

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. МАХОТИН

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ТИПОВ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНОВ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 22 XI 1939)

Принципы или типы филогенетических изменений органов наиболее полно разработаны А. Н. Северцовым (6). Эти принципы являются типами тех способов, которыми идет филогенетическое изменение организации животных и которые установлены в качестве морфофизиологического углубления учения Дарвина. Задача дальнейшего изучения принципов заключается в анализе этих явлений, в установлении связей между отдельными типами и в отыскании корней, общих всем этим принципам.

Явление концентрации функции. Задняя пара ножек *Orthoptera saltatoria* служит для прыганья, но есть основание предполагать, что у предков этих форм все ножки служили для ползанья. Таким образом первичная функция ползанья концентрировалась у *Orthoptera saltatoria* на двух парах передних ножек, а задние ножки перестали участвовать в этом виде передвижения и начали служить для прыганья. Это можно обозначить термином «концентрации функции». Под этим термином понимается такое явление, сущность которого можно сформулировать следующим образом: в случаях, когда функция выполняется рядом сходных, обычно гомодинамных, органов, первичная функция может концентрироваться на некоторых из этих органов, в связи с чем происходит усиление их [интенсификация функции Л. Плате (5)]. Остальные же органы освобождаются от первичной функции, причем они либо меняют ее на другую [смена функции А. Дорна (2)], либо редуцируются. Таким образом концентрация функции оказывается явлением сложным, состоящим по крайней мере из двух более элементарных, и проявление его захватывает ряд коррелятивно связанных между собой органов. Концентрация функции распространена очень широко. Рассмотрим несколько примеров. У богомолов локомоторная функция концентрировалась на двух парах задних конечностей, а передние приобрели функцию хватания добычи.

То же самое относится к конечностям водяного скорпиона (*Nepa cynerea* L.), плавта (*Naucoris*) и т. д. Функция полета двухкрылых концентрировалась на передних крыльях, а задние несколько редуцировались и превратились в галтеры. У жуков же функция полета концентрировалась на задних крыльях, а передние образовали элитры, главная функция которых — защита задних крыльев и брюшка, но которые в то же время у большинства жуков при полете служат стабилизаторами, а у некоторых (бронзовки — *Cetoniini*) при полете остаются лежать на брюшке и теряют лет-

ную функцию окончательно. В основном могут иметь место два рода случаев концентрации функции. Во-первых, орган, освобожденный от выполнения своей первичной функции, может приобрести новую функцию (смена функций А. Дорна). Так, передние ножки нимф некоторых поденок меняют свою локомоторную функцию и становятся органами захватывания и поддержания пищи. Во-вторых, освобожденный от своей первичной функции орган может редуцироваться. Примером сказанному могут служить: исчезновение большинства абдоминальных конечностей у современных насекомых; исчезновение большинства элементов ранее сегментально расположенных половых желез насекомых, и т. д. Наконец, может быть и третий род случаев, когда орган, освобожденный от своей главной функции, не приобретает новой, а только сохраняет свои, ранее ему присущие «второстепенные функции». При этом орган редуцируется лишь настолько, насколько это допускает беспрепятственное выполнение оставшихся функций.

Случаи обратные концентрации функции подходят под принцип симилиации функций, установленный А. Н. Северцовым, и являются исключением из правила олигомеризации В. А. Догеля (3).

Некоторые особые случаи принципа смены функций. Принцип смены функции, связанный с именем А. Дорна, был в кратких, но достаточно полных чертах указан Дарвином (1). Принцип смены функции оказывается очень широко распространенным, т. е. он охватывает огромное количество случаев. Отдельные случаи проявления смены функции могут объединяться какими-либо признаками в группы. Такими признаками могут быть сочетания с другими принципами, а также одновременные или последовательные многократные проявления самого принципа смены функции. Одной из таких групп связанных между собой нескольких проявлений смены функций оказывается радиация смены функции, т. е. явления, когда орган предка, несший определенную функцию, у различных потомков сменил свою первичную функцию на различные новые. Примером такой радиации могут служить церки насекомых, морфологически являющиеся конечностями одиннадцатого абдоминального сегмента. Вероятно, у предков насекомых первичная функция их была локомоторной. У современных же насекомых функция церков весьма разнообразна: у одних форм они служат органами плавания, у других—органами защиты, у третьих—органами захвата и удержания самки при спаривании, у четвертых—органами чувств, у некоторых водных насекомых они служат для проведения воздуха к стигмам и т. д.

Другой группой случаев принципа смены функции оказывается явление последовательной смены функций; оно заключается в том, что орган в процессе своей эволюции меняет свою первичную функцию на другую, которая через некоторое время вновь меняется на третью. Примером может служить филогения яйцеклада в жало насекомых. Предки насекомых обладали гомономным рядом локомоторных конечностей, в процессе эволюции конечности на брюшке редуцировались, но конечности 8-го и 9-го брюшных сегментов превратились у самок в яйцеклад, а у самцов в парамеры—органы захвата и удержания самки. У высших перепончатокрылых яйцеклад превратился в жало, служащее для защиты и нападения. Таким образом в течение своей эволюции 8-я и 9-я пара абдоминальных конечностей самок высших перепончатокрылых дважды изменяла свою функцию: сначала ходильная конечность превратилась в яйцеклад, а затем яйцеклад превратился в жало.

Иногда разные второстепенные функции органа выполняются его частями порознь, тогда как главная функция выполняется всем органом целиком. В этих случаях, если главная функция выпадет, то второстепен-

ные функции отдельных частей этого органа станут главными, и орган физиологически распадется на несколько самостоятельных органов. У бабочек задняя кишка помимо пищеварительной функции, служит для проведения продуктов распада из мальпигиевых сосудов, а зоб бывает иногда наполнен воздухом и служит в качестве аэростатического аппарата. У зимней пяденицы в связи с афагией кишечный канал сильно редуцирован, зоб же развит очень сильно и служит только в качестве аэростатического аппарата, а задняя кишка только для проведения продуктов распада (4).

Говоря о сложных проявлениях принципов, необходимо отметить и наиболее элементарные. Такими наиболее элементарными типами изменения органов оказываются усиление и ослабление функции. Помимо того надо отметить возникновение и исчезновение функций. Эти элементарные явления вместе с мультифункциональностью органов составляют основу всех известных типов филогенетического изменения органов.

Принципы онтогенетического изменения органов. В онтогенезе могут иметь место такие же изменения органов и их функций, как и в филогенезе, или, говоря иначе, указанные изменения в онтогенезе могут рекапитулировать подобные же процессы, происходившие в филогенезе данной формы. Примером сказанному могут служить выделительные органы ракообразных: субституция антенальной железой железы максиллярной в онтогенезе *Malacostraca* рекапитулирует этот же процесс, протекавший в филогенезе взрослых ракообразных.

С другой стороны, в онтогенезе могут иметь место такие изменения, которые возникают в процессе специализации отдельных личиночных и нимфальных стадий. Так, нижняя губа нимф стрекоз (маска) служит главным образом, для захвата добычи. У взрослых стрекоз нижняя губа служит для поддерживания пищи, а функция захвата добычи переходит, главным образом, к ножкам, образующим корзинку, в которую при полете попадают насекомые, служащие стрекозам пищей. Эта субституция функции хватания добычи ни в филогенезе взрослых стадий, ни в филогенезе нимфальных стадий не имела места, так как функция маски у нимф развилась в результате «самостоятельной нимфальной эволюции» (см. фигуру). В результате такой «самостоятельной личиночной эволюции» иногда возникают очень кратковременные проявления личиночных функций; при этом характер функции некоторых органов стоит в теснейшей связи с биологической сущностью отдельных стадий развития. Так, гусеница бабочки может быть характеризуема, главным образом, питанием, т. е. главная функция гусеницы—питание, накопление материалов для построения

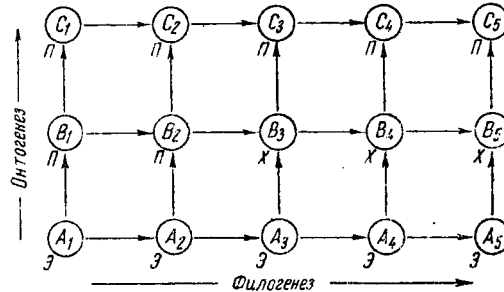


Схема предполагаемой эволюции маски нимф стрекоз. Вертикальными рядами изображены онтогенезы, горизонтальными — филогенезы соответствующих стадий. А—эмбрионы; В—нимфы, С—взрослые формы; А₁, А₂, ..., А₅—филогенез эмбриональных стадий; В₁, В₂, ..., В₅—филогенез нимфальных стадий; С₁, С₂, ..., С₅—филогенез имагинальных стадий; Э—эмбриональная функция; П—функция поддерживания пищи; Х—функция хватания добычи. У предков в онтогенезе (А₁—В₁—С₁) функция Э сменялась функцией П. У потомков в онтогенезе (А₃—В₃—С₃) появилась функция Х, благодаря чему произошло усложнение: функция Э меняется на функцию Х, которая в свою очередь сменяется функцией П. В филогенезе же нимфальных стадий (В₁—В₂—В₃ ...) функция П сменяется функцией Х, т. е. в онтогенезе потомков смена функций (Э—Х—П) обратна тому, что происходит в филогенезе нимф (П—Х—).

имагинальной, половой формы. Взрослая форма многих насекомых называется сильно специализированной половой стадией; подвижные личинки большинства сидячих форм характеризуются локомоторной функцией, функцией, необходимой для расселения вида, и т. д. В онтогенезе, так же как и в филогенезе, происходят изменения органов и их функций. Эти изменения протекают по особым принципам—принципам онтогенетического изменения органов, которые имеют некоторые специфические черты, но в общем сходны с принципами филогенетического изменения органов. Функции взаимодействия при процессах развития органов играют важнейшую роль в онтогенезе и накладывают особую печать на принципы онтогенетического изменения органов. Таким образом присутствие органа и его морфогенетические влияния должны рассматриваться, как особая функция, которая на ранних стадиях может быть главной функцией, а у дифинитивных форм может меняться на другую функцию—функцию органа взрослого животного.

Вышеприведенные рассуждения заставляют несколько иначе, чем обычно, относиться к сохранению у эмбрионов зачатков органов, у взрослых форм полностью редуцированных. У взрослых форм эти органы редуцированы в связи с ненужностью их для организма. На ранних же стадиях развития зачатки этих органов, как это уже отмечалось Гертвигом, Кольцовым и др., сохраняются не в силу большей консервативности ранних стадий, а потому, что присутствие упомянутых зачатков необходимо для нормального развития связанных с ними других частей организма.

Лаборатория морфологии беспозвоночных
Института эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академия Наук СССР

Поступило
22 XI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ч. Д а р в и н, Происхождение видов, гл. VI (1935). ² А. Д о р н, Происхождение позвоночных животных и принцип смены функции (1937). ³ В. А. Д о г е л ь, Архив анатом., гист. и эмбр., XV (1936). ⁴ А. М а х о т и н, ДАН, II (1936). ⁵ L. P l a t e, Handwörterbuch der Naturwiss., II (1933). ⁶ А. Н. С е в е р ц о в, Морфологические закономерности эволюции (1939).