

## О ЗАДАЧАХ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ

Б. С. Матвеев

(Московский государственный университет)

В настоящее время перед советской биологией стоит задача не только использования природных богатств для нужд человеческого общества, но и управления их использованием. В ближайшем прошлом при решении поставленных задач основное внимание было устремлено на развитие физики, химии, математики. Блестящие успехи этих наук дали нам возможность открыть неисчерпаемые запасы топлива (каменный уголь, нефть, газ), приступить к завоеванию космоса и достигнуть величайших побед.

Теперь в науке и практике на первый план выдвигается биология. Уже сейчас человечеству не хватает чистой питьевой воды, натуральных белков, жиров, углеводов. Из-за мощного развития техники и промышленности нарушаются условия существования флоры и фауны, уничтожаются природные запасы животных и растений, необходимых для жизни человека. Вопросы охраны природы встали остро в международном масштабе. В большинстве отраслей народного хозяйства (рыбоводство, птицеводство, скотоводство, звероловство и многие другие) приобрело первенствующее значение искусственное разведение животных, т. е. управление их развитием и численностью со стороны человека с целью удовлетворения его потребностей. О растениеводстве и говорить не приходится: возделываемые (искусственные) культуры являются основным источником растительных белков, углеводов и жиров. Чтобы управлять воспроизводством животных, надо знать условия их жизни, а также пути и направления их развития в естественных условиях существования. Вот почему проблемы путей и направлений развития органического мира, соотношения прогресса и регресса стали актуальными для биологов всех народов. Особенно остро стоят эти проблемы перед нами, советскими биологами, являющимися свидетелями грандиозных преобразований природы.

Еще более 500 лет тому назад великий естествоиспытатель и художник Леонардо да Винчи говорил, что тот, кто увлекается практикой, пренебрегая теорией, походит на мореплавателя, который пускается в путь без руля и компаса, он никогда не знает, куда плывет. Основатель нашего социалистического государства В. И. Ленин (1950, стр. 436) писал об историческом методе: «Самое важное, чтобы подойти к этому вопросу с точки зрения научной — это не забывать основной исторической связи, смотреть на каждый вопрос с точки зрения того, как известное явление в истории возникло, какие этапы в своем развитии это явление проходило, и с точки зрения этого развития смотреть, чем данная вещь стала теперь».

Эволюционная морфология развивает исторический метод в биологии, пользуясь сравнительным методом исследования строения и функций органов и их систем у животных и растений в целях вскрытия движущих сил развития органического мира.

Проблема путей и направления развития органического мира на Земле так же стара, как сама биология. Она была остро поставлена

еще греческими философами в V веке до н. э. Элеаты и элейцы утверждали, что мир — первооснова, сущность его не только извечное, но и неизменное, неподвижное, что только обманчивое свидетельство наших чувств внушает мнение об изменчивости и подвижности вещей.

Совершенно иные представления о сущности мира были у Гераклита, уроженца Эфеса. Он считал взгляды элеатов и элейцев ложными: «Как далеко все это от истины. Именно потому, что чувства наши обманывают нас, мы видим покой и неподвижность там, где все на самом деле — одно лишь непрерывное движение». «Все течет (паптарей), течет вечно и неустанно, не пребывая в покое ни на миг — все движется и ничто не пребывает. День становится ночью и ночь днем; холодное — теплым и теплое — холодным; влажное — сухим и сухое — влажным, зима переходит в лето и лето — в зиму; здоровье — в болезнь и болезнь — в здоровье; жизнь в смерть и смерть в жизнь. Сама жизнь есть движение, ибо все живущее пребывает в непрерывном разложении и обновлении. Движется материя видимо и невидимо, и поскольку она движется, постольку одарена жизнью»\*.

Однако идея развития органического мира была окончательно утверждена лишь во второй половине XIX ст. учением Ч. Дарвина, который определил и движущие силы развития этого мира. Биологический вид предстал как внутренне противоречивое, борющееся и развивающееся сообщество особей, объединенных общим происхождением и способностью к воспроизведению. Однако Дарвин не решил проблему о прогрессе в живой природе. Он лишь указывал, что «каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более совершенным по отношению к окружающим условиям. Это существование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части существ во всем мире» (Дарвин, 1939, стр. 359). Однако далее Дарвин отмечал: «Знаю, что едва ли возможно определить ясно, что разумеется под более высокой или более низкой организацией» (там же, стр. 629). Ф. Энгельс (1965, стр. 270) по этому поводу писал: «Главное тут то, что каждый прогресс в органическом мире является вместе с тем и регрессом, ибо он закрепляет одностороннее развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях». Крупнейший американский теоретик Э. Майр (1968, стр. 18) указывает: «Однако в целом Дарвин был первым, предпринявшим серьезную попытку представить эволюционный процесс как результат равновесия противодействующих сил».

Вопрос о направлении эволюционного развития живых существ, т. е. проблема прогресса и регресса в эволюции органического мира, до настоящего времени является одной из основных проблем в биологии. Ее оживленно обсуждают и в теоретической биологии, и в практике народного хозяйства. К. М. Завадецкий (1958) в существующих представлениях о прогрессе и регрессе в органической природе выделил четыре основных направления. Сторонники первого — автогенетического направления убеждены, что развитие живой природы идет по пути ее совершенствования под действием особых нематериальных сил. Второе — дарвиновское направление опирается на учение Ч. Дарвина, считавшего, что эволюция — это приспособительный процесс к изменяющимся условиям жизни, осуществляющийся путем естественного отбора, т. е. выживания наиболее приспособленных особей. Третье направление названо К. М. Завадецким релятивистским. Его сторонники выступают против разграничения ныне живущих существ на «высших»

---  
Цит. по В. В. Лушкевичу, 1936, с. 29.

и «низших». По их мнению, живущие одновременно организмы одинаково приспособлены к необходимым каждому из них условиям жизни. Представители четвертого направления считают главной закономерностью эволюции не прогресс, а постепенное затухание развития вследствие израсходования жизненной силы, заложенной в главных организациях, что ведет к их вымиранию.

Существенный вклад в развитие дарвиновского направления внес А. Н. Северцов своим учением о главных направлениях эволюционного процесса. Еще в 1914 г. он поднял вопрос о необходимости разграничения в понятии прогресса развития животного мира двух процессов: морфо-физиологического прогресса в организации ряда поколений животных и биологического прогресса в жизни всего вида в целом, ведущих к процветанию вида, с одной стороны, и биологического регресса, ведущего к его угасанию, — с другой. Это толкование он развил далее в своих трудах (Северцов, 1925, Sewertzoff, 1929, 1931, 1939). Но даже в настоящее время многие теоретики (Л. Ш. Давиташвили, Гексли, Ренш) его не дооценивают. Однако оно очень важно, т. к. доказывает, что биологический прогресс, т. е. увеличение выживаемости и численности представителей вида, расширение его ареала и распадение вида на подчиненные систематические группы (как это определял Дарвин), может достигаться без совершенствования организации. В некоторых случаях (паразитизм, сидячий образ жизни) виды животных достигли биологического прогресса при дегенерации их организации по сравнению с родоначальной группой. Этим разграничением подчеркивается, что основной единицей в процессе эволюции является не отдельный организм (особь как представитель своего вида), а вид в целом или, вернее, составляющие его популяции как множественное сообщество. Это особенно важно подчеркнуть теперь, когда в современной биологии столь важное значение приобрела популяционная генетика.

И. И. Шмальгаузен (1968, стр. 14) отмечает, «что и механизм эволюции можно рассматривать с точки зрения кибернетики. Регулируемым объектом является при этом, несомненно, популяция, как наименьшая эволюционирующая единица. В роли регулятора выступает биогеоценоз. Популяция, входящая в состав данного биогеоценоза, связана с ним двумя каналами. Первый канал связи лежит на молекулярном уровне организации и служит для передачи наследственной информации от зиготы до первичных половых клеток зрелой особи. Второй канал связи лежит на уровне организации особи и служит для передачи обратной информации от фенотипов к биогеоценозу. Между этими двумя каналами вставлены механизмы преобразования, обеспечивающие связь между ними и замыкающие таким образом элементарный цикл эволюционных изменений».

Вторым вкладом, внесенным А. Н. Северцовым в учение Ч. Дарвина, является определение путей, которыми достигается биологический прогресс. Этим было дано биологическое объяснение современному сосуществованию «низших» и «высших» систематических групп животных. А. Н. Северцов (1925) выделил четыре формы адапциоморфоза, ведущие к достижению биологического прогресса, — ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы и дегенерации. И. И. Шмальгаузен (1939), развивая учение Северцова, установил шесть или даже семь форм адапциоморфоза: алломорфозы, теломорфозы, гиперморфозы, катаморфозы, гипоморфозы, ароморфозы, эпиморфозы. Как показал дальнейший анализ закономерностей эволюционного развития, эти типы адапциоморфоза являются модификациями двух главных направлений эволюционного процесса: 1) скачкообразных изменений, поднимающих

уровень организации организмов и активность их жизнедеятельности на новую, более высокую ступень, обозначаемых терминами ароморфозы (Северцов и Шмальгаузен), анагенезы (зарубежные авторы), арогенезы (Тахтаджян); 2) частных адаптивных изменений, приводящих к радиации форм при сохранении ими того же уровня организации. Они обозначаются терминами идиоадаптации (Северцов), алломорфозы (Шмальгаузен), кладогенезы (зарубежные авторы), телогенезы (Тахтаджян). Тахтаджян (1966) к этим двум формам прибавляет еще третью — катогенез — регрессивную эволюцию. Все три формы приспособительной эволюции он называет тремя стратегиями эволюции.

Однако, как совершенно справедливо указывал В. В. Васнецов (1953, стр. 113), «Скачок нельзя понимать как резкое наследственное изменение — мутацию. Он приходит путем связанных с изменением среды последовательных изменений и отмирания неприспособленных к конкретным новым условиям особей, семей, популяций через непрерывный ряд поколений, в результате чего получается определенный отбор. В течение относительно очень короткого срока образуются все особенности нового вида».

Очень важным моментом в историческом развитии органического мира является постоянное чередование этих процессов, что отражено А. Н. Северцовым (1925) в графической схеме главных направлений эволюции. Такое чередование убеждает в том, что эволюционное развитие является ступенчатым процессом, в котором быстрые скачкообразные качественные изменения организации животных сменяются частными адаптациями, дающими широкую радиацию в разных направлениях при сохранении прежнего уровня организации. Дарвин в «Происхождении видов» изобразил эволюционное развитие органического мира, как он представлял себе его, в виде схемы расхождения признаков, имеющей вид хвоща с расходящимися мутовками. Однако он не объяснил, что обозначают эти мутовки. Схема чередования ароморфозов и идиоадаптаций объясняет дарвиновскую схему расхождения признаков как чередование широкой адаптивной радиации с качественными скачками при переходе одной из ветвей на высшую ступень. Немецкий палеонтолог Гросс (Gross, 1964) называет такой способ построения филогенетических родословных «ракетной схемой».

В последние два десятилетия в зарубежной литературе эти два главных направления эволюционного процесса называют анагенезами и кладогенезами (Rensch, 1959; Huxley, 1944; Veer, 1964), причем воззрения А. Н. Северцова либо упоминаются вскользь, либо совсем игнорируются. Однако, если сопоставить формулировки этих понятий, данные А. Н. Северцовым (1925, 1929), с формулировками Гексли (1944) и Ренша (1959), то они оказываются почти идентичными, а ведь в науке существует правило авторского приоритета.

Для обоснования этого важного заключения приведу указанные формулировки Ренша (1959) в английском издании его книги «Эволюция выше вида». В согласии с Дж. Гексли он так формулирует шесть критериев анагенеза: 1) накапливающееся усложнение организации; 2) рационализация структур и функций (устанавливающаяся централизация); 3) специальное усложнение нервной системы, ее рационализация; 4) возрастающая пластичность структур и функций; 5) совершенствование, допускающее дальнейшее совершенствование; 6) возрастающая независимость организма от окружающей среды и возрастающее овладение миром (прогрессивная автономность). Таковы признаки ступеней разных уровней организации, обозначаемых термином

«грады» в отличие от термина «клады», обозначающего различия при кладогенезе, т. е. различия, возникающие у организмов при том же уровне их организации. А. Н. Северцов еще в 1931 г. в немецком издании книги «Морфологические закономерности эволюции» дал формулировку ароморфоза, дополненную в следующем издании этой работы (Северцов, 1939). «Морфо-физиологический прогресс, или ароморфоз, характеризуется усложнением и дифференцировкой организации животных и усложнением, дифференцировкой и интенсификацией функций их активных органов (органов дыхания, кровообращения, питания и движения, а также центральной нервной системы и органов чувств), в результате чего происходит общий подъем энергии жизнедеятельности животных. Изменения строения эволюирующих в направлении ароморфозов животных носят общий характер и не представляют собой приспособления к каким-либо определенным специальным условиям и особенностям окружающей среды» (Северцов, 1939, стр. 342).

Таким образом, современное представление о ступенчатости эволюционного процесса как результате чередования подъема организации на высшую ступень и последующей разносторонней радиации является восстановлением дарвиновской схемы происхождения видов. Подобные мысли развивал еще в 1876 г. И. И. Мечников (1950). В. И. Стрелковский те же два закона — закон обособления и закон прогресса, находит в «Естественной истории миротворения» Дж. Геккеля.

Главное направление эволюционного процесса (чередование ароморфозов, идиоадаптаций и других частных путей адаптивной эволюции) А. Н. Северцов установил путем анализа филогенетического развития крупных систематических групп: типов и подтипов беспозвоночных животных, классов и подклассов позвоночных. Но он также указал, что «задачей эволюционной морфологии является распространение этого исследования и на отличия более мелких групп, т. е. на роды, виды и т. д. Поэтому мы подчеркиваем, что наше исследование является только первым приближением, неполным и неточным, к решению поставленной нами задачи» (Северцов, 1939, стр. 295).

Выдающийся американский биолог-теоретик, разрабатывающий учение об эволюции, Майр (Maug, 1962) говорил, что спустя сто лет после Дарвина исследователь, изучающий эволюцию, подобен заблудившемуся путнику, который после долгих блужданий круглыми путями оказывается на том же месте, откуда он отправился в дорогу. Иначе говоря, Майр указывает, что современные биологи вернулись к основным положениям учения Дарвина.

В своей последней монографии Майр (1968, стр. 18) дает такую оценку эволюционного учения: «...термин дарвинизм.. имеет столь различное содержание у американских, русских или французских биологов. Тем не менее современная теория эволюции — «современный синтез», как назвал ее Гексли (1942), — несомненно, принадлежит Дарвину в большей мере, чем любому другому из эволюционистов, и выросла из основных дарвиновских концепций. Но при этом в нее вошло немало последарвиновских положений».

«По существу эта теория (синтетическая теория эволюции — Б. М.) опирается на два фактора, рассматривая разнообразие и гармоническую адаптацию органического мира как результат постоянной изменчивости и отбирающего воздействия среды. Таким образом, это в основном синтез мутационизма и принципа воздействия среды» (Майр, там же, стр. 17).

Современные зарубежные эволюционисты, такие как Симпсон, Гексли, Ренш, Тесье и др., называют свое мировоззрение «Новейшей синтетической теорией эволюции». Симпсон (Simpson, 1949) и Стеббинс (Stebbins, 1963) указывают, что эта теория включает естественный отбор Дарвина и учение о наследственности, разработанное Менделем, де Фризом, Морганом. В ней осуществлен синтез учения Дарвина с новейшими воззрениями палеонтологов и генетиков. Однако в определении представителями генетики и современной синтетической теории эволюции задач по изучению движущих сил живых существ не учтена необходимость изучения закономерностей индивидуального развития организмов, осуществляемого эволюционной морфологией.

Начиная с А. Н. Северцова (1910, 1912) в эволюционной морфологии твердо установилось убеждение, что эволюция совершается путем изменения хода онтогенеза. В связи с изменениями условий существования живых существ в разные периоды их жизни в ряде следующих друг за другом поколений изменяются и процессы индивидуального развития организмов в сторону приспособления к новым условиям. При этом, как показывают новейшие изучения закономерностей индивидуального развития, одной из главных причин изменения хода онтогенеза являются изменения темпов развития (ускорение и замедление), происходящие соответственно изменениям условий жизни развивающегося потомства.

И. И. Шмальгаузен (1968, стр. 46) так формулирует задачи биологии с позиций кибернетики: «Фенотип — внешнее выражение генотипа и вместе с тем активный руководитель внеклеточного обмена веществ между организмом и внешней средой. Он контролирует всю его жизнедеятельность и вместе с тем фенотип является средством передачи обратной информации от организма к внешней среде (биогеоценозу)... В индивидуальном развитии происходит преобразование скрытой наследственной информации в явную информацию об унаследованных нормах реакций. Это преобразование происходит во взаимодействии с факторами внешней среды, которые являются необходимыми условиями, и иногда, освобождающими факторами этого преобразования... Весь смысл индивидуального развития состоит в преобразовании наследственной информации в систему жизненных связей организма с внешней средой. Поэтому индивидуальное развитие организма представляет типичный пример преобразования информации с переходом от одного кода к другому».

Мы, представители советской эволюционной морфологии, не можем согласиться с утверждением новой синтетической теории эволюции, что «онтогенез и физиологические процессы рассматриваются теперь как проявления расшифровки информации, заключенной в генотипе. А филогенез и все явления, связанные с эволюционными изменениями, рассматриваются как создание новой информации» (Майр, 1968, стр. 21). Такое утверждение является пережитком уже отжившего геккельского представления, будто «онтогенез есть отражение филогенеза».

Во всей мировой литературе по эволюционной морфологии (Beer, 1930, 1958, Retane, 1956; Rensch, 1959) одностороннее толкование соотношения онтогенеза и филогенеза Геккеля отвергнуто и признается дарвиновское представление, согласно которому «естественный отбор на основании принципа наследования в соответствующем возрасте может изменить яйцо, семя или молодой организм также легко, как и организм взрослый (Дарвин, 1939, стр. 365).

«Таким образом, перед эволюционной морфологией ставится задача

изучения эволюции онтогенеза путем изучения онтогенеза близких групп, выяснения специфичности отдельных этапов индивидуального развития и установления путей эволюции не только взрослых форм, но и отдельных фаз индивидуальной жизни» (Матвеев, 1936, стр. 874).

Именно изучение специфических приспособлений к существованию среды в особых условиях в различные периоды жизни организма и жизненного цикла популяций вида дало основание для установления всех закономерностей морфо-биологической теории (теории биологического прогресса и регресса, типов преобразования форм и функций, теории индивидуальных корреляций и филогенетических координаций). Результаты изучения динамики численности в различные периоды жизни популяций послужили основанием для создания эволюционной экологии и популяционной экологии, изучающих закономерности популяционной изменчивости как движущего фактора в процессе видо- и пороодообразования.

Изучение специфических особенностей экологии и функционирования органов животных на разных этапах и в различные периоды их индивидуальной жизни позволило биологам внести существенный вклад в народное хозяйство и здравоохранение. Управление практикой рыбоводства, птицеводства, скотоводства, звероловства основано на познании условий и закономерностей индивидуального развития животных. Биологические методы борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства и с переносчиками опасных инфекций также в значительной степени зиждятся на знании особенностей жизненных циклов этих организмов.

Проблема сравнительного изучения эволюции онтогенеза животных в целях познания методов управления их индивидуальным развитием перерастает из теоретической проблемы в важную хозяйственную задачу. Биолог при разведении животных и растений не должен копировать условия их обитания в природе, а должен установить оптимальные нормы реакции развивающегося организма на условия существования, которые специфичны для отдельных этапов и периодов индивидуальной жизни представителей каждого вида животных и растений. Для этой цели необходимо сравнительное морфо-физиологическое изучение индивидуального развития организмов на протяжении всего их жизненного цикла в естественных условиях их обитания. Надо сначала выяснить нормы условий развития, необходимые для получения потомства, по своей жизнеспособности соответствующего организмам, живущим в естественных условиях. А для этого следует изучать индивидуальное развитие животных и растений в природе, как учил К. И. Тимирязев, и только потом уже переходить к экспериментальному анализу его в лабораторных условиях с целью выяснения механизмов изучаемых процессов развития.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аристотель. 1940. О возникновении животных. М.  
Васнецов В. В. 1953. Этапы развития костистых рыб. В сб.: «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М.  
Давиташвили Л. Ш. 1956. Очерки по истории учения об эволюционном процессе. М.  
Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов. Т. 3. М.  
Завадский К. М. 1958. К пониманию прогресса в органической природе. В сб.: «Проблемы развития в природе и обществе». М.  
Ленин В. И. 1950. Сочинения. Изд. 4, т. 29.  
Лункевич В. В. 1936. От Гераклита до Дарвина. Т. I. М.—Л.  
Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.

- Матвеев Б. С. 1936. Современные задачи эволюционной морфологии. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- Его же. 1968. Современное состояние учения Северцова о прогрессе в эволюции. Зоол. журн., т. 47, в. 1.
- Его же. 1968 а. О значении советской эволюционной морфологии в развитии эволюционного учения и в народном хозяйстве. Булл. МОИП, отд. биол., т. 73, в. 4.
- Мечников И. И. 1950. Очерки вопроса о происхождении вида. М.
- Северцов А. Н. 1910. Эволюция и эмбриология. Речь на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей 3-го января 1910 года. М.
- Его же. 1912. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. К.
- Его же. 1914. Современные задачи эволюционной теории. М.
- Его же. 1925, 1934, 1967. Главные направления эволюционного процесса. Изд. 1—3. М.
- Его же. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.
- Стрелковский В. И. 1964. Дарвин, Мюллер, Геккель и создание биогенетического закона. В кн.: «Общие вопросы эволюционной палеонтологии». Тбилиси.
- Тахтаджян А. А. 1966. Систематика и филогения цветковых растений. М.
- Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л.
- Его же. 1968. Кибернетические вопросы биологии. «Кибернетика в монографиях», в. 4. Новосибирск.
- Энгельс Ф. 1965. Диалектика природы. М.
- Beer G. R. 1930. Embriology and Evolution. Oxford.
- Его же. 1958. Embryos and Ancestors. Oxford.
- Его же. 1964. Atlas of Evolution. Nelson.
- Gross W. 1964. Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere. Zool. Anz., Bd. 173, H. 1. Leipzig.
- Huxley J. 1944. Evolution. The Modern Synthesis. London.
- Mayr E. 1962. Zufall oder Plan, des Paradox der Evolution. In Evolution und Hominisation. G. Kurth. Stuttgart.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Aufl 2. Leipzig.
- Rensch B. 1959. Evolution above the Species level. London.
- Sewertzoff A. N. 1929. Directions of evolution. Acta. Zool., Bd. 10.
- Его же. 1931. Morphologische Gesetzmässigkeit der Evolution. Ver. G. Fischer. Jena.
- Simpson G. G. 1949. The meaning of evolution. New Haven.
- Stebbins G. L. 1963. On «Animals species and evolution» by Ernst Mayr. Amer. Scientist, v. 51, № 3.

## ON THE PROBLEMS OF EVOLUTIONARY MORPHOLOGY

B. S. Matveev

(Moscow State University)

### Summary

Discussing the evolutionary trends of the Modern Synthesis of Evolution according to E. Mayr the return of the modern biology to the study of Ch. Darwin is observed. Two evolutionary trends are distinguished: evolutionary biological progress and studying the evolution of ontogeny. Studying the evolution of ontogeny in phylogenetical development of animals makes it possible to master the control methods of animal development by a man.