и овладение управлением этими процессами в настоящее время привлекает внимание советских биологов различных направлений. Если мы научимся управлять индивидуальным развитием, мы научимся управлять и пороодообразованием и видообразованием в мире животных и растений, мы найдем пути к охране здоровья человека. Для этого надо знать причины и факторы возникновения изменений, отклоняющих развитие новых поколений от путей онтогенеза родительских форм. Этот вопрос остается еще спорным, и новые экспериментальные методы, которыми владеют биологи в связи с новыми достижениями техники, химии и физики, открывают новые пути проникновения в эту важнейшую проблему биологии — возникновения изменчивости новых существ.