

А. Н. СЕВЕРЦОВ

ГЛАВНЫЕ  
НАПРАВЛЕНИЯ  
ЭВОЛЮЦИОННОГО  
ПРОЦЕССА

---



А. Н. СЕВЕРЦОВ

# ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Издание третье

Редакция и заключительные статьи  
проф. Б. С. МАТВЕЕВА и проф. Н. П. НАУМОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА  
1967

## ОТ РЕДАКЦИИ

Проблема путей развития органического мира на нашей планете является самой актуальной в современной биологии. Настоящий сборник представляет третье издание книги крупнейшего советского теоретика эволюционного учения А. Н. Северцова, излагающая его учение о прогрессе и регрессе в эволюции мира животных, так как она не вошла в посмертное издание «Собраний сочинений» (Изд. АН СССР, 1945—1949). Текст книги А. Н. Северцова дополняется статьями проф. Б. С. Матвеева и проф. Н. П. Наумова, освещающими значение теоретического наследия А. Н. Северцова по проблемам прогресса и регресса в эволюции мира животных для современной биологии, а также о путях эволюции позвоночных животных, на основании изучения которых А. Н. Северцов строил свои представления о морфологических закономерностях эволюции.

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Московского университета

24 сентября 1966 г. исполнилось 100 лет со дня рождения крупнейшего теоретика эволюционного учения академика Алексея Николаевича Северцова, профессора сравнительной анатомии Московского университета, основателя Института эволюционной морфологии Академии наук СССР, ныне носящего его имя. С именем А. Н. Северцова связано обоснование в советской биологии особого направления, названного им эволюционной морфологией животных. Основная цель этого раздела теоретической биологии — установление общих закономерностей эволюционного процесса. Эволюционная морфология развивает историческое направление в биологии, широко используя сравнительный метод исследования строения животных и их индивидуального развития на всех стадиях онтогенеза. Путем синтеза данных сравнительной анатомии, палеонтологии и индивидуального развития с данными экологии и физиологии современных животных эволюционная морфология стремится вскрыть общие закономерности преобразования строения и функций живых существ в процессе их эволюции.

Говоря об исторических задачах эволюционной теории, А. Н. Северцов писал: «Когда эволюционное учение в его современной форме было высказано Дарвином и Уоллесом и когда прошел первый пыл полемики, возникший вокруг вопроса об эволюции, у современников получилось впечатление, что все вопросы в этой области разрешены и что новая теория представляет собой вполне законченное миросозерцание: не заметили, что мы имеем здесь нечто большее, чем миросозерцание определенной эпохи, что мы имеем здесь новую науку, которая никогда не может быть закончена и всегда должна сама подвергаться процессу эволюции и неустанно идти вперед»<sup>1</sup>.

Три поколения профессоров-зоологов Северцовых в стенах Московского университета развивали учение Ч. Дарвина в России. В истории биологии старейшему в стране Московскому университету принадлежит заслуга быть защитником материалистического мировоззрения о происхождении органического мира. Впервые проповедь взаимосвязи живых существ с условиями существования

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Собр. соч., т. III. М., Изд-во АН СССР, 1944, стр. 217.

прозвучала в стенах Московского университета в ярких лекциях К. Ф. Рулье, который еще до появления в свет учения Дарвина защищал идею развития жизни на земле. Ученики К. Ф. Рулье развивали эволюционное направление в биологии в разных направлениях: И. М. Сеченов в физиологии, Я. А. Борзенков в сравнительной анатомии, С. А. Усов в систематике. Но особенно большую роль сыграл отец А. Н. Северцова — Николай Алексеевич Северцов, знаменитый путешественник по Средней Азии. Он был первым зоологом — дарвинистом и основателем русской школы орнитологов, экологов и зоогеографов. Проповедь учения Дарвина в Московском университете продолжал академик М. А. Мензбир, ученик Н. А. Северцова и учителя А. Н. Северцова. Второе поколение Северцовых — будущий академик Алексей Николаевич Северцов, возглавил кафедру сравнительной анатомии и эмбриологии, имеющих ведущее значение в обосновании эволюции. Третье поколение — сын А. Н. Северцова — Сергей Алексеевич объединил направление своего деда и отца и возглавил исследования по эволюционной экологии. Наконец, четвертое поколение зоологов Северцовых, сын С. А. Северцова — Алексей Сергеевич — ныне работает в лаборатории акад. И. И. Шмальгаузена в Зоологическом институте АН СССР по проблеме происхождения наземных позвоночных.

Начало научной деятельности А. Н. Северцова совпало с кризисом в морфологии, связанным с односторонним развитием филогенетического направления в биологии, установленного Э. Геккелем. В Западной Европе широкое развитие получило экспериментальное направление изучения закономерностей индивидуального развития каузально-аналитическим методом в отрыве от эволюционного учения. А. Н. Северцову принадлежит заслуга восстановления исторического метода в биологии, столь горячо пропагандируемому в России А. О. Ковалевским, В. О. Ковалевским, И. И. Мечниковым, И. М. Сеченовым, К. А. Тимирязевым, М. А. Мензбиром и А. П. Павловым. Применяя тройной метод филогенетических исследований Э. Геккеля, А. Н. Северцов провел комплексное сравнительно-анатомическое изучение филогенетического развития низших позвоночных. Изложение результатов этих исследований составляет содержание первой части публикуемой книги А. Н. Северцова «Главные направления эволюционного процесса».

В предисловии к первому изданию книги (1925) А. Н. Северцов писал: «Эти исследования привели меня к выводам, довольно сильно отличающимся от общепринятых взглядов. Но при исследовании чисто филогенетических вопросов я попутно пришел к некоторым общим заключениям относительно закономерностей эволюционного процесса: эти выводы, как мне кажется, интересны не только для специалистов зоологов, но и для просто образованного человека, интересующегося общими вопросами эволюции». В 1912 г. вышла в свет его книга «Этюды по теории эволюции (индивидуаль-

ное развитие и эволюция)», где было разобрано влияние изменений в процессе эмбрионального и постэмбрионального развития на филогенетическое развитие видов. В результате была сформулирована теория филэмбриогенеза, защищающая воззрение, что эволюция совершается не путем суммативного накопления изменений организации взрослых животных, а путем изменений, возникающих в течение онтогенеза в цепи поколений животных. В 1914 г. в книге «Современные задачи эволюционной теории» А. Н. Северцов поставил впервые проблему общих закономерностей эволюции в главе «Прогресс и регресс, схождение и расхождение признаков, монофилия и полифилия». В этой главе он затронул вопрос о соотношении между прогрессивной эволюцией, специализацией и регрессивной эволюцией и пришел к важному выводу, что последняя представляет в эволюции чрезвычайно распространенное явление и происходит при каждом мало-мальски значительном изменении организации. В 1925 году вышла в свет книга А. Н. Северцова, специально посвященная проблеме прогресса, регресса и адаптации — «Главные направления эволюционного процесса» (Изд. Думнова и К-я, М., 1925). В 1929 г. она была напечатана на английском языке в Швеции «Directions of evolution» (Acta zoologica, Bd60), а в 1934 г. вышло в свет второе расширенное и дополненное издание «Главных направлений эволюционного процесса» с иллюстрациями (М., Биомедгиз, 1934). Наконец, изложение теоретических взглядов А. Н. Северцова по этой проблеме вошло в раздел морфобиологической теории его монографии «Морфологические закономерности эволюции» (Жена, 1931, М. 1939). В посмертном издании «Собраний сочинений» акад. А. Н. Северцова эта монография составила VI том (Изд-во АН СССР, М., 1945—1949).

В настоящее время проблема путей эволюционного процесса (микроразвития, макроэволюции, мегэволюции, кладогенеза и анагенеза) широко дискутируется в зарубежной литературе. Московский государственный университет отмечает столетие со дня рождения А. Н. Северцова выпуском книги «Учение А. Н. Северцова о проблеме прогресса и регресса в эволюции и его значение в современной биологии».

В эту книгу включены новое третье издание книги А. Н. Северцова «Главные направления эволюционного процесса», не вошедшее в посмертное издание собрания сочинений А. Н. Северцова (Изд-во АН СССР, М., 1945—1949), и статьи, освещающие современное состояние рассматриваемой проблемы.

Б. С. Матвеев. Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии.

Н. П. Наумов. А. Н. Северцов и современные представления о биологическом прогрессе.

Б. С. Матвеев. Обзор новых данных о происхождении и путях эволюции позвоночных животных.

## ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Задачу изучения морфологических закономерностей эволюции я поставил перед собой уже давно, еще с 1908 г. При этом передо мной стал прежде всего вопрос о том, как, т. е. каким методом, можно изучать эти закономерности. Вдумываясь в эту задачу, я пришел к выводу, что для изучения законов эволюции надо прежде всего хорошо узнать ход этой эволюции, т. е. на основании своих и чужих палеонтологических, сравнительноанатомических и эмбриологических исследований восстановить филогенез возможно большего числа органов у представителей какого-нибудь типа животных и затем путем сравнения попытаться воссоздать общие для всех правила эволюционного изменения, т. е. воссоздать эмпирические законы эволюции. При своих исследованиях я и пошел именно таким путем. Объектом непосредственного изучения я взял проблему происхождения и эволюции низших позвоночных животных; ввиду трудности и сложности этого вопроса мне и моим ученикам для решения его пришлось выполнить длинный ряд новых специальных сравнительноанатомических и сравнительноэмбриологических исследований; таким образом, нам удалось изучить ход эволюции низших позвоночных животных и, пользуясь этим материалом, прийти к некоторым общим заключениям относительно закономерностей эволюционного процесса. Эти выводы, мне кажется, могут быть интересны не только для специалистов-зоологов, но и для просто образованного человека, интересующегося общими вопросами эволюции.

В первую очередь нам пришлось приняться за проверку биогенетического закона Мюллера и Геккеля, и на основании этой проверки мы пришли к так называемой теории филэмбриогенеза. Основная мысль этой теории заключается в том, что эволюционный процесс совершается не путем накопления изменений признаков взрослых животных, как думали Дарвин и Геккель, но путем изменения хода процесса онтогенеза, т. е. путем суммирования изменений, появляющихся у зародышей или личинок изменяющихся форм. В своем основном виде эта теория была впервые опубликована в 1912 г. («Этюды по теории эволюции»), затем она

была значительно переработана и дополнена специальными работами в 1927 г. и наконец в своем окончательном виде изложена в 1931 г., как один из отделов книги: «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution». В настоящей книжке о ней нет речи. Здесь вопрос идет только об общих и частных изменениях направлений эволюционного процесса и о причинах изменения этих направлений. Мысль разработать этот вопрос, никем из зоологов до сих пор в литературе не затронутый, у меня появилась еще в самом начале 20-х годов, и результаты этой работы были опубликованы в 1925 г. в виде небольшой книжки под заглавием: «Главные направления эволюционного процесса (прогресс, регресс и адаптация)». Уже тогда мне стало ясно, что в природе существует общее направление биологического прогресса, или победы в борьбе за существование (противоположное поражению в этой борьбе или вымиранию), совершающееся путем различных приспособительных изменений эволюирующих форм. Можно установить при этом несколько частных направлений эволюции; тогда я считал, что существуют три главных направления: ароморфоз, адаптация и общая дегенерация, причем более подробно разобрал новое направление ароморфоза. В 1931 г. часть этой книжки, значительно переработанная, вошла в качестве отдельной главы в упомянутую книгу «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution»; при этом было установлено четвертое направление эволюции, ведущее к биологическому прогрессу, а именно направление эмбриональных изменений, или ценогенезов.

Ныне предлагаемая вниманию читателей книга является вторым изданием «Главных направлений эволюционного процесса». Настоящее второе издание в основе своей представляет собой повторение издания 1925 г., однако в значительной степени расширенное и дополненное материалом, взятым из упомянутой главы «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution». При этом особенное внимание было обращено на новые по сравнению с первым изданием отделы, трактующие об идиоадаптивном направлении биологически прогрессивной эволюции, а также об эволюции, идущей путем ценогенеза и общей деградации. Кроме того второе издание снабжено рисунками, отсутствующими в первом.

Расположение материала осталось таким же, каким было в первом издании. Первая глава содержит введение и постановку вопроса, вторая посвящена эволюции низших позвоночных. Ввиду того что вопрос этот не составляет главного предмета настоящей книжки, а служит только материалом для выводов более общего характера, глава эта написана весьма сжато: я прошу помнить, что доказательства отдельных положений чисто филогенетического характера (поскольку дело идет об отличиях между моими результатами и общепринятыми воззрениями на этот предмет) находятся в моих специальных исследованиях. С другой стороны, глава эта, как носящая специальный характер и представляющая интерес главным образом для морфологов-филогенетиков, может быть сво-

бодно опущена читателем, не интересующимся филогенезом низших позвоночных. Но так как вся эволюционная морфология, изложением части которой является настоящая книга, построена именно на филогенетических исследованиях, то я не нахожу возможным отказаться от изложения фактов, приведенных в этой главе, ибо они именно представляют собой тот материал, на котором зиждятся все последующие выводы. Мы постарались сделать эту главу более доступной для читателя-неспециалиста, снабдив ее большим количеством рисунков, отсутствующих в первом издании «Главных направлений эволюционного процесса». В третьей главе я разбираю пути, посредством которых достигается биологический прогресс, т. е. победа в борьбе за существование, и устанавливаю основные направления эволюционного процесса. В четвертой главе я пытаюсь показать, что эволюция главных типов животного царства шла именно по этим путям. Наконец последняя глава посвящена очень короткому и неполному обзору причин, определяющих то или иное направление эволюционного процесса.

Я вполне сознаю, что некоторые из высказанных мной положений в настоящем своем виде являются недостаточно обоснованными, так как здесь я, конечно, не могу привести всего того фактического материала, который привел меня самого к признанию их правильности: поэтому я прошу смотреть на эту книжку скорее как на попытку не столько разрешить поставленные мной перед собой задачи в окончательной форме, сколько привлечь к ним внимание лиц, интересующихся проблемами эволюции.

А. Н. Северцов

*Июль 1934 г.*

## І. ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время интерес исследователей и у нас и на Западе снова обратился к общим закономерностям эволюционного процесса, т. е. к вопросам прогресса и регресса, монофилии и полифилии, конвергенции, дивергенции, параллелизма, автономической эволюции и эктогенеза и т. д. По всем этим вопросам появился ряд новых исследований, и различия во взглядах авторов обсуждаются весьма оживленно. В настоящей книге я намерен коснуться на основании имеющихся в моем распоряжении данных некоторых из этих вопросов; но прежде чем перейти к ним по существу, мне хотелось бы установить ту точку зрения, с которой, как мне кажется, их обсуждение является правильным и плодотворным.

Если мы пристально вдумаемся в сущность этих проблем, мы несомненно увидим, что все они касаются закономерностей процесса эволюции как такового, т. е. прежде всего тех реальных изменений организации и функции животных, которые произошли в течение предшествующих геологических эпох; другими словами, все эти вопросы являются по существу вопросами филогенетического характера и необходимой предпосылкой для их решения является изучение конкретного исторического процесса эволюции или, иначе говоря, филогенеза. Это положение представляется на первый взгляд настолько очевидным, что казалось бы совершенно излишне останавливаться на нем. В действительности же однако дело обстоит совершенно не так. Чтобы пояснить нашу мысль, посмотрим, например, как решается в современной литературе многотрудный и сложный вопрос о монофилетическом и полифилетическом происхождении животного мира.

Казалось бы, например, что вопрос о том, произошли ли крупные группы животных и растений от одного жорня или от многих

корней, т. е. происходила ли их эволюция монофилетически или полифилетически, естественно должен был быть разрешаем на основании конкретного филогенетического исследования. Исследователь, базируясь на всем имеющемся в его распоряжении материале: палеонтологическом, сравнительноанатомическом и эмбриологическом, должен прежде всего попытаться восстановить возможно детальнее эволюцию всех членов данной группы; затем, исходя из этого исторического исследования, попытаться получить ответ на вопрос о том, произошли ли все семейства данного отряда от одного семейства, жившего в предшествующую геологическую эпоху; все роды этого исходного семейства от одного рода, жившего раньше, и наконец все виды этого рода от одного анцестрального вида, или нет. Если подобное исследование приведет его к утвердительному ответу на эти вопросы и если такой же ответ будет получен для многих крупных систематических групп (отрядов, классов и т. д.), то решение склонится в пользу монофилетической гипотезы. Если же исследователь увидит, что корни животного мира по мере углубления в прошлое остаются раздельными в той мере как и теперь, то получит подтверждение полифилетическая гипотеза.

Мы видим, однако, что авторы, берущиеся за разрешение наметченных нами филогенетических вопросов, весьма часто идут по совершенно другому пути, обходя вообще филогенетическое исследование. Так, учение о полифилетическом происхождении растений и животных в его крайней форме выставлено и защищается ботаником Лотси на основании данных теории наследственности и изучения вопроса о скрещивании. С другой стороны, приверженцами этого учения являются нередко зоологи-систематики, никогда филогенетическими исследованиями не занимавшиеся. Не отрицая интереса соображений, выдвигаемых и систематиками и теоретиками наследственности, едва ли можно сомневаться в том, что закономерности филогенетического процесса могут быть выяснены главным образом на основании обширного и систематического филогенетического исследования.

Ввиду всего сказанного в настоящей книге я прежде всего даю (в первой главе) в чрезвычайно сжатой форме фактический материал результатов тех исследований относительно происхождения и эволюции низших позвоночных, которые послужили мне базой для построения теории о направлениях эволюционного процесса. Во избежание недоразумений отмечу прежде всего то значение, которое можно в настоящее время придавать тем гипотетическим

промежуточным формам, которые мне пришлось вставить между известными нам группами предков современных и вымерших позвоночных. Наши выводы относительно строения этих гипотетических общих предков получены главным образом сравнительно анатомическим и особенно сравнительно эмбриологическим методом исследования при постоянном учете результатов, добытых палеонтологическим исследованием, иначе говоря, в своей работе мы руководствовались методом тройного параллелизма, основы которого были в свое время выработаны еще Геккелем. Причиной того, что при исследовании хода эволюционного процесса я пользовался предпочтительно методом сравнительно анатомического и эмбриологического исследования, было не только то, что здесь лежит область моих личных специальных исследований, но и то, что при этом методе работы я мог реконструировать строение очень многих функционально связанных друг с другом органов (мозга, нервов, мускулов, скелета, органов дыхания и кровообращения и т. д.), т. е., иначе говоря, восстановить эволюцию не только органов, но и их функций и притом гораздо полнее, чем это возможно палеонтологам. Это очень важно ввиду неразработанности эволюционной физиологии: при изучении эволюции животных мы постоянно имеем дело с эволюцией приспособлений органов, т. е. с эволюцией их активных, а отчасти и пассивных функций в соответствии с изменениями внешней среды, т. е. в конце концов с процессом физиологическим. Конечно, это не настоящая физиология, но все-таки нам гораздо легче представить себе, например, функцию органа движения, зная изменение строения его нервов, мускулов, костей и т. д., чем мы могли бы это сделать при чисто палеонтологическом изучении изменения одних костей скелета конечности.

Надо сказать, что до последнего времени среди зоологов экспериментального направления, а отчасти и среди чистых систематиков было распространено мнение, что филогенетический метод недостаточно точен и что результаты, полученные этим путем, недостаточно достоверны. В значительной степени этот взгляд зависит от незнания исследователей, не стоящих близко к работе сравнительных анатомов и эмбриологов, с результатами, полученными в этих областях за последние 30 лет, т. е. с той поистине громадной работой филогенетического исследования, которая произведена за этот период времени. От этого зависит и тот странный факт, что в настоящее время приходится читать полемические статьи, на-

правленные против Геккеля и его современников, т. е. против первых попыток филогенетического построения, уже давно превзойденных морфологической наукой.

По отношению к вопросу об эволюции низших позвоночных животных мы на основании громадного количества сравнительноанатомических и эмбриологических исследований можем восстановить строение целого ряда органов их близких и более отдаленных предков; напомним известные всякому морфологу результаты исследования кожного скелета и зубов, теорию метамерного строения головы, теорию происхождения парных и непарных плавников, позвоночника и т. д. В своих работах я сделал попытку сделать сводку своих и чужих исследований, сопоставить всюду, где это возможно, результаты сравнительноморфологических работ с данными палеонтологии, и на основании этого материала реконструировать строение непосредственных и более отдаленных предков крупных групп низших позвоночных, т. е. круглоротых, рыб с хрящевым и костным скелетом и т. д. (Cyclostomata, Chondrichthyes и Osteichthyes). При этом оказалось, что мы во многих случаях можем дать довольно подробную характеристику этих анцестральных форм. Формы эти гипотетичны в том смысле, что мы в большинстве случаев не знаем их палеонтологически и что наши характеристики их строения неполны, но мы с полной уверенностью можем сказать, что описываемые нами признаки действительно существовали у предков данных групп и во многих случаях можем установить последовательность их появления; в этих отношениях наши результаты помимо возможных ошибок наблюдения и выводов вполне реальны и не менее конкретны, чем данные палеонтологического исследования.

---

## II. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Приступая к изложению вопроса о происхождении позвоночных, отмечу прежде всего, что здесь я не буду разбирать происхождения хордовых животных вообще, так как мои исследования не дают мне материала для обсуждения этого трудного и сложного вопроса.

1. Мы с весьма большой вероятностью можем сказать, что ланцетник (*Branchiostomatidae*) и черепные позвоночные произошли от общего корня, т. е. от какой-то непосредственно нам неизвестной формы хордовых животных (*Ascrania primitiva*), которую на основании детального сравнения истории развития ланцетника, круглоротых и низших рыб мы можем охарактеризовать следующим образом: *Ascrania primitiva*, гипотетические предки ланцетника и черепных позвоночных, вероятное строение которых изображено нами на схематическом рис. 1, были двусторонне симметричными хордовыми животными, у которых сегменты мускулатуры (миотомы) доходили до самого переднего конца тела. Под центральной нервной системой, в это время представленной лишь трубкой (рис. 1, *nc.*), лежала спинная струна (*ch.*), которая, вероятно, не доходила до самого переднего конца тела, но в остальном имела такое же положение и строение, как хорда ланцетника. На переднем отделе нервной трубки уже, по-видимому, существовали два мозговых желудочка, нанесенных на нашей схеме пунктиром (рис. 1, *cr.*). По-видимому, у них появились уже и первые зачатки органов чувств; так, кожными органами чувств были чувствующие клетки эпидермиса, в передней же части головы эти клетки функционировали как органы обоняния; внутри переднего отдела нервной трубки имелись светочувствительные пигментированные клетки, так называемые глаза Гессе, из которых у потомков бесчерепных позвоночных развились типичные клетки сетчатки.

Передний отдел пищеварительного тракта функционировал как глоточная и бранхиальная полость (рис. 1, *br. 1—br. 17*), а задний его отдел, собственно кишечник (рис. 1, *int.*), служил для пищеварения и доходил до анального отверстия (рис. 1, *an.*). Рот (*m.*)

был окружен скелетным околоротовым кольцом со щупальцами (*cirri* — *crr.*). Жабры первичных бесчерепных позвоночных напоминали собой жабры ланцетника, но число жаберных щелей (*br.*) было значительно меньше, чем у ланцетника, т. е. число их, вероятно, не превышало 20<sup>1</sup>. Атриальной полости, о которой речь будет ниже, столь характерной для ланцетника, не было вовсе, и

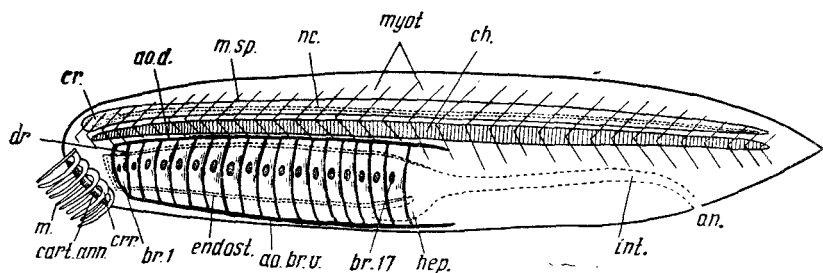


Рис. 1. Схема вероятного строения первичных бесчерепных — (*Acrania primitiva*), т. е. гипотетических предков современных бесчерепных (*Branchiostomatidae*) и черепных позвоночных; круглоротых *Ostracoderm*; и рыб: *an.* — анальное отверстие; *br. 1* — *br. 17* — жаберные щели, 1—17 (число жаберных щелей дано лишь приблизительно); *cr.* — зачатки мозговых желудочков; *ch.* — спинная струна; *crr.* — околоротовые щупальцы; *dr.* — дорзальные реснитчатые бороздки; *endost.* — эндостиль; *hep.* — печеночный мешок; *int.* — кишечный тракт; *m.* — ротовое отверстие; *myot.* — мускульные сегменты (миотомы); *nc.* — нервная трубка. На эту схему не нанесены жаберные дуги, которые вероятно уже существовали; не изображены также в нервной трубке и глаза Гессе (из А. Н. Северцова)

жабры открывались непосредственно наружу. Скелет *Acrania primitiva* состоял из хорды, околоротового кольца (рис. 1, *crr.*), снабженного щупальцами, и из некоторого числа нерасчлененных жаберных дуг<sup>2</sup>, лежащих между жаберными щелями. Их кровеносная система была построена по типу кровеносной системы ланцетника, а сердце еще не было развито совсем.

Эти гипотетические предки черепных позвоночных, вероятно, представляли собой маленьких, свободно живущих, прозрачных наподобие ланцетника животных, ведущих скорее бентонный образ жизни, т. е. постоянно плавающих поблизости от дна. Питание их было, как и у ланцетника, вероятно, пассивно, т. е. они питались органическими пищевыми частицами, приносимыми с током воды, шедшим через ротовое отверстие (рис. 1, *m.*) в жаберную полость; здесь эти частицы склеивались слизью, выделяемой клетками мерцательных бороздок (рис. 1, *dr.*) и эндостилия (рис. 1, *endost.*), и направлялись в кишечный канал, а вода служила для дыхания, т. е. смывала стенки жаберных щелей и выходила наружу.

<sup>1</sup> У ланцетника имеется около 90 жаберных щелей на каждой стороне тела.

<sup>2</sup> Не представлены на схематизированном рис. 1.

2. От этих примитивных бесчерепных позвоночных (*Asrapia primitiva*) ответвились в одну сторону предки ныне живущего ланцетника (*Branchiostomatidae*), а в другую — предки всех черепных позвоночных (*Protocrania*). *Branchiostomatidae* пошли в своем развитии по пути специализации, т. е. приспособились к совершенно особому, подземно-подводному образу жизни — они жили на дне моря, зарывшись более или менее глубоко в песок, — позволившие-

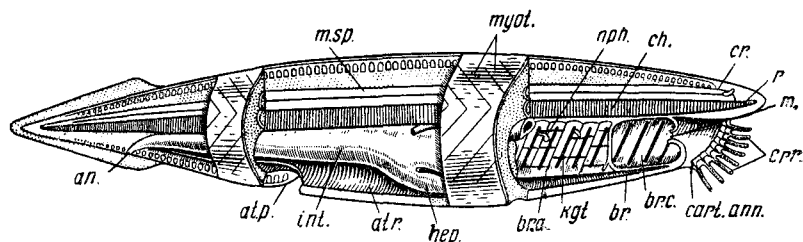


Рис. 2. Схематическое изображение ланцетника (*Amphioxus*): *an.* — анальное отверстие; *atr.* — атриальная полость; *br.* — жаберные щели; *br. a.* — жаберные дуги; *cart. ann.* — околоротовое кольцо; *cr.* — мозг; *ch.* — спинная струна; *crr.* — околоротовые щупальцы; *hep.* — печеночный мешок; *int.* — кишечный тракт; *kgt.* — жаберная решетка; *m.* — ротовое отверстие; *m. sp.* — спинной мозг; *myot.* — мускульные сегменты (миотомы); *nph.* — сегментально расположенные выделительные каналы; *r.* — *rostrum* или рыло. Число жаберных щелей и жаберных дуг на этой схеме значительно уменьшено (из Т. Паркера)

му им сохранить вплоть до наших дней свои примитивные признаки в почти неизменившемся состоянии. Мак Брайд предположил, что предки бесчерепных позвоночных, ведущих нектонный образ жизни, т. е. плавающих в глубине моря, постепенно перешли к бентонному, т. е. чисто донному образу жизни. При этом они приобрели привычку наподобие современных нам камбаловых рыб лежать на дне, прижавшись к нему одной стороной тела, вследствие чего рот их и жаберные щели сместились на ту сторону тела, которая была обращена кверху<sup>1</sup>; следы этого асимметричного строения сохранились и теперь у личинок ланцетника. Впоследствии *Branchiostomatidae* перешли от бентонного к подземному, или вернее к поддонному образу жизни, и стали зарываться, как и ныне живущий ланцетник, в рыхлый морской песок.

Это вызвало образование целого ряда новых изменений в строении этих животных: из асимметричных они вновь становятся симметричными (см. рис. 2, схематически изображающий строение ланцетника). Передний конец хорды (рис. 2, *ch.*) у них сильно вырос в длину и образует опорный орган для рыла (рис. 2, *r*), при помощи которого животные зарываются в песок. Так как при этом зарывании жабры и особенно жаберные реснички всегда должны были повреждаться, то у предков ланцетника постепенно развился

<sup>1</sup> Эта поправка гипотезы Мак Брайда сделана А. Нэфом.

защищающий эти органы аппарат, а именно атриальная полость (рис. 2, *atr.*), образовавшаяся срастанием двух боковых складок, выросших из стенок тела. Вместе с тем, так как дыхание у зарывавшихся в песок животных оказывалось затрудненным, у них в виде компенсации сильно увеличилось число жаберных щелей (рис. 2, *br.*), которое у ланцетника достигает до 90 пар, и образовалась жаберная решетка (рис. 2, *kgf.*).

Таким образом, Branchiostomatidae перешли в такую среду и в такие условия жизни, в которых они оказались в значительной степени защищенными от врагов и опасностей. Среда эта оказалась к тому же и мало варьирующей и вследствие этого однажды специализировавшиеся формы уже не имели биологических причин для дальнейших изменений: они оставались как бы в стороне от борьбы за существование. Поэтому мы и находим у них наряду с только что указанными приспособительными признаками еще и ряд примитивных признаков, характерных для их предков, т. е. для *Ascania primitiva* (хорда, сегментация, примитивная нервная система и т. д.).

3. Другая ветвь потомков *Ascania primitiva*, которых мы можем обозначить как первичных черепных позвоночных, *Protocraniata*, пошла по пути прогрессивной эволюции. На основании детального анатомического и эмбриологического сравнения наиболее примитивных из ныне живущих черепных позвоночных, т. е. круглоротых и эласмобранхий, с близкими к этой группе и давно вымершими *Osteostraci*, мы можем восстановить строение тела общих предков первичных позвоночных животных, наших гипотетических протокраниат, в следующем виде (реконструкция этого строения дана на схематическом рис. 3).

Протокраниаты были, по всей вероятности, голыми животными, т. е. кожа их не была покрыта чешуями. В их скелете по сравнению со скелетом первичных бесчерепных произошли следующие изменения: около везикулярной хорды (рис. 3, *ch.*) у них, по-видимому, уже развились верхние дуги позвоночника диплоспондильного типа<sup>1</sup> (рис. 3, *a. vrt.*), а на переднем конце тела, вероятно, из скелетных образований метамерного происхождения, уже образовался зачаточный осевой череп. Этот череп был построен чрезвычайно примитивно, и головной мозг обхватывался им снизу и сбоку; череп состоял из парахордалий (рис. 3, *pch.*)<sup>2</sup> и, возможно, также и из трабекул (рис. 3, *tr. cr.*)<sup>3</sup>, которые, однако, к черепу еще не приросли. Слуховые капсулы (рис. 3, *c. and.*) уже существовали и

<sup>1</sup> Две хрящевые дуги позвоночника на каждый мускульный сегмент.

<sup>2</sup> Парахордалиями, как известно, в сравнительной анатомии называют парные хрящи метамерного происхождения, лежащие по бокам переднего конца спинной струны (хорды); они образуют дно, боковые стенки и отчасти крышку заднего отдела черепа.

<sup>3</sup> Трабекулами, как известно, называются длинные парные хрящи, лежащие впереди от переднего конца хорды, по бокам гипофиза, т. е. нижней мозговой железы. Из трабекул образуется дно и отчасти боковые стенки передней (прехордальной) части черепа.

были сращены с парахордалиями; наоборот, слабо развитые носовые капсулы (рис. 3, *c. nas.*) еще не срослись с осевым черепом (А. Н. Северцов, 1916, 1917). Между жаберными щелями, которых было по всей вероятности не меньше 17 (рис. 3, *pb*, 1—*br*. 13)<sup>1</sup>,

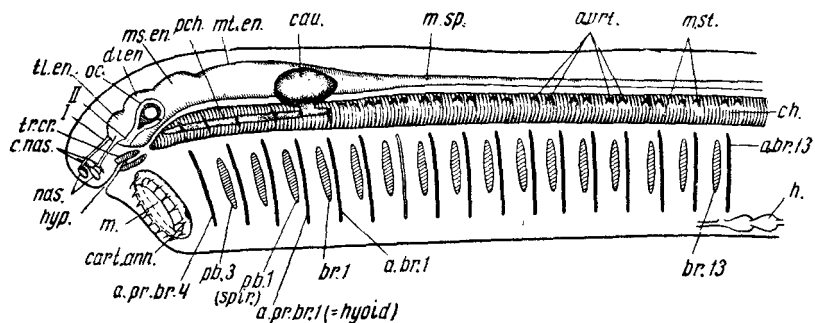


Рис. 3. Схематическое изображение скелета, центральной нервной системы и органов высших чувств гипотетических протокраниат: *a. br. 1*—*a. br. 13*—жаберные дуги, 1—13; *a. pr. br. 1*—*a. pr. br. 4*—пребранхиальные дуги, 1—4; *a. vrt.*—диплоспондильные верхние дуги позвоночника; *br. 1*—*br. 13*—жаберные щели, 1—13 (число жаберных щелей дано лишь приблизительно) *cart. ann.*—околоротовое кольцо; *c. au.*—хрящевая слуховая капсула; *ch.*—спинная струна; *c. nas.*—парные носовые капсулы; *dien.*—промежуточный мозг; *h.*—сердце; *hyp.*—гипофиз в виде трубчатой еще открывающейся наружу железы; *m.*—рот; *ms. en.*—средний мозг; *mt. en.*—продолговатый мозг; *m. sp.*—спинной мозг; *nas.*—носовые ямки; *oc.*—парные глаза; *pb. 1* (*spir.*)—*pb. 3*—преджаберные щели 1—3; *pch.*—парахордалии черепа; *tr. cr.*—парные трабекулы, еще не сросшиеся с парахордалиями; *I*—п. olfactorius, *II*—п. opticus. Настоящая схема построена на основании детального изучения строения и истории развития ланцетника, круглоротых (миноги) и низших рыб (селажий и хрящевых ганоидов). Отметим еще раз основные признаки строения общих предков всех позвоночных животных. 1. Дифференциация главных отделов головного мозга и образование органов высших чувств (вероятно, были развиты также функционирующие пинеальные органы, не изображенные на нашей схеме). 2. Отсутствие сращения трабекул с парахордалиями, т. е. отсутствие сплошного дна черепа. 3. Образование диплоспондильных верхних дуг позвоночника. 4. Присутствие околоротового кольца со щупальцами. 5. У протокраниат ряд брахиомеров, т. е. ряд жаберных щелей, жаберных дуг и т. д., начинался непосредственно позади рта и эти органы также и в передней части головы функционируют еще в качестве органов дыхания (как жабры). 6. Вероятное образование мешковидного сердца (из А. Н. Северцова, 1917)

<sup>1</sup> Передняя функционирующая жаберная щель (первая жаберная щель, рис. 1, *br. 1*) у современных черепных позвоночных лежит под ухом и иннервируется языкоглоточным нервом: впереди от нее у низших рыб лежит рудиментарная щель так называемое дыхальце, рис. 3, *pb. 1* (*spir.*), иннервируемое личным нервом; впереди от нее у эмбрионов лежат еще две рудиментарные преджаберные щели: *pb. 2* (на схеме без обозначения) и *pb. 3*. Всего нами найдено по меньшей мере три преджаберные щели с соответствующими дугами и мускулатурой. Таким образом, мы имеем полное основание принять, что у вымерших предков позвоночных, т. е. у наших гипотетических протокраниат, преджаберный аппарат был развит и функционировал, как это показывает наша

первичных черепных позвоночных лежали нерасчлененные хрящевые жаберные дуги (рис. 3, *a. pr. br.* 4—*a. br.* 13). Жаберный аппарат доходил до самого переднего конца тела, т. е. до ротового отверстия (*m.*), которое поддерживалось околоротовым кольцом (*cart. ann.*). Примитивному строению скелета тела соответствовало столь же примитивное состояние мускулатуры. Что касается органов чувств, то у протокраниат из участка мозга, в котором у их предков, т. е. первичных бесчерепных, были расположены зрительные клетки (глаза Гессе), развились настоящие, подвижные парные глаза (рис. 3, *oc.*) с инвертированной ретиной и хрусталиком, т. е. глаза, способные к образному зрению, а также типичные глазные мускулы, двигавшие глазное яблоко, и их нервы. Из эктодермы образовались слуховые пузырьки и органы обоняния, которые имели вид парных обонятельных ямок (рис. 3, *nas.*), расположенных на переднем конце рыла. Кроме того в голове и в туловище были развиты чувствующие почки органов боковой линии.

Развитие органов высших чувств, которое в значительной степени расширило область восприятия этих гипотетических форм, повлекло за собой прогрессивное развитие переднего отдела центральной нервной системы, превратившегося в головной мозг типа позвоночных. Этот мозг состоял из непарного переднего мозга (*telencephalon*, рис. 3, *tl. en*) с ориментами<sup>1</sup> парных полушарий, из промежуточного мозга (*diencephalon*, рис. 3, *dien.*), из среднего мозга (*mesencephalon*, рис. 3, *ms. en.*) и из продолговатого мозга (*metencephalon*, рис. 3, *mt. en.*). Спинномозговые нервы протокраниат были еще очень примитивны. Очень вероятно, что сегментация жаберных нервов соответствовала сегментации жаберных щелей и жаберных мускулов и что нервы органов боковых линий были уже вполне развиты.

Весьма важными прогрессивными изменениями, происшедшими при эволюции протокраниат, было развитие двухкамерного мешковидного сердца (рис. 3, *h.*) и главных кровеносных сосудов типа позвоночных, а также массивной печени, построенной по типу трубчатых желез; первое повысило энергию кровообращения и, следовательно, общую энергию жизнедеятельности этих животных, второе сделало то же в отношении процесса питания.

В глоточной полости протокраниат находился эндостиль, т. е. выстланная реснитчатым эпителием с группами железистых клеток брюшная борозда, а также дорзальные реснитчатые борозды. Это обстоятельство, точно так же как и особенности строения околоротового кольца и положение передних жаберных щелей, приводит нас к выводу, что питание протокраниат подобно питанию вымерших бесчерепных позвоночных и ны-

схема на рис. 3. Я нашел эти преджаберные щели в 1916 г., исследуя историю развития миног; в 1927 г. известный шведский палеонтолог Э. Стеншио нашел эти преджаберные щели и соответствующие им нервы у девонских *Osteostraci*.

<sup>1</sup> «Ориментами» в противоположность «рудиментам» называют зачатки эволюирующих органов. Термин этот введен в науку О. Абелем.

не живущих ланцетника и пескоройки, происходило пассивным путем. Несомненное же присутствие массивной печени наводит нас на мысль, что питание этих гипотетических форм было обильным: можно думать, что присутствие у них органов высших чувств (глаза и обонятельные ямки) позволяло им отыскивать такие места, где находилась более обильная пища.

Таким образом, мы видим, что сравнительное морфологическое исследование действительно позволяет нам восстановить довольно значительное количество признаков этих гипотетических форм, точно так же как оно дает нам возможность реконструировать и некоторые черты их образа жизни. Необходимо лишь отметить, что здесь я даю только самую краткую характеристику этих животных: в сущности она может быть дана с гораздо большими подробностями.

4. От только что охарактеризованных нами протокраниат произошли две крупные группы потомков, прогрессивно развившихся в дивергентных направлениях (см. родословное древо на схеме рис. 25): одна, развитие которой привело в конечном итоге к образованию современных миног и миксин, — ее мы обозначаем именем *Entobranchiata*<sup>1</sup>, и другая, — современными потомками которой являются низшие рыбы, — обозначаемая именем *Ectobranchiata*. Остановимся сначала на эволюции энтобранхиат — предков всех круглоротых и их сородичей.

К группе энтобранхиат относятся все ныне живущие *Cyclostomata* (миноги и миксины), а также все вымершие девонские *Osteostraci* и родственные им формы. Самым крупным изменением, происшедшим в эволюции гипотетических энтобранхиат, было изменение их органов дыхания: у них кнутри от хрящевых жаберных дужек развились крупные энтодермические жаберные мешки (см. схематическую реконструкцию энтобранхиат на рис. 4, *br. 1—br. 11, pl. 1—ph. 3*); мешки эти внутри были выстланы складками кожи (энтодермическими жаберными лепестками — *entobranchiae*, рис. 4, *br. 1*), вследствие чего дыхательная поверхность у этих форм в значительной степени увеличилась, а функция дыхания повысилась. Ряд жаберных мешков доходил, как и у протокраниат, до самого рта (рис. 4, *m., ph. 3*), и число их вероятно было то же, что и у протокраниат. В связи с развитием жаберных мешков изменилось и строение жаберного скелета этих гипотетических форм: между концами жаберных дуг, а также над и под наружными жаберными отверстиями развились продольные хрящевые перемычки, или комиссуры (рис. 4, *c. sch., c. ept., c. hpt., c. v.*), и таким образом образовалась довольно сложно построенная жаберная решетка типа круглоротых или циклостом. Строение висцерального скелета в передней части головы у личинок круглоротых и у взрослых ми-

---

<sup>1</sup> У *Entobranchiata* внутренние жабы развились из энтодермической стенки глотки, у *Ectobranchiata* наружные жабы развились из эктодермы.

ног указывает нам на то, что у предков круглоротых жаберная решетка находилась также и в голове, где она доходила до самого рта, а эмбриологическое исследование говорит нам, что в передней части головы находились и функционирующие жаберные мешки. И то и другое наводит нас на мысль, что у энтобранхиат часть кишечника, лежащая непосредственно позади рта, функционировала еще как глоточная полость, служа в то же время и для целей ды-

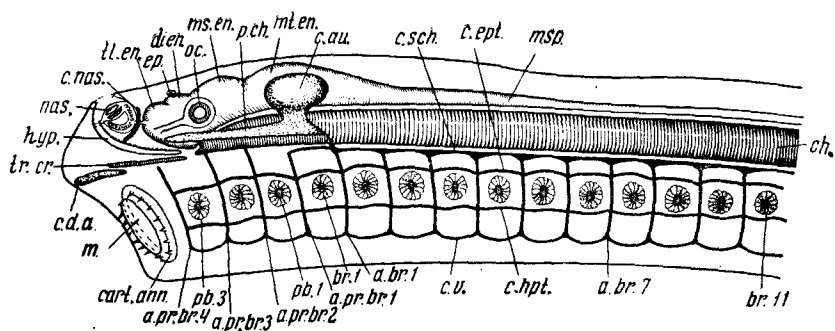


Рис. 4. Гипотетические энтобранхиаты (Entobanchiata), схематическое изображение передней части тела с жаберной решеткой и энтодермальными жаберными мешками: *a. br. 1* — *a. br. 7* — жаберные дуги, 11—7 и следующие; *a. pr. br. 1* — *a. pr. br. 4* — преджаберные (предбранхиальные) дуги, 1—4 *br. 1* — *br. 11* — жаберные щели и жаберные мешки, 1—11; *cart. ann.* — хрящевое околоротовое кольцо; *c. au.* — слуховая капсула; *ch.* — спинная струна; *c. d. a.* — *cartilago dorsalis anterior* — эпитрематическая комиссура жаберной решетки; *c. hpt.* — гипотрематическая комиссура жаберной решетки; *c. sph.* — субхордальная комиссура жаберной решетки; *c. v.* — вентральная комиссура жаберной решетки; *c. nas.* — носовая капсула; *dien.* — промежуточный мозг; *ep.* — эпифиз с парабранхиальными или пинеальными глазами; *hyp.* — гипофиз; *ms. en.* — средний мозг; *mt. en.* — продолговатый мозг; *m. sp.* — спинной мозг; *m.* — рот; *nas.* — носовые ямки; *oc.* — глаз; *pb. 1* — *pb. 3* — предбранхиальные жаберные щели и жаберные мешки; 1—3; *pch.* — *parachordalia*; *tl. en.* — передний мозг; *tr. cr.* — *trabeculae cranii* (из А. Н. Северцова)

хания; отсюда мы можем заключить, что питание энтобранхиат на этой стадии эволюции по всей вероятности было еще пассивное.

Что касается осевого черепа (рис. 4, *pch.*) и слуховых капсул (рис. 4, *c. an.*), то по всей вероятности они еще были такими же, как и у протокраниат. То же можно сказать и относительно их центральной и периферической нервной системы. Ухо энтобранхиат было уже, по-видимому, построено по типу уха миксин, т. е. в нем уже имелось два полукружных канала, парные глаза были вполне развиты, причем весьма вероятно, что теменные парабранхиальные глаза также еще функционировали.

Самые значительные, однако, изменения произошли в носовой и гипофизарной области. Здесь колоссально разросся лежавший позади гипофиза отдел неба, из которого образовалась так называемая «верхняя губа» круглоротых и который можно обозначить

как вторичный преназальный отдел головы этих животных. Благодаря этим изменениям у предков круглоротых образовалась особая существующая и ныне у круглоротых назогипофизарная полость, в которую у них открывались обе обонятельные ямки и канал гипофиза и которая в свою очередь открывается наружу непарным отверстием. Это назогипофизарное отверстие циклостом было названо (ошибочно) Геккелем, а за ним и всеми его последователями «непарной ноздрей» циклостом и по этому ложному признаку был даже установлен целый класс *Monorhina*.

5. От описанных нами энтобранхиат произошли по меньшей мере две линии потомков, а именно первичные круглоротые (*Protocyclostomata*) и щитковые (*Ostracodermi*) с их ближайшими сородичами. Рассмотрим каждую из этих линий в отдельности.

Весьма вероятно, что главным изменением, имевшем место при переходе энтобранхиат в протоциклостомы, было изменение их ротового аппарата, который из органа, приспособленного к пассивному принятию пищи, попадающей к ним в рот с током воды, служащей для дыхания, превратился в орган активного питания — в сосущий рот, снабженный крепкими и острыми роговыми зубами, процарапывающими кожу добычи. Этот новый способ питания оказался в известном смысле специализированным, так как гипотетические протоциклостомы, по-видимому, могли питаться лишь кровью других животных, таких, у которых кожа была настолько слаба, что они могли легко прогрызать ее зубами. Совершенно ясно, что пища их при этом оказалась несравненно более питательной, нежели та, которой питались их предки — энтобранхиаты при своем пассивном способе питания. Это чрезвычайно важное биологическое изменение произошло следующим образом: окологотовое кольцо энтобранхиат у протоциклостом сохранилось, но сделалось массивнее (рис. 5, *cart. ann.*) и стало опорой для края сосущего рта; позади же него из изменивших свою функцию и соответственно этому видоизменившихся элементов передней (т. е. лежащей впереди от уха) части жаберной решетки энтобранхиат развились парные и непарные хрящи (рис. 5, *c. d. a. c. d. p., a. pr. br. 4, a. pr. br. 3* и т. д.) сложного скелета сосущего рта. Кроме того у протоциклостом усилилась жаберная мускулатура, превратившись в мускулатуру ротового скелета, и развились роговые зубы, напоминающие эпидермические зубы современных миног и миксин; можно думать, что именно появление этих зубов и явилось стимулом для перехода этих форм от пассивного питания к активному.

У протоциклостом все пребранхиальные жаберные мешки редуцировались, а соответствующие им щели закрылись, но число функционирующих жаберных мешков (рис. 5, *br. 1—br. 7* и сл.) все еще оставалось довольно значительным (вероятно, около 17). Позади рта лежала жаберная решетка, состоящая из многочисленных жаберных дужек (рис. 5, *a. pr. br. 2—a. br. 1—a. br. 7* и сл.), соединенных между собой многочисленными продольными перемычками (рис. 5, *c. sch., c. ept., c. hpt.*). В передней части головы была раз-

вита назогипофизарная полость, в которую, как мы это уже упомянули, открывался как гипофиз, так и обе носовые ямки. Остальные органы были построены приблизительно так же, как и у энтобранхиат, т. е. были более примитивны, чем соответствующие им органы у миксин и миног. От этих гипотетических, по всей вероятности нектонных, протоциклостом произошли в свою очередь две линии потомков, эволюировавших дальше в несколько различных

Рис. 5. Схематическое изображение головы и висцерального скелета миноги, на основании которого нами реконструировано строение скелета гипотетических *Protocyclostomata*: *a. br. 1—a. br. 7* — жаберные дуги, 1—7; *a. pr. br. 1—a. pr. br. 4* — пребрахиальные жаберные дуги, 1—4; *br. 1—br. 7* — жаберные щели, 1—7; *cart. ann.* — околоротовое кольцо; *c. au.* — слуховая капсула; *c. d. a.* — *cartilago dorsalis anterior*; *c. d. p.* — *cartilago dorsalis posterior*; *c. ept.* — эпитрематическая комиссура; *c. hpt.* — гипотрематическая комиссура; *c. sch.* — субхордальная комиссура; *c. v.* — вентральная комиссура; *c. nas.* — носовая капсула. На схеме гомодинамные части висцерального скелета графически обозначены одинаково — горизонтальной и вертикальной штриховкой, пунктиром и т. д. (из А. Н. Северцова)

6. Вторая линия потомков энтобранхиат — Ostracodermi, так называемые щитковые животные или, как их прежде называли, «панцирные рыбы» — стала нам непосредственно известной благодаря новейшим блестящим исследованиям двух скандинавских ученых — Э. Стеншио и И. Кизра. Э. Стеншио, которому принадлежит

величайшая заслуга в создании новой палеонтологической техники, удалось восстановить не только строение костного скелета этих ископаемых форм и реконструировать на восковых моделях положение и строение их головного мозга, органов чувств и жаберных мешков, но даже проследить прохождение кровеносных сосудов и нервов в голове у одного из представителей этой группы животных (*Kiaeraspis auchenaspidoides*).

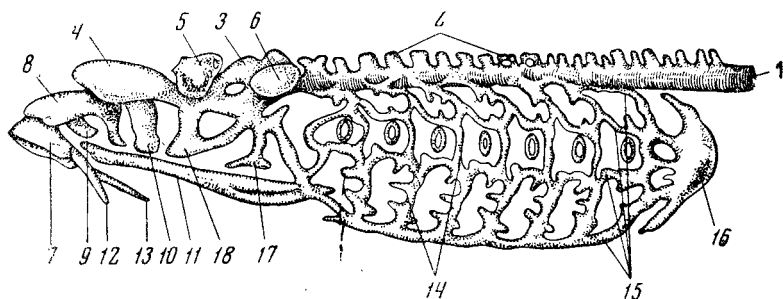


Рис. 6. Череп и скелет жаберного аппарата миноги:

1 — хорда, 2 — верхние дуги, 3 — черепная коробка, 4 — задний верхний хрящ, 5 — обонятельная капсула, 6 — слуховая капсула, 7 — кольцевой хрящ, 8 — передний верхний хрящ, 9 — передний боковой хрящ, 10 — задний боковой хрящ, 11 — подъязычный хрящ, 13 — нижний непарный хрящ, 14 — жаберные дужки, 15 — продольные жаберные полоски, 16 — околосердечный хрящ, 17 — стилевидный хрящ, 18 — подглазничная дуга (из Н. Бобринского и Б. Матвеева)

На основании этих исследований теперь можно следующим образом представить себе эволюции щитковых.

Ostracodermi, появившиеся еще в досилурийское время, были бентонными формами, т. е. животными, обитавшими на дне моря; соответственно этому их широкое тело было сплюснуто в дорзо-вентральном направлении, а их широкая, спереди закругленная голова была покрыта цельным костным панцирем с парой крупных шипов позади. Неподвижная передняя часть туловища была защищена тем же щитом, задняя же его часть, точно так же как и гетероцеркальный хвост, была покрыта костными чешуями (рис. 7). Под головным щитом у Ostracodermi лежал хорошо развитой плоский хрящевой череп, из которого выходили каналы нервов и кровеносных сосудов<sup>1</sup>. На нижней поверхности головы Стеншио удалось найти 10 энтодермических жаберных мешков, из которых два преджаберных мешка сохраняли

<sup>1</sup> Эти каналы, точно так же как и внутренняя полость осевого черепа, слуховые капсулы и носовая ямка, были окружены тонким слоем костной ткани; именно это обстоятельство и позволило Стеншио восстановить положение всех этих образований.

еще функцию дыхания<sup>1</sup> (рис. 8, *e. br.*  $C_1$ —*e. br.*  $C_{10}$ ); мешки эти отделялись друг от друга двумя скелетными перегородками (рис. 8, *ibs.*<sub>1</sub>, *ibs.*<sub>2</sub>).

Ostracodermi питались активно при помощи своего своеобразно построенного ротового аппарата: по исследованиям Киэра у них, в частности у *Cephalaspida*, ротовое кольцо редуцировалось, но

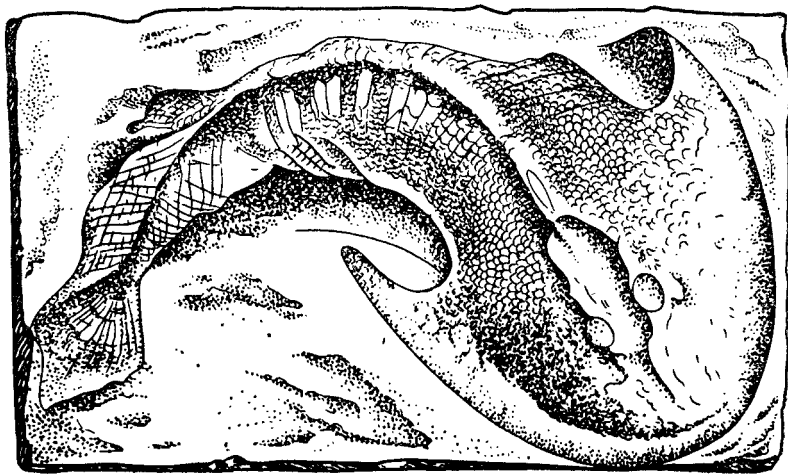


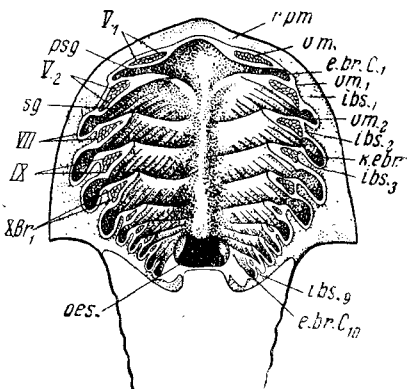
Рис. 7. Ископаемое щитковое — *Cephalaspis murchisoni*. Вид сверху (из К. Циттеля)

имелся вполне развитый, состоящий из небольших покровных косточек или пластинок рот, образовавшийся в противоположность тому, что мы видели у протоциклостом, не из передних висцеральных элементов жаберной решетки, но из пластинок костного чешуйчатого панциря, некогда покрывавшего у предков переднюю часть головы с брюшной стороны. Таким образом, вымершие Ostracodermi, так же как и Protocyclostomata, в свое время перешли от пассивного питания к активному, но переход этот в обеих группах, как мы это только что видели, осуществлялся совершенно различными путями.

Что касается головного мозга и органа слуха этих ископаемых форм, то Стеншио показал, что оба эти органа решительно напоминают собой по типу головной мозг и слуховой орган круглоротых. Так же, как и у круглоротых, у Ostracodermi уже сформировался настоящий назогиофизарный проток, который открывался в так называемую «носовую ямку» этих животных.

<sup>1</sup> Таким образом, наше утверждение на основании сравнительноэмбриологических исследований 1916 г., что предки современных позвоночных некогда обладали функционирующими пребранхиальными жаберными мешками, щелями, дугами и мускулами, всецело подтверждается палеонтологическими данными новейшего времени.

Относительно органов движения щитковых можно сказать, что у группы *Cephalaspida* грудные плавники уже образовались; они напоминали по своей форме плавники китов и были покрыты чешуями; по-видимому, они представляли собой весьма своеобразные и резко специализированные образования. От всяких попыток гомологизировать их с плавниками рыб нам, конечно, приходится отказаться.



tivi) перешли к активному способу питания иным способом, нежели это имело место у протоциклостом. От этих первичных форм произошли все известные нам щитковые.

7. Эволюция второй ветви потомков протокраниат, а именно эктобранхиат (первичных предков рыб) пошла в несколько ином направлении. Однако и здесь, так же как и при эволюции рассматриваемых нами энтобранхиат, повышение функции дыхания и переход от пассивного питания к активному явились двумя определяющими моментами их прогрессивного филогенетического развития. Первоначальное изменение в эволюции энтобранхиат началось с органов дыхания и заключалось в образовании наружных жабр в виде парных эктодермических жаберных нитей, сидящих на каждой жаберной дуге, с проходящими по этим нитям артериальными и венозными кровеносными сосудами. Физиологическое значение этих изменений совершенно понятно: дыхательная поверхность вследствие образования многочисленных эктодермальных нитей (и лепестков) сильно увеличилась, в результате чего усилилось окисление крови, иными словами говоря, функция дыхания стала совершеннее. Изменения эти физиологически подобны изменениям, имевшим место в эволюции энтобранхиат и их потомков, но произошли они совершенно иным путем: у энтобранхиат образовались эктодермальные мешки и щели, у разбираемых нами форм — эктодермальные жаберные нити и лепестки. Так как изменения в органах дыхания являются наиболее характерными для этой группы животных, то мы и обозначали эти формы общим именем эктобранхиат.

Так же как и у энтобранхиат и их потомков, изменение дыхательных органов у эктобранхиат сопровождалось крайне важными изменениями и в строении жаберного скелета: первоначально сплошные дуги протокраниат расчленились у эктобранхиат на отдельные палочковидные отрезки, подвижно сочлененные друг с другом (рис. 9); таких отрезков было четыре: *pharyngobranchiale*, *epibranchiale*, *ceratobranchiale* и *hypobranchiale* (рис. 9, *ph. br.*, *ep. br.*, *cr. br.*, *hp. br.*). Сравнительноэмбриологические исследования показали мне, что у эктобранхиат кроме истинных жаберных дуг, служивших для дыхания, имелись еще четыре впереди от них лежащие прежаберные (пребранхиальные) дуги, расчлененные по тому же типу, как и истинные жаберные дуги рыб, т. е. что каждая из этих пребранхиальных дуг состояла из *pharyngo-*, *epi-*, *cerato-* и *hypo-*элементов (рис. 9, *a. pr. br.* 1—4). Так как между этими дугами имелись жаберные щели (рис. 9, *pb.1—pb. 3*) и мускулы, то мы считаем, что у всех эктобранхиат передние жаберные сегменты (бранхиомеры) еще функционировали как органы дыхания, подобно типичным жаберным дугам. Таким образом, у эктобранхиат развился весьма подвижный членистый жаберный аппарат, дошедший, как и у энтобранхиат, до самого рта, т. е. до околоротового кольца. Аппарат приводился в движение сегментированной жаберной мускулатурой. Общее число жаберных сегментов у эктобран-

Относительно способа питания первичных эктобранихат мы можем только сказать, что наиболее вероятной гипотезой является предположение, что у этих древнейших форм имелось усаженное *cirri* околоротовое кольцо (рис. 9, *cart. ann.*) и что их питание, по-

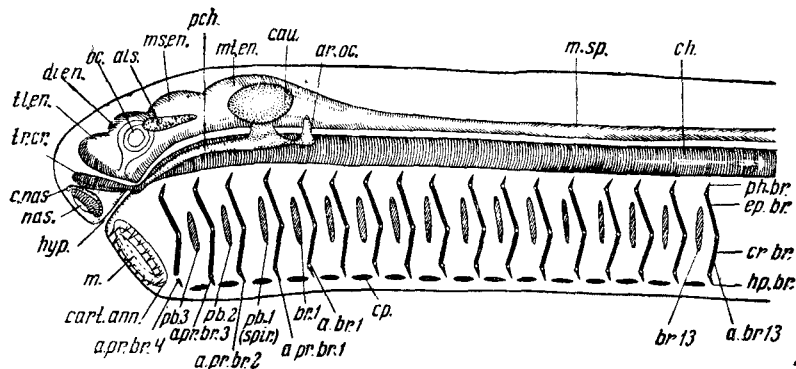


Рис. 9. Схематическая реконструкция строения передней части тела эктобранхиат: *a. br. 1 — a. br. 13* — жаберные дуги, 1—13; *a. pr. br. 1 — a. pr. br. 4* — пребранхиальные дуги, 1—4; *als.* — алисфеоидный хрящ; *ar. oc.* — затылочные дуги задней части головы; *br. 1 — br. 13* — жаберные щели, 1—13; *c. au* — хрящевая слуховая капсула; *ch.* — спинная струна; *cart. ann.* — хрящевое околоротовое кольцо со щупальцами; *c. nas.* — хрящевая носовая капсула; *cp.* — *corulae* — жаберного скелета; *cr. br.* — *ceratobranchialia* висцеральных дуг; *dien* — промежуточный мозг; *ep. br.* — *epibranchialia* висцеральных дуг; *hp. br.* — *hypobranchialia* висцеральных дуг; *hyp.* — гипофиз; *m.* — рот; *ms. en.* — средний мозг; *m. sp.* — спинной мозг; *mt. en.* — продолговатый мозг; *nas.* — носовая ямка; *oc.* — глаз; *pb. 1 — pb. 3* — пребранхиальные жаберные щели; *pch.* — паракордали; *ph. br.* — *pharyngobranchialia* висцеральных дуг; *tl. en.* — передний мозг; *tr. cr.* — трабекулы черепа. На этой схеме обратит внимание на число пребранхиальных и жаберных дуг и пребранхиальных жаберных щелей, а также на расчленение как истинных, так и пребранхиальных жаберных дуг. Число истинных жаберных дуг совершенно гипотетично; мы только знаем, что их было во всяком случае больше восьми. Гипотетично и присутствие околоротового кольца, зато совершенно несомненно присутствие щупалец, которые сохранились и сейчас у некоторых челюстных рыб. В черепе обратит внимание на срастание трабекул с паракордалиями, а также на образование алисфеоидного хряща и затылочных дуг. В целях упрощения схемы мы не нанесли на нее диплоспондильных дуг позвоночника (из А. Н. Северцова, 1917)

Что касается строения осевого черепа эктобранхиат, то, не вдаваясь в подробности, отметим лишь, что в то время как у энтобранхиат был развит лишь парахордальный череп<sup>1</sup>, у эктобранхиат по

<sup>1</sup> Т. е. передние и задние паракордальные хрящи и *cornua parachordalia* (см. А. Н. Северцов, 1916).

всей вероятности образовался уже парахордальный и трабекулярный неурогастрий. Имеются также отличия в строении боковой стенки глазницы и слухового органа, в положении носовых ямок и в прохождении блуждающего нерва; но мы на них останавливаться не будем, ибо для нас было важно только установить, что эктобранхиаты отличаются от энтобранхиат не только строением своего жаберного аппарата (что конечно является наиболее существенным отличием), но и строением целого ряда других морфологически важных признаков.

Обратимся теперь к эволюции потомков эктобранхиат, т. е. к примитивным гнатостомам, или первичным челюстным рыбам (*Protognathostomata* — *Chondrichthyes selachioidei*).

8. Превращение бесчелюстных эктобранхиат в позвоночных с челюстями (гнатостом), т. е. в животных, питающихся при помощи челюстей хватательного типа, сопровождалось важными изменениями, имевшими место в трех системах органов: 1) в наружном скелете, 2) в ротовом аппарате, 3) в органах движения.

Мы имеем все основания предполагать, что первичными изменениями в эволюции гнатостом были изменения, происшедшие в их наружном покрове: у них впервые появился наружный скелет в виде кожных зубов или плакоидных чешуй, причем эти чешуи имели, вероятно, еще более простое строение, чем чешуи простейших эластобранхий. Часть этих чешуй, развившихся в переднем отделе ротовой полости, выстланном эктодермой, превратилась в настоящие зубы.

Расчленение жаберных дуг на четыре отдела оказалось очень важным для всей последующей эволюции потомков эктобранхиат, а именно для перехода протогнатостом от пассивного питания к активному. Точно так же, как и у протоциклостом, ротовой скелет здесь развивался из передней части жаберного скелета, но изменение это произошло совершенно иным способом, чем у протоциклостом. Превращение эктобранхиат в гнатостом, т. е. развитие челюстей и гиоидного аппарата, осуществилось прежде всего замыканием передних жаберных щелей (рис. 10, *pb. 2*, *pb. 3*), а затем превращением передних пребранхиальных дуг в части ротового скелета; при этом передние висцеральные и спинальные мускулы превратились в челюстные и подъязычные мускулы.

Ротовой скелет образовался следующим образом: ротовое кольцо атрофировалось совсем<sup>1</sup>. Две самых передних висцеральных дуги в значительной степени редуцировались (рис. 10, *a. pr. br. 3*, *a. pr. br. 4*), причем остатки их сохранились лишь у селхий в виде рудиментарных губных хрящей, зато средние элементы двух следующих дуг, т. е. *epi-* и *cerato-* элементы (рис. 10, *a. pr. br. 2*, *a. pr. br. 1*) развились в прогрессивном направлении и стали больше и массивнее, чем соответственные части остальных жаберных

---

<sup>1</sup> От него у некоторых форм сохранились лишь щупальцы с сидящими на них органами чувств.



дуг; дистальные же элементы этих дуг, наоборот, атрофировались<sup>1</sup>. Благодаря всем этим изменениям два средних элемента второй пребранхиальной дуги превратились в верхнюю и нижнюю челюсть: *epimandibulare* превратился в небноквадратный хрящ (*palatognathum*), а *ceratmandibulare* — в меккелев хрящ (рис. 10, *ep. md.* — *p. gn.*; *cr. md.* — *c. Меск.*). Изменения, происшедшие в первой пребранхиальной дуге, которая превратилась в подвесочный или подъязычный аппарат, стоят в тесной коррелятивной зависимости от только что описанных изменений во второй пребранхиальной (челюстной) дуге: дистальные элементы этой дуги, т. е. *pharyngo-hyale* и *hyohyale* и здесь также в значительной степени атрофировались, а *epihyale*, наоборот, увеличилось в размерах и превратилось в *hyomandibulare* (рис. 10, *ep. h.*), причем его вентральный конец сочленился с челюстной дугой; по-видимому, это сочленение обусловило собой частичную редукцию первой пребранхиальной щели, — дорзальная часть этой щели сохранилась как дыхальце — *spiraculum* (рис. 10, *a. pr. br. 1, pb. 1 — spir.*). Что касается висцеральной мускулатуры, то, как это показали мне сравнительноэмбриологические исследования над акуловыми рыбами<sup>2</sup>, жаберная мускулатура эктобранхиат превратилась у протогнатостом в челюстную и подъязычную мускулатуру. Таким образом развился новый ротовой аппарат хватательного типа.

Замечательно, что новообразовавшиеся челюсти протогнатостом оказались органом настолько стойким, что несмотря на все другие крупные морфологические изменения, происшедшие в передней части головы потомков протогнатостом, они остались в общих чертах неизменными даже у наиболее поздних потомков этих древних форм. Действительно ротовой аппарат хватательного типа, состоящий из верхней и нижней челюстей, одинаково сохранился как у рыб, так и у амфибий, как у рептилий и птиц, так и у млекопитающих. Вместе с тем челюсти оказались органом чрезвычайно пластичным, т. е. способным приспособиться к самым разнообразным изменениям пищи. Огромное биологическое значение этого новообразования совершенно понятно, ибо этот новый тип ротового скелета давал возможность гнатостомам выбирать наиболее подходящую для них пищу, а также сравнительно легко приспособляться к ней.

Чрезвычайно вероятным является предположение, что изменения, происшедшие в способе принятия пищи, вызывали соответствующие изменения в органах движения и в органах чувств этих животных, ибо поиски и выбор пищи, а также ловля соответствующей добычи потребовали иного рода движений и лучшей способности к ориентировке в пространстве, чем это было нужно раньше для пассивного питания. Этим объясняется прогрессивное развитие

<sup>1</sup> Рудиментарное *pharyngomandibulare* сохранилось лишь у некоторых пятижаберных акул (*Laemargus*, *Mustelus*).

<sup>2</sup> См. А. Н. Северцов, 1923, 1925.

непарных плавников и образование парных плавников у первичных челюстных рыб.

Трудная проблема эволюции парных плавников теперь в значительной мере разъяснилась: ставшие известными в последнее время эмбриологические и палеонтологические факты решительно говорят в пользу развития конечностей из боковых складок кожи (теория Бальфура-Дорна и их последователей) и мы можем уже вполне уверенно сказать, что гипотеза бисериального архиптеригия, выставленная в свое время Гегенбауром, имеет теперь лишь историческое значение<sup>1</sup>. Мы имеем все основания принять, что у протогнатостом парные плавники впервые появились в виде горизонтальных широких боковых складок кожи, внутри которых лежали сегментально расположенные мускульные пучки, нервы и членистые хрящевые плавниковые лучи. У этих животных мускулатура каждого плавника состояла из двух слоев метамерно расположенных мускульных пучков: дорзального и вентрального, иннервируемых метамерно расположенными ветвями спинномозговых нервов. Между обоими пучками находился скелет плавника, состоявший также из метамерно расположенных лучей; каждый из этих лучей состоял из ряда прилегающих к мускульной стенке тела базальных члеников и из ряда членистых лучей свободного плавника. В отношении изменений, имевших место в органах дыхания, отметим, что по сравнению с описанным у эктобранхиат у протогнатостом жаберные нити, вероятно, превратились уже в настоящие жаберные лепестки со сложно построенной сетью жаберных сосудов.

Общее значение всех этих морфологических изменений, происшедших в организации эктобранхиат при их превращении в протогнатостом, было очень велико: благодаря им у протогнатостом сильно повысилась функция питания (ротовой аппарат хватательного типа), функция нападения и защиты (развитие зубов и плакоидных чешуй) и функция ориентировки в пространстве при движении (парные плавники).

Если мы сравним между собой два только что разобранных нами ряда потомков первичных протокраниат, приведших к образованию циклостом и протогнатостом (см. родословное древо, рис. 25), то мы увидим, что при эволюции их произошли сходные изменения, и это указывает нам на известный параллелизм в ходе их филогенетического развития: у тех и у других передняя часть жаберного аппарата потеряла свою дыхательную функцию, передние жаберные щели заросли и жаберный скелет превратился в скелет ротового аппарата; у тех и у других на ротовом скелете развились зубы, у тех и у других дыхательная функция повысилась благодаря развитию жаберных лепестков. Но дальнейшая судьба потомков этих двух групп весьма различна: панцирные энтобран-

<sup>1</sup> Гегенбаур предположил, что парные плавники произошли из бисериального архиптеригия, т. е. из плавника с членистой срединной скелетной осью, на котором сидели с двух сторон, т. е. двумя рядами, членистые лучи.

хияты (*Osteostraci*) и их родичи вымерли, а миноги и миксины остановились в своей дальнейшей эволюции и, сохраняя очень примитивную организацию, дожили до нашего времени, изменившись относительно весьма мало; протогнатостомы же дали начало громадной группе челюстных позвоночных или гнатостом, т. е. всем рыбам и всем наземным позвоночным, до человека включительно. Несмотря на громадность и на разнообразие происшедших в течение этой долгой эволюции изменений некоторые черты организации, например тип ротового скелета, присутствие и строение зубов и парных конечностей и т. п., оказались, как мы это уже отметили, чрезвычайно стойкими признаками и сохранились у самых поздних потомков протогнатостом.

9. Прямыми потомками протогнатостом являются непосредственные предки всех рыб — формы, которые Гудрич (1909) обозначает именем хрящевых рыб (*Chondrichthyes*), а я именем акулovidных хрящевых рыб (*Chondrichthyes selachoides*). Причины, заставившие меня принять для них это последнее название, были следующие: мои исследования показали, во-первых, что сопоставление особенностей строения ископаемых акулopodobных рыб (*Pleurocanthodii*, *Cladoselachii*, *Holocephali* и *Selachii*) заставляет признать все эти формы за единую группу<sup>1</sup>, для которой правильно было бы сохранить старое название *Elastobranchii*; во-вторых, что рыбы с костным скелетом произошли от форм, весьма сходных в целом ряде весьма характерных признаков с селажиями вообще и с низшими селажиями в частности (А. Н. Северцов, 1923). Число этих признаков настолько велико, что есть полное основание признать, что общими предками акуловых рыб и рыб с костным скелетом, т. е. *Elastobranchii* и *Osteichthyes*, были рыбы, которые мы в систематическом отношении должны были бы соединить в одну группу с эластобранхиями и которых поэтому я и предлагаю называть акулovidными хрящевыми рыбами (*Chondrichthyes selachoides*). Само собой разумеется, что эти формы были примитивнее всех известных нам современных и ископаемых акуловых рыб. Форма тела этих гипотетических *Chondrichthyes selachoides*, по всей вероятности, напоминала собой форму тела современных акул.

Все тело их было покрыто маленькими плакоидными чешуями, и зубы во рту были уже вполне дифференцированы. Весь внутренний скелет был еще целиком хрящевым. Тела позвонков в позвоночнике еще не дифференцировались, но верхние и нижние дуги диглоспондильных позвонков уже были развиты и возможно, что центральные ребра также уже существовали<sup>2</sup>. Осевого череп *Chondrichthyes selachoides* был представлен хрящевой коробкой с лежащей впереди дорзальной фонтанелью; слуховые капсулы образо-

<sup>1</sup> Вопроса о филогенетических отношениях между *Elastobranchii* и *Acanthodii* я здесь касаться не буду. Шлоссер (1923) относит *Acanthodii* к *Elastobranchii*.

<sup>2</sup> С. В. Емельянов. «Русск. зоол. журн.», 1926.

вали с ним одно целое. Существовало уже рыло (rostrum) и ряд характерных выростов черепа. Нижняя челюсть прикреплялась к черепу в двух местах, именно в области глазницы (рис. 11, *p. ov.* и *p. b. l.*) и в области анторбитального отростка черепа (рис. 11, *a. ant. o.*). Pharyngomandibulare еще не редуцировалось и губные хрящи еще не были столь рудиментарными образованиями, какими они являются у современных селажий (А. Н. Северцов, 1928).

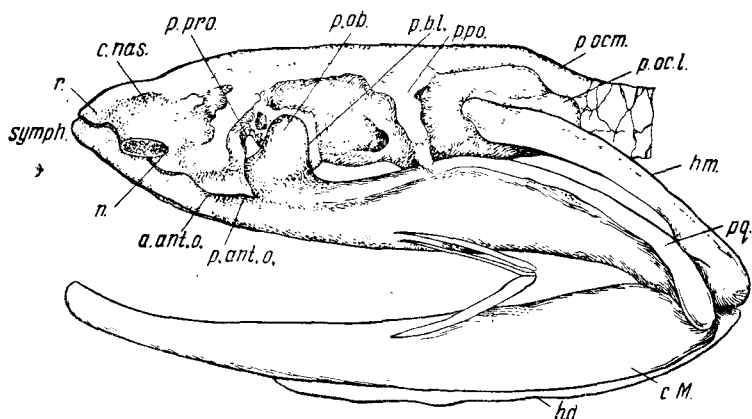


Рис. 11. Скелет головы *Chlamydoselachus anguineus*. *a. ant. o.* анторбитальное сочленение верхней челюсти с осевым черепом; *c. M.* — меккелев хрящ; *cn.* — хрящевая носовая капсула; *hd.* — hyoideum; *hm.* — hyomandibulare; *n.* — носовое отверстие; *p. ant. o.* — proc. antorbitalis; *p. b. l.* — proc. palatobasalis lateralis; *p. ocl. l.* — proc. occipitalis lateralis; *p. ocl. m.* — proc. occipitalis medialis; *p. ob.* — proc. orbitalis; *p. pro.* — proc. prae-orbitalis; *pg.* — небноквадратный хрящ; *R.* — rostrum, или рыло; *symph.* — symphysis palatoquadrati. На этом рисунке видны оба сочленения небноквадратного хряща с черепом, из которых впоследствии образовались соответствующие сочленения современных эласмобранхий и Osteichthyes, а именно квадратно-орбитальные (*a. ant. o.*) и палатобазальное (*p. ob.*, *p. b. l.*) сочленение; первое из этих сочленений сохранилось у Osteichthyes и в происшедших от них наземных четвероногих животных (Quadrupeda), второе сохранилось у современных селажий. Первичное состояние, из которого впоследствии развился оба этих типа сочленений, сохранилось только у *Chlamydoselachus* (из А. Н. Северцова, 1928)

Жаберные дуги были расчленены на четыре отдела, причем на каждой дуге сидели по два ряда тонких хрящевых жаберных лучей.

Непарные плавники Chondrichthyes selachioidei были построены по типу непарных плавников современных акул, а парные плавники имели сильно выраженный эврибазальный характер, т. е. были плавниками с очень широким основанием, прилежавшим к боковой стенке тела животного. В общем они были построены по типу плавников наиболее примитивной из ископаемых акул, а именно Cladodus (рис. 12), и состояли из поясной дуги (рис. 12 *c.*, *s.*),

с которой сочленялся длинный сегментированный метаптеригий (рис. 12, *mt*, *ta.*), на сегментах метаптеригия сидели членистые хрящевые лучи. Очень важно отметить, что метаптеригии грудного и брюшного плавников всей своей длиной еще прилегали к брюшной мускулатуре туловища, так что *incisura metapterygoidea*, т. е. щель, отделяющая ось метаптеригия от боковой стенки тела, хорошо развитая у высших рыб, здесь еще не образовалась.

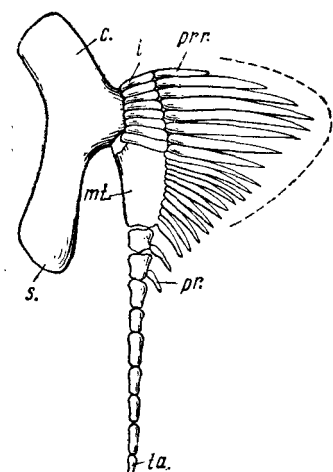


Рис. 12. Грудной плавник *Cladodus Neilsoni*: *c. s.* — грудной пояс конечности; *i.* — проксимальные членики передних лучей грудного плавника; *prr.* — *pr.* — дистальные членики плавниковых лучей; *mt.* — *ta.* — метаптеригий плавника. Здесь следует обратить внимание на то, что базальные членики передних плавниковых лучей являются непосредственным продолжением метаптеригия (по Э. С. Гудричу)

Число жаберных щелей у них значительно редуцировалось по сравнению с протогнатостомами: их было, вероятно, числом не более восьми. Дыхальце, или *spiraculum*, по-видимому, функционировало еще как истинные жабры, т. е. служило для целей дыхания.

Исходя из сравнительноморфологического анализа современных и вымерших эласмобранхий, а также примитивных *Osteichthyes*, мы могли бы восстановить еще много других признаков строения общих предков этих животных — наших гипотетических *Chondrichthyes selachioidei*, однако нам кажется, что и сказанного вполне достаточно для того, чтобы дать читателю представление о структуре этих форм. В сущности наиболее близко они стоят к ископаемым *Pleuropterygii* (*Cladodus*), форма же и положение их челюстного аппарата, а также строение их плавников позволяет думать, что они вели нектонный образ жизни.

10. От *Chondrichthyes selachioidei* произошли, с одной стороны, эласмобранхии, т. е. акуловые рыбы (рис. 13 и 14), которые, сохранив основные черты своей организации, дожили до на-

шего времени в виде богатой формами группы, с другой стороны, предки всех костных рыб (*Osteichthyes primitivi*).

То, что акуловые рыбы и в настоящее время представляют собой процветающую и богатую формами группу и что вместе с тем они являются животными, по своим основным признакам весьма низко организованными, которые в течение своей очень долгой эволюции не поднялись выше общего уровня своих давно вымерших предков, является, по нашему мнению, чрезвычайно парадоксальным и интересным фактом.

Примитивность строения современных эласмобранхий, т. е. *Holoscephali*, акул и скатов, выражена в целом ряде признаков, из

которых упомянем только главнейшие; у них до сих пор сохранились, например, плакоидные чешуи, т. е. самый примитивный наружный скелет, известный у позвоночных; весь внутренний скелет

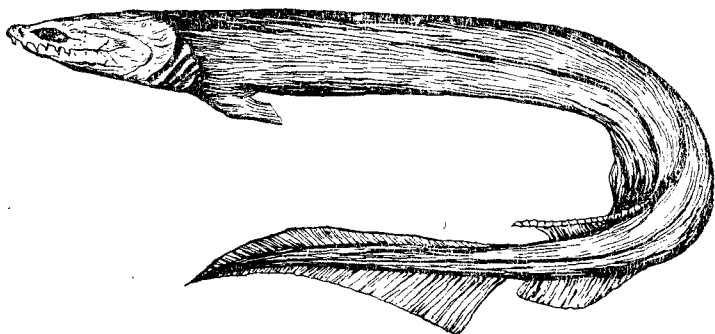


Рис. 13. *Chlamydoselachus anguineus*. Одна из наиболее примитивных форм среди современных акул (из А. Гюнтера)

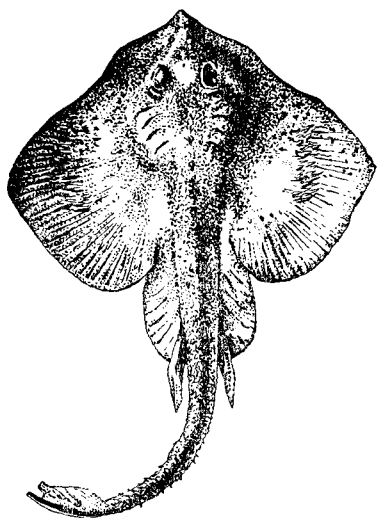


Рис. 14. Скат — *Raja fyllae* (из Л. Берга)

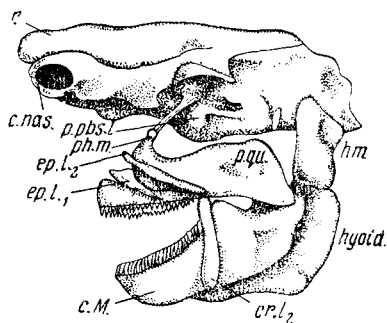


Рис. 15. Череп *Laemargus borealis*. Вид сбоку: *hm.* — hypomandibulare; *hyoid.* — hyoideum; *p. qu.* — небноквадратный хрящ; *c. M.* — меккелев хрящ; *p. pbs. l.* — proc. palatobasalis lateralis; *c. nas.* — хрящевая носовая капсула. Обратите внимание на присутствие губных хрящей, представляющих собой четвертую и третью пребранхиальные висцеральные дуги (*ep. l<sub>1</sub>*, *ep. l<sub>2</sub>*, *cr. l<sub>2</sub>*), а также на присутствие рудиментарного pharyngomandibulare во второй пребранхиальной челюстной дуге (из А. Н. Северцова и Н. Дислера)

их остался хрящевым, череп их представляет собой хрящевую коробку и отличается целым рядом примитивных черт (развитие хрящевого рыла (rostrum) (рис. 15, *r*), строение и положение обонятельных капсул (рис. 15, *c. nas*), строение затылочного отдела

и т. п.). Далее весьма примитивны: строение и способ приращения челюстного аппарата, где до сих пор сохранилось рудиментарное *pharyngomandibulare* (рис. 15, *ph. m.*), строение подъязычной дуги, строение и положение грудных плавников, строение сердца, присутствие спирального клапана в кишке и ряд других признаков.

Зато прогрессивно развились немногие, но весьма важные органы этих животных — их центральная нервная система, органы

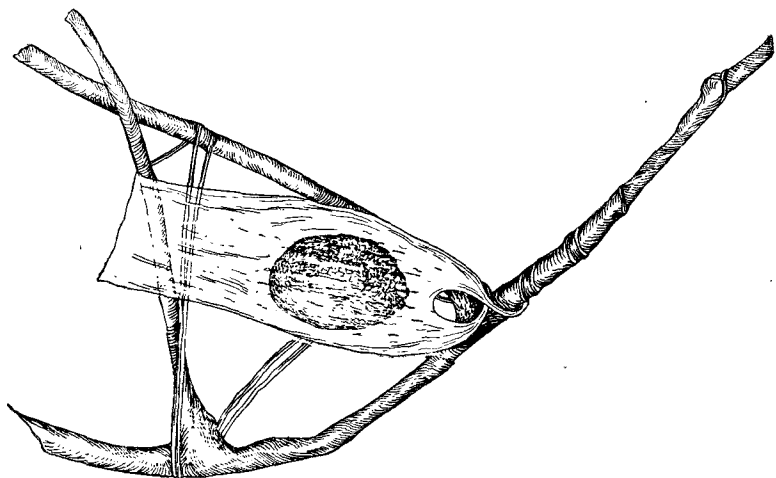


Рис. 16. Яйцо акулы. Обратите внимание на стекловидную оболочку яйца и на длинные нити оболочки, которыми яйцо прикрепляется к тонким стеблям подводных растений

боковой линии, мочеполовая система, органы высших чувств, т. е. органы, имеющие с биологической точки зрения огромное значение. Прогрессивно развился также и ряд признаков приспособительного характера, с биологической стороны вполне компенсирующих примитивность остальных признаков строения эласмобранхий. Среди этих приспособительных признаков имеют большое значение особенности, касающиеся эмбрионального развития и защиты зародыша, т. е. внутреннее оплодотворение, большое количество желтка в яйце, благодаря которому все эмбриональное развитие зародыша протекает внутри яйца, присутствие плотных скорлуп, защищающих яйца (рис. 16), и т. д.

Среди современных эласмобранхий только акулы сохранили свой первичный нектонный образ жизни; *Holoserrhali* и скаты, приспособившиеся к питанию моллюсками и ракообразными, живущими на дне моря, перешли к бентонно-плавающему образу жизни; у последних колоссально разросшиеся грудные плавники (рис. 14) взяли на себя локомоторную функцию, свойственную хвостовому плавнику их акулородных предков. Таким образом, и те и другие формы развивались в направлении специализации (см. ниже), и

нам представляется чрезвычайно вероятным, что именно это обстоятельство и послужило причиной того, что примитивные признаки предков сохранились у этих животных так полно вплоть до наших дней.

11. В другую сторону от акулopodobных хрящевых рыб (*Chondrichthyes selachioidea*) ответвились гипотетические *Osteichthyes primitivi* — предки всех рыб с костным скелетом, т. е. общие предки всех двоякодышащих и кистеперых рыб, всех костных и хрящевых ганойдов и всех костистых рыб, а также всех наземных позвоночных. Конечно, не присутствие костной ткани в организме само по себе, но образование характерно расположенных и характерно оформленных костных чешуй и покровных костей является типичным для первичных *Osteichthyes*. Как известно, костная ткань была развита в свое время и у щитковых, далеко отстоящих в систематическом и генеалогическом отношении от рассматриваемой нами группы, поэтому ее присутствие как таковой не является само по себе филогенетически важным признаком<sup>1</sup>.

*Osteichthyes primitivi* могут быть охарактеризованы следующими признаками: у них в коже под плакоидными чешуями были развиты настоящие костные чешуи, имеющие весьма определенное, характерное для этих животных положение, форму и распределение; чешуи эти имели вид довольно крупных пластинок ромбической формы с продольным гребнем на своей наружной поверхности (рис. 17); все вместе они образовали плотный костный панцирь, защищавший тело животного. Сравнительноэмбриологические исследования над целым рядом форм<sup>2</sup> показали мне, что на поверхности головы эти костные чешуи сначала были расположены правильными рядами, совершенно так же, как в туловище, но с течением времени в тех местах, где костные чешуи лежали на хряще, т. е. в осевом черепе, в нижней челюсти, а также в поясе передних конечностей, они либо вследствие своего разрастания либо в результате слияния отдельных чешуй друг с другом стали больше: таким образом, уже на ранних стадиях филогенеза развились

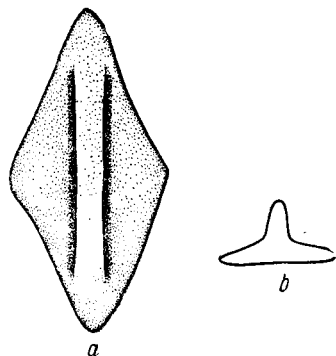


Рис. 17. Типичная костная чешуя *Osteichthyes* в виде ромба с продольным гребнем на ее наружной поверхности.  
а — вид сверху; в — вид сбоку

<sup>1</sup> Гистологический параллелизм так распространен и у позвоночных и у беспозвоночных, что на основании его трудно делать какие бы то ни было филогенетические заключения. В самом деле, мы не можем, например, строить выводов о родстве позвоночных с насекомыми на основании сходства в гистологической структуре их нервной ткани.

<sup>2</sup> А. Н. Северцов, 1925, 1926, 1932.

крупные покровные кости черепа (о. о. parietalia, frontalia, squamosa и др.).

Весьма важным с биологической точки зрения признаком было развитие костей челюстного аппарата, служащих для прикрепления зубов (о. о. maxillaria, praemaxillaria, palatina, dentalia), благодаря чему образовался новый (телеостомный) тип челюстного аппарата. Гаупп, с которым я совершенно согласен, полагал, что эти кости развились в качестве резистентной подстилки в тех местах кожи, где у предков костных рыб некогда сидели зубы, и они не имеют ничего общего с чешуями, развившимися на поверхности тела.

Вообще говоря, процесс окостенения не ограничился поверхностью тела, но очень рано костные элементы развились и на частях внутреннего хрящевого скелета. Также на очень ранних стадиях эволюции рыб с костным скелетом развились путем разрастания чешуй крупные окостенения пояса грудных плавников. Костные чешуи, развившиеся на парных и непарных плавниках, также дифференцировались и образовали костные плавниковые лучи (лепидотрихии), заменившие собой лучи селахоидного типа (цератотрихии) предков *Osteichthyes primitivi*.

В органах дыхания предков костных рыб произошло весьма существенное изменение, а именно у *Osteichthyes primitivi* впервые на подъязычной дуге развилась жаберная крышка (operculum), прикрывавшая собой жаберные щели, и в ней из костных чешуй развились оперкулярные кости и лучи жаберной перепонки. Изменение это важно в том отношении, что оно прямо указывает на появление нового способа дыхания у предков рыб с костным скелетом, что является фактом большого биологического значения. Исследования М. М. Воскобойникова говорят нам о том, что образование подвижной жаберной крышки, функционирующей наподобие насасывающего аппарата, явилось большим шагом вперед в развитии дыхательного аппарата рыб. Развитие этого нового способа дыхания привело к чрезвычайно важным морфологическим изменениям во всех близлежащих органах, в первую очередь во всех жаберных дужках, которые подвинулись вперед под осевую череп, и в дуге плечевого пояса, которая плотно соединилась с черепом (связь о. posttemporalia с cleithrum). Число жаберных щелей уменьшилось до 5.

Кроме того произошел ряд изменений в жаберной и челюстной мускулатуре, в положении и форме носовых ямок, в способе развития жаберных кровеносных сосудов и т. д.; но на всех этих изменениях я останавливаться не буду и отмечу только как существенное новоприобретение костных рыб развитие у них плавательного пузыря, представляющего собой гидростатический аппарат, развившийся, по всей вероятности, из дорзальной части одного из задних жаберных мешков, закрывшихся в течение филогенетической эволюции *Chondrichthyes selachioidei*. Биологическое значение этого органа, позволяющего рыбе регулировать свой удельный вес соответственно глубине воды, совершенно понятно.

12. Примитивные костные рыбы (*Osteichthyes primitivi*), по-видимому, очень рано разделились на две группы, а именно на предков хрящевых ганоидов, т. е. *Chondrosteoidei*, и на предков всех выших рыб и четвероногих (*Quadrupeda*), т. е. *Holosteoidei*.

Сравнительноанатомические и сравнительноэмбриологические исследования показали мне, что *Chondrosteoidei* в своем эмбриональном развитии и в строении взрослых форм сохранили ряд признаков, которые сближают их с наиболее примитивными селажиями и которые указывают нам на то, что их непосредственные предки (*Osteichthyes primitivi*) ответвились очень рано от первичных селажоидных форм (*Chondrichthyes salachoides*), в общем более низких, чем какие-либо нам известные современные или ископаемые акулы. Следы примитивного анцестрального строения, сохранившиеся у *Chondrosteoidei*, заметны прежде всего в общей структуре их хрящевого скелета, т. е. в строении их хрящевого черепа с сильно выраженным хрящевым рылом (*rostrum*) и с характерными для селажий отrostками, в строении и способе прикрепления их челюстного аппарата<sup>1</sup>, в строении позвоночника, в строении протоцеркального хвостового плавника (Шмальгаузен, 1914) и, наконец, в строении и горизонтальном положении их грудных и брюшных плавников<sup>2</sup>. Также и гистологическая структура их хрящевого скелета осталась весьма примитивной. Отметим еще, что и по строению своего костного скелета (Северцов, 1926) хрящевые ганоиды являются формами, чрезвычайно просто построенными, может быть, наиболее примитивными среди всех рыб с костным скелетом.

Только что охарактеризованная нами ветвь примитивных костных рыб, т. е. *Chondrosteoidei*, остановилась в своей эволюции, и в виде очень примитивных форм дожила благополучно до наших дней. В настоящее время эта группа представлена лишь лопаточниками и осетровыми рыбами (рис. 18) (*Acipenseridae* и *Polyodontidae*)<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Верхняя челюсть прикрепляется к глазничной области черепа (так называемое палатобазальное сочленение верхней челюсти) (рис. 15 *p, pbs. 1*), а передние концы небноквадратных хрящей сращены между собой — *symphysis palatoquadrati* (А. Н. Северцов, 1923).

<sup>2</sup> А. Н. Северцов, 1926, 1934.

<sup>3</sup> Считаю нужным отметить, что мой взгляд на группу *Chondrosteoidei* как на относительно мало измененных потомков первичных *Osteichthyes*, удержавших в своем строении многие признаки своих селажоидных предков, не разделяется частью современных палеонтологов. Еще Э. Коп в свое время считал, что хрящевые ганоиды, как и все прочие рыбы с костным скелетом, происходят от кистеперых рыб. Впоследствии эта точка зрения была оставлена, но в настоящее время Ватсон (1925) и Э. Стеншио (1932) считают, что хрящевые ганоиды происходят путем дегенерации от известных нам вымерших девонских палеонисцид. Причины, по которым я не согласен с этой точкой зрения, и факты, заставляющие меня категорически отрицать дегенеративный характер строения современных осетровых рыб и считать их примитивными формами, подробно изложены в моих специальных работах и в особенности в моей книге «*Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*» (1931), к которым я и отсылаю могущих интересоваться этим вопросом читателей. Здесь же замечу только, что мои новейшие сравнительноморфологические исследования (работы 1934 г.) еще раз подтверждают эту мою точку зрения.

13. Судьба другой ветви, происшедшей от примитивных костных рыб (*Osteichthyes primitivi*), т. е. *Holosteoidei*, была гораздо сложнее, чем последующая судьба только что рассмотренных нами *Chondrosteoidei*. Эта ветвь стала изменяться прогрессивно и дала начало большому числу новых форм, из которых некоторые пошли очень далеко по пути прогрессивной эволюции, именно от *Holosteoidei* произошли все разнообразные рыбы, населяющие в настоящее время все моря и пресноводные водоемы земного шара и объединяемые систематиками в группы кистеперых рыб (*Crosso-*

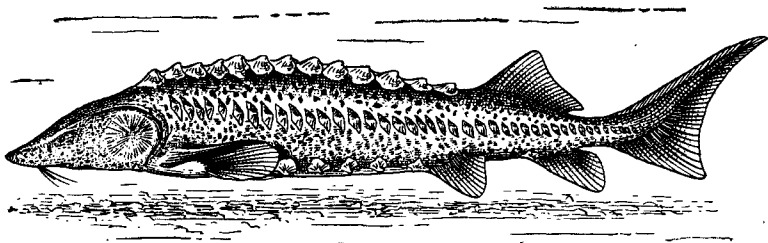


Рис. 18. Типичный представитель осетровых рыб — *Acipenser Baeri* (из Л. Бера)

pterygii) и актиноптеригий (*Actinopterygii*, т. е. *Palaeoniscoidei* *Holostei* и *Teleostei*); кроме того есть большое вероятие, что от общего корня *Holosteoidei* произошли и двоякодышащие рыбы (*Dipnoi*). Если мы прибавим к этому, что от той же группы *Holosteoidei* (по всей вероятности от низших кистеперых рыб) ответвились впоследствии и предки наземных позвоночных (*Quadrupeda*), то мы получим группу рыб, которая по своей организации оказалась необычайно пластичной и способной к чрезвычайно интенсивной прогрессивной эволюции.

Для группы примитивных *Holosteoidei*, от которых произошли все только что упомянутые формы рыб и кроме того все наземные позвоночные, характерны следующие морфологические признаки, отличающие их от выше разобранной нами группы примитивных *Chondrosteoidei*: хрящевое рыло, или *rostrum*, у них редуцировано, или его нет совсем; сочленение верхнечелюстного аппарата у них иное, чем у селажий и хрящевых ганоидов (*Chondrosteoidei*), т. е. у *Holosteoidei* верхняя челюсть прилагается не к глазничной области черепа, а к предглазничному его отростку (так называемое квадранторбитальное сочленение верхней челюсти), и сращения между передними концами верхней челюсти (*Symphysis palatoquadrati*) у них нет; предчелюстная кость (*praemaxilla*) прикрепляется не к небноквадратному хрящу, как у хрящевых ганоидов (рис. 19, а, р. *mx. p., qn*), а к осевому черепу (рис. 19, В, р. *mx., p. antor.*), и эта особенность представляет собой важное и с функциональной точки зрения прогрессивное изменение челюстного аппарата.

Признаком очень общего характера, отличающим группу низших Holosteoidei, является также прогрессирующее окостенение их скелета; их наружный скелет, т. е. кости черепа и пояса грудных плавников, делаются более толстыми и массивными и на их поверхности начинает прогрессивно развиваться слой сложно построенной скелетной ткани, космина; кроме того процесс окостенения постепенно захватывает и части внутреннего хрящевого скелета.

Что касается органов движения Holosteoidei, то и здесь помимо только что указанного процесса прогрессивного окостенения наблюдаются важные морфологические изменения. Парные плавники Holosteoidei, сохраняя свой первоначальный, эврибазальный тип строения (широкое основание плавника), уже не имеют горизонтального положения, но передний край грудных плавников здесь повернут кверху, так что сами плавники имеют косое по отношению к оси тела положение, что в смысле функции плавников является признаком, биологически чрезвычайно важным, ибо это новое положение плавников дает возможность большей свободы движений, чем то имело место у предков этих рыб. Между прочим, у нас имеются основания думать, что предки наземных позвоночных, т. е. Holosteoidei crossopterygii, отделились от общего ствола Holosteoidei на той стадии эволюции, когда этот поворот плавника еще не осуществился.

Дальнейшая эволюция потомков Holosteoidei пошла также в двух направлениях: одна линия эволюции повела к образованию широко распространенных нектонных актиноптеригий (Holosteoidei actinopterygii), другая — к образованию группы бентонных, т. е. приспособленных к жизни на дне неглубоких водоемов, кистеперых и двоякодышащих; эту последнюю группу я обозначаю именем Holosteoidei crossopterygii.

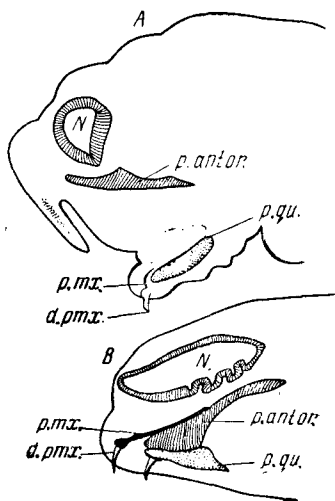


Рис. 19. А. Сагиттальный разрез через переднюю часть головы позднего малька стерляди — *Acipenser ruthenus*. В. Соответствующий первому сагиттальный разрез через переднюю часть головы позднего малька ильной рыбы — *Amia calva*: *d. pmx.* — зуб, сидящий на предчелюстной кости; *N.* — носовая ямка; *p. antor.* — проц. antorbitalis осевого черепа (заштрихован); *p. qu.* — небно-квадратный хрящ (обозначен пунктиром); *p. mx.* — предчелюстная кость. На обоих рисунках показано отношение предчелюстной кости (о. прае-тахилляре) к небноквадратному хрящу, т. е. к верхней челюсти. У стерлядей видно, что предчелюстная кость (прае-тахилляре) со своим зубом (*d. pmx.*) сидит на небноквадратном хряще. У ильных рыб, также как и у прочих Holosteoidei (включая кистеперых и ископаемых палеонисцид), эти кости *p. mx.*, *d. pmx.* сидят на части осевого черепа *p. antor.* (из А. Н. Северцова)

14. У группы *Holosteoidei actinopterygii*, от которой непосредственно произошли ископаемые палеонисциды, панцирные щуки (*Lepidosteoidei*), ильные рыбы (*Amia*) и костистые рыбы в узком смысле этого слова (*Teleostei*), развитие пошло, как это мы только что отметили, в направлении нектонного, т. е. свободно плавающего, образа жизни; соответственно этому у них выработались особенности и организации, приспособленные к подвижному образу жизни в открытой воде, а именно прекрасно развитые плавники эврибазального типа (рис. 20), т. е. плавники с широким основанием,

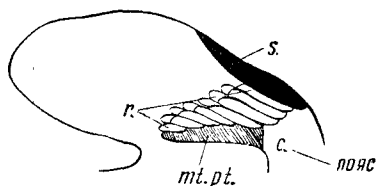


Рис. 20. Схематическое изображение грудного плавника рыб эврибазального типа: *с* — грудной пояс конечности; *mt. pt.* — метаптеригий плавника; *r* — плавниковые лучи; *s* — костный шип плавника. Лепидотрихии на рисунке не изображены (из А. Н. Северцова)



Рис. 21. Дорзальный плавательный пузырь, характерный для всех актиноптеригий: *int.* — кишечный тракт; *v. d.* — спинной плавательный пузырь (из Нормана)

состоящим из небольшого числа лучей (рис. 20), и сильно выраженным дистальным отделом, образованным многочисленными тонкими и гибкими лепидотрихиями; *incisura metapterygoidea* была слабо развита. У высших форм краниальный, т. е. обращенный к голове край грудных плавников, имевших первоначально горизонтальное расположение, повернулся в дорзальном направлении, так что сам плавник занял по отношению к оси тела косое, или наклонное положение, приблизившись таким образом к стенке туловища.

Вторым признаком, чрезвычайно характерным для всей группы *Holosteoidei actinopterygii*, является присутствие у них дорзального плавательного пузыря (рис. 21) (у всех представителей группы *Holosteoidei crossopterygii*, как это мы увидим ниже, имеется вентральный плавательный пузырь). Этому признаку, т. е. дорзальному или вентральному положению плавательного пузыря, мы придаем большое морфологическое значение, так как здесь идет речь до известной степени об изменении всего плана строения.

Плавательный пузырь рыб развивается как полый вырост кишечного канала, расположенный позади последней жаберной щели, и функционирует в качестве гидростатического, а у некоторых форм (двоякодышащие) и в качестве дыхательного аппарата.

Прежними авторами делались попытки вывести дорзальный, т. е. открывающийся в кишечник со спинной стороны, плавательный пузырь из вентрального, т. е. открывающегося в кишечник с брюш-

ной стороны плавательного пузыря (типичного для кистеперых рыб). При этом обычно принималось, что пузырь, лежащий первоначально вентрально, сначала сдвинулся в латеральном направлении, а затем уже занял дорзальное положение. В настоящее время, однако, точное изучение кровеносных сосудов и нервов плавательного пузыря актиноптеригий и легких кистеперых рыб показало нам, что эту гипотезу сдвигания приходится оставить и что дорзальный плавательный пузырь, так же как и вентральное легкое, произошли совершенно независимо друг от друга, так что эти два морфологических образования нельзя выводить одно из другого.

Новейшие исследования В. Васнецова (1928) и Л. Неймайера (1930) показали нам, что плавательный пузырь рыб филогенетически развивается из энтодермальных выпячиваний одной из задних пар жаберных мешков, по всей вероятности из 6-й пары, после того как наружное отверстие соответствующей жаберной щели уже закрылось. Можно предположить, что спинной (*Actinopterygii*) и брюшной (*Crossopterygii*) тип плавательного пузыря образовался путем дивергентной эволюции из спинного и брюшного отдела этой пары жаберных мешков. Это предположение стоит в полном согласии с характером и местом отхождения жаберных сосудов плавательного пузыря.

В общем можно сказать, что в группе *Holosteoidei actinopterygii* специфически «рыбья» организация постепенно достигла своего высшего совершенства и благодаря этому развился тип животных, сделавшийся (главным образом в лице костистых рыб) господствующим в водной среде: мы видим, что актиноптеригии распались на громадное число форм, с очень давнего времени заселивших и моря и пресные воды и приспособившихся к самым различным условиям водной жизни.

15. Вторая линия потомков, отделившаяся от общего ствола *Holosteoidei primitiva* и являющаяся промежуточной гипотетической группой между первичными *Holosteoidei* и группами происшедших от них двоякодышащих и кистеперых рыб, а также наземных позвоночных (*Quadrupeda*), получила название *Holosteoidei crossopterygii*. Эволюция этой группы пошла в совершенно ином направлении, чем эволюция *Holosteoidei actinopterygii*. Здесь, поскольку мы можем судить на основании организации известных нам ископаемых форм и на основании образа жизни современных форм, мы имеем группу рыб, очень рано приспособившихся к жизни в пресной и притом сравнительно мелкой воде, а также к жизни поблизости от берегов. На это указывает строение их плавников (главным образом грудных плавников) ясно выраженного стенобазального типа (рис. 22), т. е. плавников с чрезвычайно сильно развитой *incisura metapterygoidea* (на рис. 22 изображенной рядом светлых кружков), с узким основанием и прогрессивно развитым скелетом проксимального отдела. Эти своеобразные плавники в виде мясистых лопастей служили животным опорой при передвижении по дну между подводными растениями.

Вторым признаком, характеризующим *Holosteoidei crossopterygii* и отличающим их от группы *Holosteoidei actinopterygii*, является присутствие у них брюшного, т. е. открывающегося в кишечник с брюшной стороны, плавательного пузыря (рис. 23).

Обратимся теперь к ныне живущим потомкам этих двух промежуточных групп, а именно к потомкам *Holosteoidei actinopterygii*, с одной стороны, и *Holosteoidei crossopterygii* — с другой.

16. Что касается ныне живущих потомков *Holosteoidei actinopterygii*, то на их эволюции мы останавливаться не будем и только

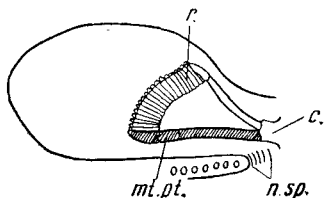


Рис. 22. Схематическое изображение грудного плавника рыб стенобазального типа: *c* — грудной пояс конечности; *mt.pt.* — метаптеригий; *n.sp.* — спинномозговые нервы плавника, *r* — плавниковые лучи. Рядом светлых кружочков изображена *incisura metapterygoidea*. Лепидотрихии на рисунке не изображены (из А. Н. Северцова)

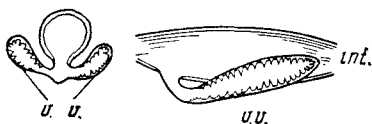


Рис. 23. Вентральный плавательный пузырь, характерный для всей группы *Holosteoidei crossopterygii*: *int.* — кишечный тракт; *u.u.* — парный брюшной плавательный пузырь (из Нормана)

отметим, что Гудрич разделяет их на три большие группы: *Amioidei* (*Amiades*), *Lepidosteoidei* (*Lepidostei*) и *Teleostei*, т. е. ильных рыб, панцирных щук и костистых рыб. Среди них наибольшее количество признаков примитивного строения предков сохранилось у так называемых панцирных щук, т. е. у *Lepidosteus*. Мы находим у них, например, ромбические космоидные чешуи на поверхности тела, образующие плотный панцирь, покровные кости и у личинок остатки плакоидных чешуй, т. е. наиболее примитивные формы чешуй. У ильных рыб (*Amia*) имеются уже типичные циклоидные чешуи типа *Teleostei*. Как у амий, так и у панцирных щук сохранились в грудных плавниках типичные метаптеригии с сидящими на них плавниковыми лучами. У тех и других имеется в кишечнике спиральный клапан, а в кровеносной системе *conus arteriosus*, что опять-таки является признаком примитивного строения этих форм. Таким образом, в этих двух группах рыб (ильные рыбы и панцирные щуки) мы находим целый ряд признаков строения их отдаленных предков, признаков, совершенно исчезнувших у современных костистых рыб.

Что касается этих последних, то они представляют собой прогрессивную и чрезвычайно богатую формами группу, современные

представители которой приспособились к самым разнообразным условиям существования в морских и пресных водах. Большинство костистых рыб сохранило нектонный образ жизни своих предков; при этом одни формы приспособились к жизни на поверхности воды, другие, так называемые абиссальные формы, к жизни на огромных глубинах (рис. 50, 51). Многие Teleostei приспособились к жизни на берегу или среди скал (рис. 35), многие стали бентонными животными, лежащими на дне (рис. 33, 34) или ползающими по дну (рис. 36). Некоторые Teleostei, ведущие прибрежный образ жизни, приобрели способность к передвижению по суше в поисках добычи.

Мы конечно не можем останавливаться на эволюции этой огромной группы рыб, но нам все же хотелось бы обратить внимание читателя на то, что морфологические и физиологические приспособления к чрезвычайно разнообразным условиям среды вызывают глубокие изменения в типичной организации костистых рыб и что изменения эти в огромном числе случаев совершенно непохожи на те, которые имели место в свое время у предков костистых рыб, когда они переходили к сходным, специализированным условиям существования.

17. От пресноводных бентонных Holosteoidei crossopterygii произошли три группы потомков: кистеперые рыбы, двоякодышащие рыбы и вероятные предки всех наземных позвоночных, т. е. группа промежуточных Quadrupeda.

Группа кистеперых рыб, или крассоптеригий в собственном смысле этого слова, обнимает собой главным образом палеозойские и мезозойские формы (Osteolepidoti, Coelacanthidae, Polypterini.). Все они достигли своего полного расцвета в позднем палеозое, когда распались на большое число форм; затем в течение мезозойской эры большая часть из них вымерла, и до нашего времени дожили только две формы: Polypterus и Salmoichthys, сохранившие многие черты своей примитивной организации в сравнительно мало измененном виде. У них сохранились, например, до сих пор рудиментарные плакоидные чешуи. Что касается до органов движения крассоптеригий, то у них имеются парные грудные плавники резко выраженного стенобазального типа с глубокой incisura metapterygoidea (рис. 22). При исследовании истории развития парных плавников Polypterus'a (Беджет, 1907; А. Н. Северцов, 1923) обнаруживается, что симметричный, снабженный мясистой лопастью и лучами, расположенными симметрично вокруг основной части, плавник этот произошел из однорядного (унисериального) архиптеригия, построенного по тому же типу, что и грудные плавники селакхий и ганоидов. По всей вероятности, так же развивались и двурядносимметричные (бисериальные) плавники ископаемых крассоптеригий. Чрезвычайно характерным скелетным образованием для крассоптеригий является присутствие у них особых горловых или югулярных пластинок, заменяющих лучи жаберной перепонки и несомненно филогенетически развившиеся (Тэт Реган,

1904) из пластинчатых лучей этой перепонки, которые мы находим еще у древнейших актиноптеригий. Наконец, у современных кистеперых рыб имеется вентральный плавательный пузырь (рис. 23), являющийся не только гидростетическим органом наподобие плавательного пузыря актиноптеригий, но функционирующим также в качестве дополнительного органа воздушного дыхания.

18. Вторая линия потомков *Holosteoidei crossopterygii*, а именно двоякодышащие рыбы (*Dipnoi*), отделились от общего ствола *Holosteoidei crossopterygii* на очень ранней стадии эволюции этих

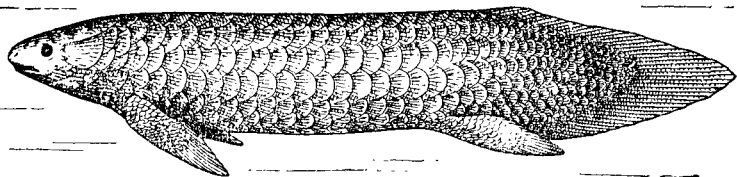


Рис. 24. Типичный представитель группы двоякодышащих (австралийская форма) — *Neoceratodus forsteri* (из А. Гюнтера)

последних, по всей вероятности еще в девоне. Во второй половине палеозоя они достигли наибольшего расцвета, после чего стали довольно быстро вымирать. В настоящее время двоякодышащие рыбы представлены только тремя видами: австралийский *Neoceratodus* (рис. 24), африканский *Protopterus* и американский *Lepidosteus*; таким образом, дипнои представляют собой очень древнюю группу.

Чрезвычайно интересно, что они специализировались еще на примитивной стадии своей эволюции и сохранили поэтому наряду с признаками специализации черты весьма низкой организации своих предков. Такими примитивными чертами являются, например, присутствие хорды, хорошо развитый хрящевой скелет, позвоночник, в котором еще не развиты тела позвонков, примитивный мозг и т. д. Вместе с тем, однако, у них развились и специальные приспособления к их своеобразному новому образу жизни, т. е. к жизни в болотистых водах с гниющими водорослями и к определенному роду пищи. Приспособлением к новому образу жизни является образование у них парных плавников, первично построенных по типу двустороннего (бисериального) архиптеригия, т. е. плавников, состоящих из одного ряда удлинненных члеников, к которым с обеих сторон прикреплялись плавниковые лучи; затем развитие наряду с дыханием при помощи жабр также и воздушного дыхания, т. е. превращение плавательного пузыря в легкие, и связанные с этими преобразованиями изменения, имевшие место в кровеносной системе. Приспособление к определенному роду пищи (рако-

образные и моллюски) вызвало своеобразные изменения в ротовом скелете дипной: их небоквадратный хрящ плотно сросся с осевым черепом, а многочисленные мелкие зубы срослись между собой, образуя немногие большие зубные пластинки, приспособленные к размельчению твердой скорлупы упомянутых ракообразных и моллюсков. Мы считаем, что первичными были именно изменения в ротовом аппарате. Мы имеем все основания предполагать, что именно эта ранняя специализация дипной, т. е. их приспособленность к определенной жизни и к определенному способу питания, и явилась причиной, почему современные нам двоякодышащие могли удержаться в своем строении черты примитивной организации своих предков. С другой стороны, та же специализация, сама по себе полезная и целесообразная, остановила их прогрессивную эволюцию и была, по-видимому, причиной того, что эта группа животных несмотря на целый ряд особенностей, делавших ее способной к амфибийному образу жизни и к превращению в сухопутные формы, не пошла по этому пути и оказалась неспособной к дальнейшей прогрессивной эволюции.

19. Другая ветвь потомков *Holosteoidei crossopterygii*, а именно предки амфибий (стегоцефалов), гораздо менее специализованные, оказались способными к такому превращению и к переходу на сушу.

Взгляды различных авторов относительно происхождения наземных позвоночных, в особенности же относительно происхождения стегоцефалов, в настоящее время все еще расходятся: многие зоологи и сравнительные анатомы (Сэмон, Браус, Боас, Гудрич, Нэф, Фюрбрингер) придерживаются того мнения, что первичные амфибии, т. е. стегоцефалы, происходят от двоякодышащих рыб, большинство же палеонтологов (Осборн, Грэгори, Смитс Вудвард, Муди, Ватсон) склоняются скорее к тому, чтобы производить их от кистеперых рыб. Однако все они согласны между собой в том, что никакие другие группы рыб, т. е. ни эласмобранхии, ни хрящевые, ни костные ганоиды, ни тем более костистые рыбы не могут отнюдь рассматриваться как непосредственные предки.

Много фактов говорит в пользу и той и другой гипотезы, но еще большее количество фактов, на которых мы здесь, конечно, останавливаться не будем, решительно говорит против обеих. Мы лично считаем, что *Quadrupeda* произошли от какой-то нам еще палеонтологически не известной, очень примитивной формы, близко стоящей к общим стенобазальным предкам кистеперых и двоякодышащих рыб<sup>1</sup>. Назовем ли мы когда-нибудь эту общую прародительскую форму именем *Crossopterygii* или именем *Dipnoi* — в настоящее время еще трудно решить, да и вряд ли это может иметь существенное значение. Палеонтологические исследования последних лет пролили новый свет на вопрос о происхождении наземных позвоноч-

---

<sup>1</sup> A. N. Sewertzoff. Der Ursprung der Quadrupeda Paläont. Zeitschr., 1926.

ных и прежде всего на вопрос о времени ответвления предков амфибий от рыб. Благодаря изучению ископаемых форм, открытых в девонских отложениях Восточной Гренландии, удалось установить целую группу верхнедевонских форм, являющихся близкими родичами непосредственных предков стегоцефалов. Эти новые формы названы ихтиостегами и подробно исследованы шведским ученым Саве-Содербергом<sup>1</sup>.

К сожалению, найдены только черепа этих животных и совершенно не найдено остальных частей их скелета. Особенно жаль, что не сохранилось скелета конечностей, так что мы ничего не знаем о способе передвижения этих форм. Строение черепа ихтиостегов гораздо более примитивно, чем строение черепа более поздних стегоцефалов. Так, например, наружные ноздри у ихтиостегов помещались на нижней поверхности черепа.

На основании сравнения черепа ихтиостегов с черепами примитивных кроссоптеригиев автор приходит к выводу, что у рыбообразных (палеонтологически еще не открытых) предков позвоночных череп состоял из большего числа костей, чем череп известных нам кистеперых рыб. Эти рыбообразные предки стегоцефалов жили в эпоху нижнего девона или даже силура. Ихтиостегоидные предки стегоцефалов ответвились от них в среднем девоне, а в верхнем девоне жили известные нам ихтиостегиды, от родичей которых и произошли каменноугольные стегоцефалы.

Сравнительноанатомические исследования дополняют эти палеонтологические данные и позволяют сказать, в чем состояли изменения строения, сопровождавшие переход водных предков наземных позвоночных к наземному образу жизни.

Наиболее существенные изменения касаются, конечно, органов движения, т. е. скелета и мускулатуры конечностей: плавники, приспособленные как для плавания, так и для ползания по дну мелководных водоемов, превратились в настоящие лапы, в членистые, пока еще семипалые конечности, а плавниковые мускулы в соответствии с новоприобретенной функцией дифференцировались и усилились: из туловищных миотомов развилась новая, уже вторичная, мускулатура, соединяющая плечевой пояс конечностей с туловищем<sup>2</sup>.

Далее повысилась подвижность головы, так как развилось подвижное сочленение черепа с позвоночником, образовались типичный таз и крестец, изменилось строение хвоста и редуцировались непарные плавники. Вентральный плавательный пузырь превратился в настоящие легкие с гортанью и трахеями, а в зависимости от этого изменилось строение жаберного аппарата и развились новые воздушные пути через хоаны, что имело громадное значение как

<sup>1</sup> G. S ä v e - S ö d e r b e r g h. Preliminary note on devonian Stegocephalians from East Grenland. Copenhagen, 1932.

<sup>2</sup> A. N. Sewertzoff. Studien über die Entwicklung der Nerven, Muskeln, und des Skeletts der Extremitäten der Tetrapoda. «Бюлл. О-ва испытателей природы». М., 1908.

для функции дыхания, так и для функции обоняния. Наконец, коррелятивно со всеми этими изменениями изменилось и строение головного мозга и периферической нервной системы.

Все эти изменения сделали возможным для предков наземных позвоночных, бывших до сих пор типично водными животными, пребывание на берегах водоемов, сначала лишь факультативное, вынужденное, во время жаркого времени года, а затем все более и более постоянное, когда эти животные уже окончательно приспособились к жизни на поверхности земли. Эта группа потомков *Holosteoidei crossopterygii*, т. е. группа *Quadrupeda*, или, как ее еще иначе называют, *Tetrapoda*, в противоположность двоякодышащим и кистеперым в собственном смысле этого слова оказалась в высшей степени способной к дальнейшей прогрессивной эволюции. Ее потомки: амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие, заселили всю сушу, а часть их вторично переселилась в водную среду (крокодилы, черепахи, ихтиозавры, плезиозавры, китообразные и т. д.).

В наши задачи не входит разбор дальнейшей эволюции высших позвоночных. Мы остановились на группе низших позвоночных (*Acrania*, *Cyclostomata*, *Pisces*) как на материале, нам наиболее известном по личным исследованиям, ибо мы считаем, что лично проработанный материал дает автору возможность направлять дальнейшее исследование в ту сторону, откуда он ждет наибольших теоретических результатов, и главное — дает ему возможность овладеть им в гораздо большей степени, чем это он мог бы сделать на основании тех сведений, конечно, совершенно необходимых самих по себе, которые он может почерпнуть из текущей литературы.

Здесь мы очень коротко и схематично изложили основные черты эволюции рыб в том виде, как она нам представляется при настоящем состоянии наших сведений. Само собой разумеется, что многое в этой картине эволюционного процесса является гипотетическим, но мы имеем полное основание думать, что основные ее черты соответствуют действительности. Так как ход эволюции и взаимные отношения рассмотренных нами групп чрезвычайно сложны, то для облегчения читателя я резюмирую полученные нами результаты в виде вышеприведенной схемы родословного древа (рис. 25).

Прежде чем идти далее, отмечу, однако, один общий вывод, который можно сделать на основании только что изложенных исследований. Исследования эти говорят в пользу монофилетического взгляда на эволюционный процесс, а не в пользу гипотезы полифилии. В этом отношении и я прихожу на основании филогенетического исследования, сделанного на возможно обширном сравнительноморфологическом материале и при учете данных палеонтологии, к тому же результату, к которому приходят относительно вопроса об эволюции низших позвоночных палеонтологи Осборн (1918), Абель (1919) и большинство сравнительных анатомов, работавших над этим вопросом. Я отмечаю этот результат потому, что в современной литературе, главным образом со стороны авторов не занимавшихся специально филогенетическими исследования-

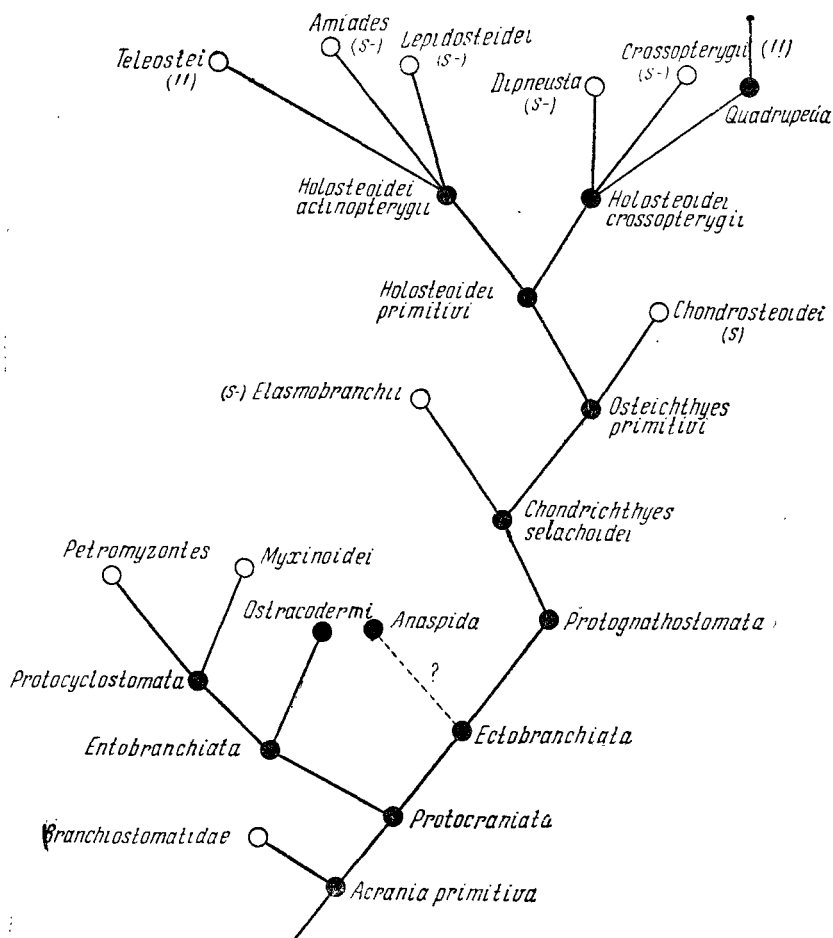


Рис. 25. Схематическое изображение родословного дерева низших позвоночных. На этом рисунке в виде обычной схемы родословного дерева представлены вероятные, по нашему мнению, филогенетические соотношения между различными родоначальными группами низших позвоночных. В это родословное дерево помещены также и гипотетические промежуточные формы, такие как, например, Protocraniata, Entobranchiata, Ectobranchiata и прочие, т. е. такие формы, строение которых нами восстановлено на основании сравнительноморфологического исследования, но от которых не сохранилось палеонтологических остатков. Черными кружками обозначены вымершие группы животных, светлыми кружками обозначены группы, дожившие до нашего времени. Восклицательным знаком (!) обозначены группы, не обнаруживающие признаков вымирания, знаком минус (-) — близкие к вымиранию группы, буквой *s* обозначены идиоадаптивные или специализованные группы, двумя восклицательными знаками (!! — прогрессивные современные группы. Исходной формой для всех черепных позвоночных являются гипотетические первичные бесчерепные (*Acrania primitiva*), сегментированные бесчерепные позвоночные животные с довольно большим числом жаберных щелей, открывавшихся непосредственно в наружную среду, животные без дифференцированного мозга, без органов высших чувств; пита-

ми, высказывается мнение, что позвоночные в целом и отдельные группы позвоночных произошли от многих корней, что сходство их зависит от конвергенции признаков и т. д. Наше исследование приводит нас к прямо противоположному результату, а именно к убеждению, что по мере того, как мы углубляемся в прошлое, корни родословного древа постепенно сближаются друг с другом; таким образом, по мере того, как наше исследование становится детальнее, монофилетическая гипотеза становится все более и более вероятной.

ние пассивное. От первичных бесчерепных в одну сторону ответвились бесчерепные (Branchiostomatidae), у которых развились околожаберная полость и большое число жаберных щелей и современным представителем которых является ланцетник, в другую сторону гипотетические Protocraniata, общие предки всех черепных животных, у которых питание осталось пассивным (околоротовое кольцо), но развился зачаточный череп и органы высших чувств; жаберных щелей у Protocraniata было около двадцати, ряд жабер доходил до самого рта.

От Protocraniata произошли Entobranchiata, у которых развились жаберная решетка и энтодермические жаберные мешки и лепестки. У непосредственных потомков энтобранхиат, т. е. у первичных круглоротых (Protocyclostomata), пассивное питание заменилось активным, причем ротовое кольцо сохранилось и на нем развились роговые зубы; передние жаберные щели закрылись, а передние части жаберной решетки превратились в части сосущего ротового скелета. От протоциклостом произошли две ныне живущие группы круглоротых — миноги и миксины. Эти ветви потомков протокраниат являются группами, развивавшимися в направлении идиоадаптивной эволюции.

В другую сторону от протокраниат ответвились эктобранхиаты, у которых жаберные дуги расчленились на типичные для гнатостом отделы и развились эктодермические жаберные лепестки. У их потомков, первичных челюстных рыб (Protognathostomata), развились плакоидные чешуи; их передние жаберные щели закрылись и передние жаберные дуги превратились в губные хрящи и в челюстную и подъязычный аппарат. Парных плавников у них еще не было. Филогенетических отношений Anaspida к эктобранхиатам, которые, может быть, являются их отдаленными предками, я пока еще установить не берусь. Несомненными потомками первичных гнатостом можно считать Chondrichthyes selachioidei, по ряду признаков близких к эласмобранхиям, но в некоторых отношениях, например по строению парных плавников, которые развились впервые в этой группе, и по строению позвоночника, гораздо более примитивных, чем известные нам акулы и скаты. От Chondrichthyes selachioidei путем идиоадаптаций и ценогенезов произошли современные акуловые рыбы (Elasmobranchii), сохранившие целый ряд анцестральных примитивных признаков, и предки всех рыб с костным скелетом (Osteichthyes primitivi). Потомки Osteichthyes primitivi в свою очередь распались на две ветви: на хрящевых ганоидов (Chondrosteioidei), сохранивших много примитивных признаков своих селакхондных предков, и на Holosteioidei primitivi, являющихся прогрессивной ветвью. Последние распались на две прогрессивные ветви: Holosteioidei actinopterygii и Holosteioidei crossopterygii. Holosteioidei actinopterygii распались на три группы: на прогрессивную группу биологически процветающих костистых рыб (Teleostei) и на две идиоадаптивные, по-видимому, близкие к вымиранию группы американских панцирных шук (Lepidosteioidei) и американских же панцирных ильных рыб (Amiades). Здесь же, где-то поблизости от Holosteioidei actinopterygii, должны находиться и палеонисциды, в нашу схему не помещенные. От Holosteioidei crossopterygii также произошли три ветви потомков: специализированные и близкие к вымиранию двоякодышащие (Dipneusta) и кистеперые (Crossopterygii) и резко прогрессивная группа первичных четвероногих животных (Quadrupeda), являющихся родоначальниками всех наземных позвоночных; от нее начался новый ряд прогрессивных форм

### III. ПУТИ, КОТОРЫМИ ДОСТИГАЕТСЯ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС

Анализируя какую-либо крупную группу животных с морфологической точки зрения, мы неизбежно приходим к выводу, что ее филогенетическое развитие в общем и целом представляет собой приспособительный процесс и что ее биологический прогресс определяется в конечном итоге филогенетическим развитием отдельных приспособлений. При этом в качестве приспособлений мы обозначаем такие видоизменения структуры и функций органов, которые оказываются биологически полезными животным при всех изменениях, происходящих в окружающей их среде. Рассмотрим теперь несколько ближе характер этих приспособлений.

Как известно, попытки классификации приспособлений делались не раз. Так, Л. Плате в своей известной книге об эволюции<sup>1</sup> дает следующую классификацию главных типов приспособлений животных. Он рассматривает как приспособления:

I. Единство индивидуальной организации, или коррелятивная целесообразность. Этим термином Плате обозначает гармоничную приспособленность всех органов сложного организма друг к другу, благодаря которой функции одного органа, например почек, целесообразно координированы с деятельностью целого ряда других органов (например, кровеносной системы, других желез организма и т. д.). Только полная координация всех частей организма и делает его жизнеспособным.

II. Целесообразность строения, или внутренняя целесообразность — приспособление строения одних органов к строению других: расположение чувствующих клеток в органах чувств, расположение костных перекладин в длинных костях, благодаря чему получается способность к наибольшему сопротивлению при наименьшем весе, присутствие клапанов в сердце и сосудах позвоночных, определяющих направление тока крови, и многие другие особенности животных.

<sup>1</sup> L. Plate. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, 1913; см. также Л. Плате. Эволюционная теория. М., 1928.

III. Наружная целесообразность, под которой Плате подразумевает все приспособления тела животных к условиям окружающей живой и неживой природы, т. е. приспособления к жизни в воде и на суше, близ берега или в открытом море, на поверхности или в абиссальных глубинах, при свободном образе жизни или при паразитическом и т. д.

IV. Рефлекторная и инстинктивная целесообразность при нормальных условиях жизни, т. е. приспособительные реакции организма на простые или сложные раздражения, исходящие из внешней среды или зависящие от изменений состояния собственного тела (выделение желудочного сока при введении пищи, сокращение зрачка при усилении светового раздражения, половые инстинкты самцов и самок животных и т. д.).

V. Санаторная или регуляторная целесообразность: деятельность лейкоцитов при бактериальных болезнях, выделение антитоксинов, агглютининов и преципитинов, регенерация утраченных частей организма и т. д.

VI. Функциональная целесообразность (способность активных органов усиливаться при усиленном функционировании, ослабевать при отсутствии деятельности).

VII. Приспособления к поддержанию жизни вида: желточные и белковые железы, совокупительные аппараты, обеспечивающие внутреннее оплодотворение, органы, служащие для откладывания яиц в защищенных местах.

VIII. Эмбриональная целесообразность, обнимающая бесчисленные приспособления эмбрионов к условиям эмбриональной жизни (амнион, аллатоис, приспособления к перевариванию желтка и т. д.) и к гармоничному развитию органов взрослого животного.

Я позволил себе привести классификацию Плате, во-первых, чтобы дать понятие о той точке зрения, с которой обычно рассматриваются приспособления, во-вторых, чтобы напомнить читателю о том громадном разнообразии целесообразных изменений, которые произошли в организации животных в течение эволюционного процесса.

Г. Ф. Осборн в своей интересной книге о происхождении и эволюции жизни<sup>1</sup> дает такой обзор целесообразных изменений организмов:

«I. Приспособления (adaptations), находящиеся в соотношении с окружающей средой: дыхательные, обонятельные, зрительные, слуховые, статические функции и органы — координированы и соотносительны (correlative) с изменениями света, тепла, влажности, сухости, вызванными миграциями индивидуума или изменениями среды.

II. Приспособления, представляющие собой внутренние корре-

<sup>1</sup> H. F. Osborn. The origin and evolution of life on the theory of action, reaction and interaction of energy, 1918.

ляции: корреляции и координации роста и функций внутренних органов следствие внутренней секреции, действия энзимов и нервной системы.

### III. Приспособления к питанию:

1. Неорганическими веществами.

2. Бактериями.

3. Протофитами, водорослями и т. д.

4. Одноклеточными животными.

5. Высшими растениями (травоядное питание).

6. Высшими животными (хищный образ жизни).

7. Паразитарное питание: на поверхности или внутри растений и животных.

### IV. Приспособления к индивидуальному состязанию и подбору (selection).

А. Подбор, касающийся вариаций, ректиградаций, мутаций, происхождения и развития единичных признаков, пропорций и т. д.

В. Подбор, касающийся всех органов размножения, первичных и вторичных.

В. Приспособления, касающиеся расового состязания и подбора, касающиеся главным образом всех органов движения, нападения и защиты, внутреннего и внешнего скелета; также скорости размножения».

Путем сопоставления громадного палеонтологического и зоологического материала Осборн пришел к важному выводу, что эволюция животных сводится к эволюции их признаков, т. е. что различные признаки эволюируют в значительной степени независимо друг от друга. Он пришел также к выводу, что всякая крупная группа животных, попавшая в благоприятные условия существования и сильно размножившаяся, начинает расселяться, захватывая новые географические участки. Попадая при этом в новые условия существования, потомки исходной формы приспосаблиются к ним, и те органы их, которые имеют непосредственное отношение к этим новым особенностям внешней среды, приспосаблиются к новым условиям и изменяются в соответственных направлениях. В результате этого оказывается, что один и тот же орган предков у потомков, перешедших к равным условиям существования, принимает весьма разнообразные формы и что строение его делается весьма различным у разных потомков исходной формы. Другими словами, эволюция его идет в весьма различных направлениях, соответствующих различным средам обитания. Мы знаем, например, что предки всех млекопитающих первоначально были типично стопоходящими пятипалыми животными (рис. 26, А); некоторые из их потомков, приспособившиеся к средам, где было важно быстрое передвижение по более или менее ровной и твердой почве, приспособились к бегающему способу передвижения и у них развилась сначала пальцеходность (конечности опираются на землю концами пальцев), а затем краевые пальцы их редуцировались и когти превратились в ко-

пыта, приспособленные к очень быстрому бегу — парнопалые и непарнопалые копытные (рис. 26, В). У других потомков первичных пятипалых стопоходящих млекопитающих, именно у тех, которые перешли к береговому образу жизни, конечности изменились в дру-

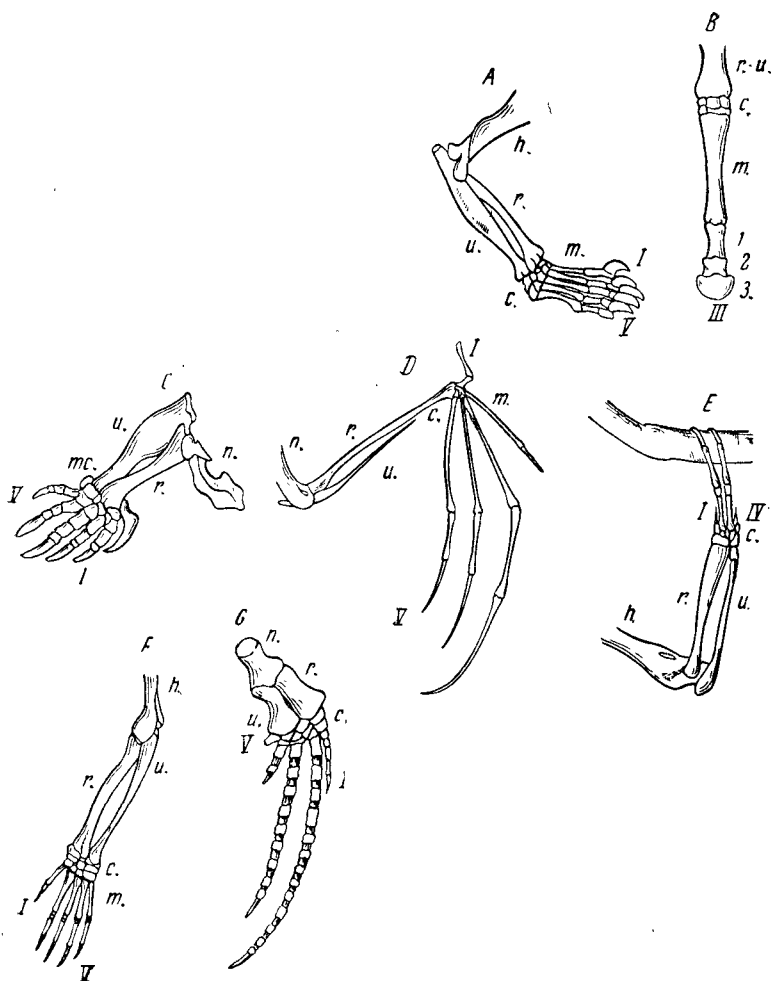


Рис. 26. Примеры идиоадаптивной радиации, т. е. изменений передней конечности различных млекопитающих в зависимости от приспособления к тем или иным условиям окружающей среды. А — типичная стопоходящая конечность носухи (*Nasua socialis*). В — пальцеходная конечность лошади. С — типично роющая конечность крота. D — летающая конечность летучей собаки. Е — тип лазающей конечности ленивцев. F — тип хватательной конечности обезьяны. G — типичная плавающая конечность кита; h. — humerus, c. — carpalia, m. — metacarpalia, r. — radius, u. — ulna, I — V пальцы

гом направлении и приспособились к плаванию, превратившись в ласты типа тюленей и моржей. При переходе к чисто водному образу жизни они превратились в ласты китов (рис. 26, *G*), кашалотов и дельфинов, совершенно не пригодные к передвижению на суше, но прекрасно приспособленные к плаванию. При переходе к жизни на деревьях мы находим, что стопоходящая пятипалая конечность превращается в конечность лазающего типа, причем когти делаются ногтями, и первый палец руки и ноги приобретает способность противопоставляться другим пальцам (хватательная конечность лемуров и обезьян — рис. 26, *F*); другой тип лазающей конечности развился у ленивцев (рис. 26, *E*). При переходе от лазания по деревьям к прыжкам с дерева на дерево, а затем к скольжению по воздуху (парашют белок-летяг), наконец, к летанию конечности того же исходного типа снова изменяются и превращаются в крылья летучей мыши, летучих собак (рис. 26, *D*) и т. д. Далее приходится упомянуть о приспособлении конечности млекопитающих к роющему образу жизни (лапы кротов (рис. 26, *C*), слепышей, сумчатых кротов и т. д.).

Аналогичную адаптивную радиацию мы находим, если возьмем приспособления млекопитающих к различным видам пищи (зубы хищных, насекомоядных, травоядных, плотоядных и т. д.). На этих примерах мы видим, что животные приспособляются к самым разнообразным условиям, причем захватывают все свободные места в природе, а также и то, что организация их оказывается настолько пластичной, что приспособляется даже к мелким особенностям среды, в которой они живут.

Если мы сопоставим между собой эту классификацию приспособительных изменений организмов Осборна с выше приведенной нами классификацией Л. Плате, то нам совершенно ясно станет та точка зрения, с которой эти приспособления рассматриваются авторами. Внимание авторов обращено главным образом на их целесообразность и на соотношения между различными органами и функциями животного и другими функциями и органами того же животного или животных другого пола в различные эпохи их жизни или на соотношение между различными органами и функциями животных и различными сторонами окружающей среды. Осборн, несколько расширяя понятия приспособления, вводит в свой обзор и способы, посредством которых совершается эволюция. Но к вопросу о целесообразных изменениях можно подойти и с другой точки зрения, а именно поставить вопрос о том, как различные приспособительные изменения отражаются на дальнейшей эволюции животных.

Здесь мы поставим этот вопрос в первую очередь по отношению к проблеме прогрессивной эволюции и будем основываться в наших выводах главным образом на материале, приведенном в предыдущей главе.

Но прежде чем перейти к обсуждению этой проблемы, нам во

избежание недоразумений надо спросить себя о том, какими признаками характеризуется прогрессивная эволюция животных, так как именно здесь встречается довольно большая неопределенность в понимании этого вопроса различными авторами: иные считают всякое новое приспособление животных к окружающей среде за прогрессивное изменение, другие (например некоторые генетики) признают, что вообще всякий новый признак независимо от его приспособленности к окружающим условиям является прогрессивным, третьи, наконец, считают, что вообще прогрессивной эволюции не происходит, так как всякое животное независимо от сложности и высоты его организации вполне приспособлено к условиям своего существования. Это различие во взглядах зависит в значительной степени от смещения биологической и морфологической стороны эволюционного процесса.

Вдумываясь в характер приспособительной эволюции, мы находим два различных типа прогресса, а именно прогресс биологический и прогресс морфофизиологический, т. е. изменение образа жизни и изменение строения и функции животных. Остановимся более подробно на разборе этих двух чрезвычайно важных понятий.

Если мы видим, что какая-либо группа животных находит обильный корм, быстро и свободно размножается, мало истребляется врагами и благодаря этому сильно увеличивается численно, т. е. если население местности, где живет данный вид, становится гуще; если этот вид в течение последующей своей эволюции расселяется и захватывает новые ареалы распространения; если, наконец, данный вид при этом процессе численного увеличения и расселения распадается на более мелкие таксономические группы, т. е. на целый ряд разновидностей, которые стремятся в свою очередь превратиться в новые виды, то для нас совершенно ясно, что данная группа животных изменяется в прогрессивном направлении и этот прогресс имеет биологический характер. Это имеет тот смысл, что самые изменения, благодаря которым достигается биологический прогресс, могут идти не только в сторону осложнения организации, но и в сторону ее упрощения. Мы знаем, что в одних случаях увеличение численности достигается прогрессирующим осложнением организации, а в других — те же результаты достигаются благодаря тому, что данные животные превращаются в паразитов, и организация их упрощается. Мы имеем здесь дело с очень общим чисто биологическим принципом. Биологический прогресс характеризуется, таким образом, следующими признаками: 1) численным увеличением особей данной систематической группы, 2) прогрессирующим расселением, т. е. захватом новых ареалов обитания и 3) распадением, по мере того как животные попадают в новые условия существова-

ния, на подчиненные систематические единицы (разновидности, группы и т. д.).

Понятие биологического прогресса станет еще более ясным, если мы сопоставим его с прямо противоположными ему процессами, каковыми являются: численное уменьшение особей данной группы, сужение ареала распространения и уменьшение числа подчиненных таксономических групп. Эти явления приводят при своем продолжении к вымиранию данной группы животных. Совершенно ясно, что биологический прогресс есть неперенное условие победы любой данной группы в борьбе за существование и что противоположное ему понятие есть вымирание данной систематической группы.

Как мы это увидим ниже, биологический прогресс достигается различными путями, т. е. различными способами морфологических изменений, из которых каждое представляет собой приспособительное, т. е. биологически полезное для каждого данного животного, изменение строения и функции организма.

Мы различаем четыре вида морфофизиологических изменений, в равной степени ведущих к победе в борьбе за существование:

1. Морфофизиологический прогресс, или ароморфозы, т. е. приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается.

2. Идиоадаптации, т. е. приспособительные изменения, при которых энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается.

3. Ценогенезы, т. е. приспособительные изменения зародышей (и личинок) животных, при которых общая энергия жизнедеятельности и строения взрослых потомков не изменяются, но возрастает число потомков.

4. Общая дегенерация, т. е. приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается.

С логической точки зрения по сравнению с биологическим прогрессом все эти четыре способа имеют подчиненное значение. Таким образом, и морфофизиологический прогресс, понятие которого так часто смешивалось с понятием биологического прогресса, на самом деле представляет собой лишь частный случай биологического прогресса, лишь один из способов, которыми этот последний достигается.

Обычно биологи придерживаются следующего взгляда на жизнь животных в их естественной обстановке: принимается, что каждый вид животных достигает очень быстро своей нормальной численности, которая регулируется разнообразными проявлениями естественного отбора, вследствие которого довольно значительное число неприспособленных к обычным условиям особей ежегодно погибает, а приспособленные особи выживают. Это нормальное для данной местности число особей остается более или менее постоянным в течение долгого промежутка времени, и мы в зависимости от

«Встречаемости» особей данного вида говорим, что данное животное в данной местности является редким, обыкновенным или частым. Мы принимаем, что если условия меняются к лучшему для данного вида, то численность его возрастает, если они меняются к худшему, то он становится редок, и если ухудшение продолжается, то вид вымирает. В первом издании этой книги (1925) я также придерживался этих взглядов, теперь же на основании новых исследований<sup>1</sup> эти взгляды в некоторых отношениях мне приходится изменить.

Численные закономерности жизни и эволюции видов удалось выяснить путем статистических исследований над численностью охотничьих и промысловых млекопитающих, птиц и отчасти рыб, произведенных в последнее время и далеко еще не законченных. Ввиду того, что обобщения, сделанные до сих пор, построены на недостаточном материале, нам приходится считать их лишь за «первое приближение»: выводы эти являются рабочими гипотезами, подлежащими дальнейшей проверке. После этих оговорок приступим к изложению этих выводов.

По данным летних учетов гатчинского охотничьего хозяйства (куропатки, тетерева и дикие козы) за период с 1886 по 1909 г. изменение численности животных протекало следующим образом<sup>2</sup>. В 1886 г. число родителей было невелико (около 100), число потомков — около 500. До периода размножения следующего года дожило всего около 200 особей, старых и молодых, которые приступили к размножению и весной этого года повысили численность стада до 1200 особей, из которых зиму 1887/88 г. пережило несколько более 200 особей (старых и молодых). Другими словами, мы видим, что в течение года за зимние месяцы вымирал значительный процент народившихся особей. В последующие годы мы видим ту же убыль молоди, и можно сказать, что от неблагоприятных условий зимнего времени и истребления хищниками погибает большое число народившейся в данном году молоди. Статистические исследования над охотничьими птицами (куропатки, тетерева, рябчики, глухари) показали, что у птиц вымирает около 90% особей из поколения данного года. Мы видим, таким образом, что здесь борьба за существование очень интенсивна и что приспособленными к обычным условиям существования оказывается около 10% из народившихся в данном году особей. У млекопитающих ежегодная гибель народившихся, судя по данным, полученным относительно промысловых охотничьих зверей, меньше, а именно от 50 до 70%, что объясняется большей, чем у птиц, приспособленностью детенышей (живородность млекопитающих и заботы родителей о детенышах, питание молоком матери и т. д.).

<sup>1</sup> Я имею в виду исследования Элтона, Вольтерры, Пирля, С. А. Северцова, Е. Смирнова и др.

<sup>2</sup> С. А. Северцов. О взаимоотношении между продолжительностью жизни различных видов млекопитающих. «Изв. АН СССР, 1930, вып. 2. Его же. К вопросу о динамике стада у позвоночных. Там же. 1933, вып. 7.

Мы видим, таким образом, что у млекопитающих и у птиц процент гибели молоди довольно высок. Ихтиологические исследования пресноводных рыб наших рек по данным различных ихтиологов показали, что он значительно выше у этих животных, так что мы можем сказать, что высшие позвоночные и биологически стоят выше рыб. У рыб процент гибели молодых очень велик, именно у лососевых рыб на 100 000 икринок доживает до взрослого состояния около 40, у воблы около 15 экземпляров, т. е. в одном случае 0,04%, в другом 0,015% народившихся особей. Таким образом, мы видим, что у этих форм процент выживания ничтожен по сравнению с птицами и млекопитающими.

Интенсивность борьбы за существование, т. е. вымирание особей за период от рождения до половой зрелости, в группах рептилий и амфибий мало исследована: на основании имеющихся, правда лишь отрывочных, данных мы можем принять, что процент выживания у рептилий больше, чем у рыб, но меньше, чем у птиц и млекопитающих — он равняется около 2—3. У амфибий процент выживания меньше 1. На основании приведенных цифр мы видим, что естественный отбор, т. е. истребление недостаточно приспособленных особей данной популяции, очень суров у низших форм и менее интенсивен у представителей высших классов. Но и у этих последних переживает лишь незначительный процент народившейся молоди — у птиц — 10, у млекопитающих — 30—50.

Биологические исследования показывают, что истребление зависит от очень разнообразных условий органической и неорганической среды (враги, конкуренты, количество добычи, пища, условия климата и т. п.). Часть молоди гибнет элиминативно, так как гибель их зависит от неблагоприятных условий среды, для избежания которых у эмбрионов и личинок еще не развились защитные приспособления, так что при наступлении неблагоприятных условий происходит массовая гибель. Но по мере дальнейшего развития индивидуума эти способствующие выживанию особей приспособления развиваются все больше и в результате с каждой последующей стадией развития все большее число молоди избегает гибели. По мере приближения к периоду зрелости коэффициент смертности молодых особей постепенно снижается и приближается к коэффициенту смертности взрослых.

Таким образом, мы видим, что подбор, т. е. переживание наиболее приспособленных к данным условиям существования особей, осуществляется главным образом в течение эмбрионального периода и периода молодости данного поколения до периода размножения и что сравнительно лишь незначительный процент истребления падает на взрослое состояние. Это вполне согласуется с принимаемой нами теорией филэмбриогенеза, по которой эволюция взрослых животных происходит путем накопления благоприятных наследственных изменений (мутаций), имеющих место в течение эмбрионального периода и периода молодости животных.

Мы уже говорили о том, что число производителей с каждым годом увеличивается и через определенное количество лет (для серой куропатки, например, через семь лет) оно доходит до некоторого максимума, определяемого биологической вместимостью данного ареала обитания. После этого численность стада обыкновенно падает, уменьшаясь почти вдвое, а затем она начинает снова нарастать, после чего наступает новая депрессия числа особей. Сравнительное исследование изменения числа особей у промысловых охотничьих животных показало, что такие периодические депрессии численности животных, водящихся в данном ареале, — явления постоянные и что они повторялись через приблизительно одинаковые промежутки времени. Эти массовые гибели зависят от неблагоприятных для промысловых птиц и млекопитающих изменений неорганической среды (изменений климата, наводнений, глубоких снегов и сильных засух и т. д.) или от периодически повторяющихся эпизоотий. Как известно, эти неблагоприятные для населяющих данную местность животных условия повторяются через определенные и характерные для каждого вида промежутки времени, между которыми лежат периоды, в течение которых животные беспрепятственно размножаются, причем численность их возрастает в геометрической прогрессии. Когда число особей значительно увеличится, так что животным станет тесно в данном ареале обитания, то обычно наступает та или иная эпизоотия от тех или иных паразитов.

Депрессии вследствие эпизоотий происходят от многих паразитов: так, в девятисотых годах от 75 до 90% копытных животных Африки вымерло от чумной эпизоотии; зарегистрированы сибирские эпизоотии северных оленей в России, Сибири и Северной Америке и массовые заболевания кокцидиозом и глистными заражениями у грызунов и диких копытных.

Развитие эпизоотий подчинено весьма сложным закономерностям, зависящим от соотношений численности зараженных и незараженных особей и от общей плотности населения местности данным видом: эти оба условия и определяют момент наступления эпизоотий. Как мы это уже отметили, правильность повторяемости эпизоотий бросается в глаза, и в них можно установить вполне определенную периодичность: так, вымирание серых куропаток, как это уже было указано, происходит через каждые 6—7 лет, у зайцев эпидемии бывают через каждые 6—7 лет, у мелких грызунов через  $3\frac{1}{2}$  года и т. д. Объясняется это тем, что причина болезни, т. е. инфицированность паразитами у некоторого числа особей данного вида, существует постоянно, но при малой плотности населения в данном ареале животные редко встречаются друг с другом и сравнительно редко заражают друг друга: при таких условиях бывают единичные заболевания, но массовой эпизоотии не наступает. Если число особей при благоприятных условиях растет и население данной местности становится плотным, то число случаев встречи и, следовательно, случаев заражения становится боль-

ше и может наступить массовая эпидемия, которая разрежает население и после которой остаются только иммунные по природе или от перенесенных заболеваний особи.

Таким образом, время наступления эпизоотии определяется скоростью размножения, потребной для того, чтобы густота населения данного ареала возросла до степени, когда заражение массы особей данной болезнью становится неизбежным. Увеличение же числа особей зависит от скорости размножения, т. е. от числа детенышей в каждом помете и от числа пометов; эти величины для каждого вида постоянны, и это и определяет правильную периодичность падежей.

Само собой разумеется, кроме депрессий от эпизоотий периодическая массовая гибель наземных животных происходит от многих других причин, например, как мы это уже отметили выше, от климатических условий (весенних заморозков, наводнений, глубоких снегов и т. д.); здесь эти условия мы рассматривать не будем и отсылаем интересующихся этим вопросом читателей к статье С. А. Северцова<sup>1</sup>, где приведена соответствующая литература.

У каждого вида существует определенная нормальная продолжительность жизни, до которой животные этого вида доживают при очень благоприятных условиях индивидуального существования, т. е. если им удастся избежать гибели от болезней, от хищников, от неблагоприятных климатических условий и т. д. Такие животные доживают до старости и умирают от так называемой естественной смерти. В естественной обстановке это у животных встречается редко, такую продолжительность жизни можно назвать потенциальной продолжительностью жизни. Обычно, однако, большинство животных, старея, начинает слабеть и уже бывает не в силах избежать опасностей, которых в период расцвета сил оно избегало легко; поэтому большинство диких животных в естественной обстановке умирает от так называемых случайных причин.

Мы отметили, что падежи диких животных происходят через определенные промежутки времени; установлено, что они происходят через промежутки, несколько меньшие потенциальной продолжительности жизни данного вида: так, у зайцев падежи происходят через 7 лет, а их потенциальная продолжительность жизни равна 9—10 годам, у серой куропатки потенциальная продолжительность жизни равна 10—12 годам, падежи следуют друг за другом через каждые 7 лет, у мелких грызунов потенциальная продолжительность жизни несколько больше 3 лет, а падежи наступают через каждые  $3\frac{1}{2}$  года.

А. Вейсманом была высказана мысль, что существует известное соотношение между продолжительностью жизни и числом производимых каждой парой животных детенышей. Он иллюстрировал

---

<sup>1</sup> S. A. Sewerzoff. Vom Massenwechsel bei den Wildtieren, «Biol. Zentralbe», 54, 1934.

эту мысль примером размножения пары орлов, живущих около 60 лет и приносящих по два яйца в год, начиная с десятилетнего возраста. Для благополучного существования вида необходимо, чтобы пара орлов за всю свою жизнь произвела одну пару потомков, т. е. чтобы из 50 народившихся птенцов до взрослого состояния дожили 2. Мы видели, что, по некоторым данным статистики охотничьих птиц, следует ожидать, что до взрослого состояния их доживет несколько больше, а именно в среднем 10%, т. е. 6.

С. А. Северцову удалось подсчитать соотношение между продолжительностью жизни и числом производимых на свет детенышей; по его данным оказалось, что видовая продолжительность жизни обратно пропорциональна логарифму показателя годового прироста стада. Он считает, что каждый вид животных по продолжительности жизни и по связанной с ней численностью потомства занимает свое, несходное с другими видами положение в природе: у различных, даже близких животных продолжительность жизни различна. Принимая монофилетическое происхождение отдельных систематических групп, мы естественно приходим к выводу, что у общего предка двух разных видов была одна продолжительность жизни, что у происшедших от него двух новых видов потомков установились новые, отличные от анцестральной продолжительности жизни, более длинные или более короткие.

Млекопитающие с большей продолжительностью жизни (долговечные формы), например слоны и носороги, имеют очень низкий показатель плодовитости, между тем как формы с малой продолжительностью (недолговечные формы), например мелкие грызуны и насекомоядные, имеют высокий показатель плодовитости. Это соотношение между продолжительностью жизни и плодовитостью настолько постоянно, что мы можем принять, что если продолжительность жизни вида предка в течение его филогенеза изменяется, то соответственно этому будет видоизменяться и коэффициент плодовитости данной формы<sup>1</sup>. У потомков данной формы при филогенетическом удлинении продолжительности жизни плодовитость понизится, при сокращении продолжительности жизни плодовитость повысится.

Мы приходим, таким образом, к выводу, что продолжительность жизни животных не есть величина неизменная: она способна удлиняться и укорачиваться в течение эволюции потомков данного вида, причем эти изменения стоят в определенных соотношениях с изменениями числа детенышей, производимых данной формой.

Мы можем резюмировать полученный нами вывод в следующих положениях:

---

<sup>1</sup> У слонов самка производит первого детеныша на двадцатом году жизни, а затем производит по одному детенышу каждые три года. Живут слоны около 80 лет. Мелкие грызуны производят от 20 до 30 детенышей в год и живут около 3 лет. Предельными формами в смысле укорачивания жизни во взрослом состоянии являются некоторые насекомые (поденки), у которых imago живет всего несколько часов.

1. В каждом виде многоклеточных животных существует два типа периодически повторяющейся смертности, имеющей значение для эволюции вида: а) из молоди, народившейся в данном году, гибнет значительный процент недостаточно приспособленных особей, так что взрослого состояния достигают особи вполне жизнеспособные и вполне приспособленные к средней норме условий существования данного вида. Результатом этого истребления неприспособленных особей является естественный подбор приспособленных к данным условиям существования особей, другими словами, поддержание вида на высоком уровне жизнеспособности; б) каждый год в данном ареале обитания выживает определенное число вполне жизнеспособных особей, так что число особей любого вида увеличивается и в конце концов население данной местности достигает определенной максимальной плотности, которая приводит к массовому падежу от инфекционных болезней.

2. Падежи, истребляющие значительную часть животных данного вида, обитающих в определенной местности, зависят от заражения эндопаразитами (заразные бактериальные заболевания, трипаномы, гемоспоридии, различные глисты и т. д.). Эти паразиты всегда встречаются спорадически у отдельных особей, но эпизоотия наступает тогда, когда плотность населения местности данным видом животных увеличится настолько, что зараженные паразитами особи заражают большую часть животного населения. Падеж обуславливает массовую гибель особей данного вида и разрывает население: остаются в живых особи, благополучно перенесшие болезнь или иммунные от природы. После падежа вид начинает снова размножаться и численность особей с каждым годом растет, пока не наступит новое насыщение ареала и новая эпизоотия.

3. Эти эпизоотии повторяются периодически через приблизительно одинаковые промежутки времени, несколько более короткие, чем потенциальная продолжительность жизни особи.

4. Продолжительность жизни особи данного вида птиц и млекопитающих обратно пропорциональна логарифму плодовитости данного вида. Она несколько короче промежутка между двумя эпизоотиями данного вида.

5. Продолжительность индивидуальной жизни в течение эволюции меняется либо в сторону удлинения, либо в сторону укорачивания, причем эти изменения продолжительности жизни стоят в определенном соотношении с коэффициентом плодовитости данного вида, т. е. с числом приносимых самкой ежегодно детенышей. При увеличении продолжительности жизни число потомков уменьшается, при уменьшении ее — увеличивается.

Мы видим, что жизнь любого вида животных протекает несколько иначе, чем думали биологи предшествующей эпохи, по крайней мере поскольку дело касается численности особей, населяющих определенную местность. Эта численность не остается постоянной, а закономерно колеблется от некоторого характерного для данного

вида минимума до некоторого специфического максимума, причем и минимум и максимум являются для данного вида величинами более или менее неизменными. Мы принимаем, что увеличение численности особей вида, т. е. увеличение сменяющих друг друга минимума и максимума, есть признак прогрессивной эволюции данного вида и нам надо теперь разобрать вопрос о том, как эта численность увеличивается.

Так как мы знаем, что максимальная численность определяется той плотностью населения, при которой начинается заражение особей специфической для данного вида эпизоотией (например, сибирской язвой), то мы можем принять, что и максимум и минимум для данного вида — величины постоянные и что увеличение численности может произойти только в случаях нахождения приспособленного к образу жизни данной формы свободного ареала обитания: это бывает в тех случаях, когда некоторые особи данного вида попадают в такую местность путем переселения. Мы знаем ряд случаев переселения млекопитающих, птиц и рептилий на океанические острова и континенты (Австралия), полной акклиматизации в новом месте обитания и сильного размножения в новой родине. Это, как известно, случай увеличения численности особей, не очень часто встречающийся. Другой тип увеличения численности особей данного вида связан с некоторыми изменениями его организации и функций. Мы знаем, что всякий вид животных приспособлен к той обстановке, т. е. к тем природным условиям, в которых он живет. В предыдущем мы видели, что это приспособление достигается крайне строгим отбором нужных для жизни вида в данной обстановке физиологических и морфологических особенностей молодых особей. Изучая особенности, которыми отличаются друг от друга разновидности и близкие виды диких животных, мы находим, что они отличаются не только своими морфологическими признаками и функциями, но и своими инстинктами и привычками<sup>1</sup>. Я предполагаю, что образование новых систематических групп (рас, подвигов) начинается с появлением новых физиологических признаков, с изменения функций и инстинктов эволюирующего животного. У новой расы появляются наряду с морфологическими признаками новые функциональные адаптации, которые позволяют ей приспособиться к новым биологическим условиям существования и занять те места в природе, которые не были заняты видом — родоначальником. Это дает новым расам данного вида и их потомкам возможность приспособляться к новым ареалам обитания и свободным местам в прежнем ареале, раньше для него недоступным и благодаря этому численность особей данного вида возрастает.

Мы видим, таким образом, что численность потомков данного вида, т. е. биологически прогрессивное изменение, совершается пу-

---

<sup>1</sup> См. А. N. Sewertzoff. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Jena, 1931, стр. 14 и след.

тем появления у этих потомков новых наследственных приспособительных изменений строения и функций; другими словами, путем образования сначала новых рас, затем новых разновидностей и, наконец, новых видов, способных занять новые места обитания и приспособиться к новым видам пищи или добычи, к борьбе с новыми врагами и т. д., словом, к новому, несколько отличному от анцестрального комплексу условий существования.

Раньше мы принимали, что численность вида есть величина постоянная; теперь нам приходится признать, что численность животных, обитающих в данном ареале, есть величина переменная, периодически колеблющаяся от некоторого минимума к некоторому максимуму, характерному для данного вида. При биологическом прогрессе повышается и этот максимум и этот минимум и нам приходится поставить вопрос о том, от каких приспособительных изменений организаций и функций животных зависит это повышение.

Большая приспособленность и увеличение числа особей потомства данного вида приводит к победе в борьбе за существование: новые разновидности, более приспособленные к данным условиям существования, вытесняют родительский вид: мы можем сказать, что они побеждают своих предшественников в борьбе за существование.

Теперь для нас является совершенно естественным поставить вопрос о том, какими изменениями строения и функций органов достигается эта победа. Филогенетические исследования привели нас к выводу, что существуют по меньшей мере четыре общих направления биологического прогресса, т. е. четыре различных способа, которые в одинаковой мере приводят к биологическому расцвету видов, а именно к увеличению общей численности вида, к его прогрессирующему расселению и к его постепенному распадению на новые подчиненные систематические группы. С биологической точки зрения все эти четыре направления равноценны.

Как мы уже отметили выше, можно так обозначить четыре основных направления эволюционного процесса:

1. Направление морфофизиологического прогресса, или направление ароморфоза<sup>1</sup>.
2. Направление морфофизиологического приспособления (адаптация в узком смысле этого слова), или направление идиоадаптации.
3. Направление эмбрионального приспособления, или направление ценогенеза.
4. Направление морфофизиологической дегенерации.

Разберем теперь каждое из этих направлений эволюции в отдельности и начнем с направления ароморфозов, т. е. с морфофизиологического прогресса.

---

<sup>1</sup> Ароморфоз от *ара* — поднимаю, *морфо'δис* — изменение формы.

Итак, первый способ, которым достигается биологический прогресс, есть путь прогресса морфофизиологического, который, таким образом, является лишь частным случаем биологического прогресса. Морфофизиологический прогресс, или, как мы его иначе называем, ароморфоз, достигается повышением, дифференцировкой и осложнением функций органов животных и соответствующими изменениями строения этих органов, в результате чего поднимается общая энергия жизнедеятельности организма животных. Эти последние изменения состоят: 1) в прогрессивных гистологических изменениях, когда, например, индифферентные чувствующие клетки животных заменяются специализованными клетками высших органов чувств или когда гладкая мышечная ткань заменяется поперечнополосатой и т. д. (рис. 27), при всех этих изменениях происходит повышение специфической функции данного рода клеток или тканей и главное повышение общей энергии жизнедеятельности организма; 2) в прогрессивных изменениях величины и формы органов, когда, например, увеличиваются размеры мускулов какого-либо органа движения или изменяется форма костей путем образования костных гребней, служащих для прикрепления более сильных мышц, и т. д.; 3) в дифференцировке органов, когда орган с однообразным строением превращается в орган с разнообразными частями, приспособленными к различным функциям, причем обыкновенно эта морфологическая дифференцировка сопровождается гистологической дифференцировкой; на-

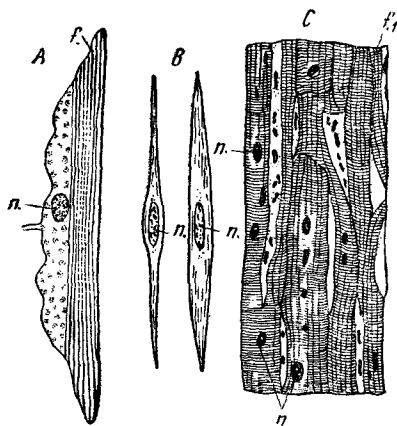


Рис. 27. Пример типичного ароморфоза. Рис. А, В, С представляют собой три последовательные филогенетические стадии развития функции мускульной сократимости клетки. На рис. А изображена мышечная клетка паразитного червя, в которой уже образовались гладкие мышечные волокна ( $f_0$ ), часть клетки, в которой лежит ядро, еще состоит из индифферентной протоплазмы; это — первое повышение двигательной функции клетки. Следующая стадия повышения двигательной функции изображена на рис. В, где мы видим два гладких мускульных волокна из кишечного канала саламандры; здесь индифферентная протоплазма уже совсем исчезла и мезенхимная клетка целиком превратилась в гладкие мускульные волокна, ядро клетки лежит в середине волокна. На рис. С представлены поперечнополосатые волокна из мускулатуры стенки сердца млекопитающих. Здесь подъем энергии мускульного сокращения клетки достиг своих высших пределов;  $f$  — гладкие мускульные волокна,  $f_1$  — поперечнополосатые мускульные волокна,  $n$  — ядра гладких и поперечнополосатых мускульных клеток (из Ф. Маурера)

помним дифференцировку соматических мускулов головы, которые представляли у предков позвоночных ряд однообразно построенных миотомов, а у потомков превратились в разнообразные мышцы глаза и сложную подъязычную мускулатуру, далее дифференцировку мускулатуры и скелета висцеральных дуг, на передней части которых произошел сложно построенный челюстной аппарат и т. д.;

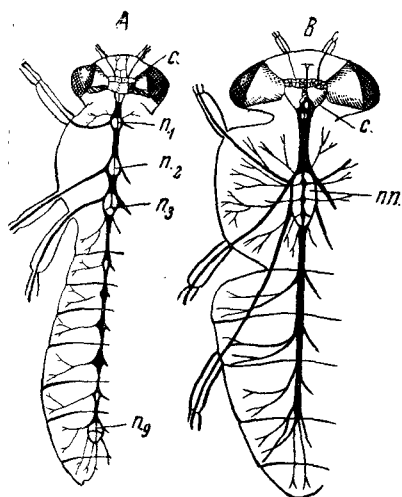


Рис. 28. Пример повышения функции путем концентрации органов (типичный ароморфоз). На рис. А изображено строение центральной нервной системы *Chironomus plumosus*. Мы видим типичную брюшную нервную цепочку насекомых, состоящую из ряда отдельных ганглиев ( $n_1$ — $n_9$ ). На рис. В, изображающем строение нервной системы у одного из представителей высших насекомых (*Sarcophaga carnaria*), мы видим, что отдельные ганглии брюшной нервной цепочки слились в один очень крупный ганглий — nn (из А. Ланга)

4) в увеличении числа органов, которое мы наблюдаем при эволюции чешуй, волос, зубов и т. д.; 5) в изменениях распределения и расположения многократно повторяющихся органов (концентрация чувствующих клеток и нервных окончаний в местах с повышенной чувствительностью, образование перитиль у птиц и т. д.); сюда же относятся явления концентрации органов, когда органы отдельные (например, ганглии нервной цепочки насекомых) соединяются друг с другом в видах повышения функции (рис. 28). Не вдаваясь в подробности, упомянем еще про 6) процессы срастания и вторичного разделения отдельных частей. При прогрессивной эволюции все эти разнообразные типы изменения строения органов приводят к повышению интенсивности, разнообразия и сложности функций органов, т. е. к подъему общей энергии жизнедеятельности организма: все они являются, таким образом, ароморфозами.

Прекрасной иллюстрацией филогенетического развития органа,

идущего путем ароморфоза, является эволюция сердца позвоночных, несомненно повысившая энергию жизнедеятельности активных органов этих животных и обусловившая у них возможность прогрессивной эволюции центральной нервной системы и органов чувств. Эволюция эта, хорошо известная на основании сравнительно-анатомических и эмбриологических данных, изображена нами на рис. 29. Здесь на рис. 29, А схематически представлено двухкамерное сердце рыб: венозная кровь проникает в цельное, не подразделенное предсердие, а оттуда в желудочек, из которого течет в аорту и затем в жаберные сосуды, где она окисляется, и отсюда,

окисленная, разносится по всем органам. У амфибий (рис. 29, *B*) предсердие уже отчасти подразделилось, причем правая половина осталась венозной, а левая сделалась артериальной: в желудочек проникает, таким образом, смешанная кровь, причем к голове идет преимущественно артериальная часть крови, к вегетативным органам — преимущественно венозная. У рептилий (рис. 29, *C*) мы имеем уже полное разделение предсердия, но еще не вполне — желудочка: здесь левая половина сердца почти целиком артериаль-

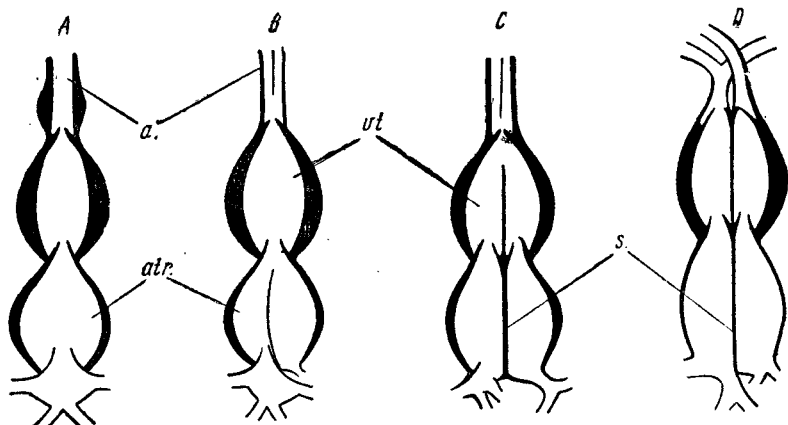


Рис. 29. Типичный пример эволюции органа путем ароморфоза. *A* — двукамерное сердце рыб. *B* — образование трехкамерного сердца у амфибий. Предсердие (*atr.*) еще неполной перегородкой начинает подразделяться на две части. *C* — начало образования четырехкамерного сердца у рептилий; предсердие уже целиком разделено на две части перегородкой; желудочки (*vt.*) еще не вполне подразделились. *D* — четырехкамерное сердце птиц и млекопитающих: и предсердие и желудочек вполне разделены сплошной перегородкой на правую и левую половины: *a.* — аорта; *atr.* — предсердие; *s.* — перегородка; *vt.* — желудочек сердца (из Дж. Кингсли)

ная, правая — венозная. Наконец, у птиц и млекопитающих (рис. 29, *D*) обе перегородки сердца становятся полными, так что у них вся левая половина сердца артериальная, вся правая — венозная; у этих животных кровь уже совсем не смешивается и их активные органы и органы растительной жизни уже получают вполне окисленную кровь, т. е. у них происходит наиболее интенсивный обмен веществ и наиболее интенсивная жизнедеятельность. Таким образом, мы видим, что вся эволюция сердца позвоночных животных имеет совершенно определенное направление: она направлена к тому, чтобы доставить всем органам тела животного возможно большее количество совершенно окисленной крови, и это вполне достигается у птиц и млекопитающих. Мы можем легко представить себе, что степень окисления крови при дальнейшем усовершенствовании органов дыхания, т. е. при более совершенном развитии в них капиллярной системы, может еще повыситься, но

нам трудно представить себе возможность дальнейшего прогресса в самом сердце и в главнейших сосудах, отходящих от него.

Мы очень коротко охарактеризовали те весьма разнообразные изменения организации, которые происходят при эволюции путем физиолого-морфологического прогресса, мало разбирая отдельные примеры этого прогресса, так как с этими примерами нам придется иметь дело ниже. Только что перечисленными способами изменяется организация эволюирующих в прогрессивном направлении животных, т. е. изменяются существующие органы и развиваются новые.

Характеризуя в общих чертах процесс прогрессивной эволюции, мы говорили до сих пор об изменениях в отдельных органах; теперь можно поставить вопрос о том, в какой мере перечисленные нами признаки прогрессивной эволюции мы вправе переносить на целые организмы. Законность такого вопроса обусловливается тем фактом, что прогрессивные изменения весьма часто сопровождаются регрессивными, т. е. что при прогрессивной эволюции одних частей организма другие части этого организма редуцируются, а в некоторых случаях и атрофируются. По этому поводу надо принять в соображение следующее: если некоторые части организма изменяются в прогрессивном направлении, а остальные части организма не изменяются (остаются статическими), то мы имеем полное право говорить об общем прогрессивном изменении или подъеме организации; степень этого подъема, конечно, зависит от того, насколько велики происшедшие изменения и какие части организма они захватили. Если некоторые части организма изменились прогрессивно, а другие — регрессивно, то вопрос о том, в каком направлении произошло общее изменение организации, может быть разрешен только на основании сопоставления прогрессивных и регрессивных изменений друг с другом. Если изменение при этом произошло путем субституции органов, т. е. если некоторые части организма атрофировались, но были замещены другими частями с той же или аналогичной функцией, то обычно мы имеем интенсификацию функций, и тогда общее изменение организма как целого идет в сторону прогресса. Такие случаи мы имеем при замещении спинной струны низших позвоночных хрящевыми позвонками, при замещении хрящевых позвонков костными и т. п. Если же общее изменение произошло таким образом, что одни органы изменились прогрессивно, а другие (с вполне иной или несколько иной функцией) редуцировались, то вопрос о направлении изменения всего организма можно решить только учитывая интенсификацию функций и повышения их сложности и разнообразия в организме как в целом или, что то же, учитывая происшедший при этом общий подъем жизнедеятельности организма. Так, сопоставляя потерю конечностей у змей (регрессивное изменение) с удлинением тела и изменениями в челюстном аппарате (прогрессивные изменения), мы, по всей вероятности, должны будем признать, что если организация у них не по-

низилась, то и не повысилась: общая энергия жизнедеятельности этих животных осталась приблизительно на том же уровне. Сопоставляя прогрессивное развитие ног с редукцией крыльев у страусов, т. е. сопоставляя изменения, которые привели к утрате способности к полету, но повысили способность к передвижению по суше (выработался быстрый бег), мы, вероятно, должны будем признать наличие общего понижения организации. Конечно, при такой оценке легко ввести субъективный элемент в рассуждение.

В предыдущем мы разобрали вопрос о биологическом и морфофизиологическом прогрессе лишь в очень общей форме. Теперь нам надо сделать попытку применить эти соображения к разобранному нами в предыдущей главе вопросу об эволюции низших позвоночных и определить, благодаря каким изменениям организации у них совершался процесс прогрессивной эволюции. Само собой разумеется, что главное наше внимание нам придется обратить на те изменения, которые мы можем охарактеризовать как прогрессивные изменения морфофизиологического типа т. е. как ароморфозы.

В качестве примера вспомним нашу характеристику общих предков всех позвоночных животных, т. е. протокраниат, и попробуем дать биологическую оценку тем изменениям в структуре этих гипотетических форм, которыми они отличались от своих предков, первичных бесчерепных позвоночных (*Acrania primitiva*).

1. При превращении бесчерепных предков позвоночных в протокраниат у них развились прогрессивно именно те органы, от функционирования которых непосредственно зависел подъем общей жизнедеятельности этих животных. Так, у протокраниат из трубчатого сердца бесчерепных развилось мешковидное двухкамерное мускулистое сердце, т. е. развился сильный пропульсивный орган, повысивший быстроту тока крови и, стало быть, интенсивность окисления тканей<sup>1</sup>; другим важным изменением было превращение мешковидной печени предков протокраниат в трубчатую сложную железу, т. е., другими словами, интенсификация деятельности пищеварительных желез, и как следствие этого повышение способности к усвоению пищи или улучшению питания животных. Следствием обоих этих изменений является общее повышение жизнедеятельности, т. е. более интенсивная деятельность мускулов или большая подвижность животного, повышенное питание нервной системы и органов чувств и железистой системы. Другим рядом чрезвычайно важных с функциональной и общебиологической стороны изменений являются изменения в органах высших чувств и центральной нервной системе, которые привели к образованию глаза, уха и органа обоняния типа черепных позвоночных, а также к образованию дифференцированного головного мозга; развитие этих органов, по всей вероятности, стоя-

---

<sup>1</sup> По всей вероятности, в связи с изменением сердца стояла замена лакунарного кровообращения замкнутым (капиллярным).

ло в прямой связи с общим повышением жизнедеятельности, вызванным только что описанными предшествующими изменениями в органах кровообращения, питания, а также выделения. Эти изменения в нервной системе и органах чувств внесли громадное разнообразие в общую жизнедеятельность протокраниат и, расширяв область их восприятий, позволили им отвечать на раздражения, исходящие из внешней среды, более сложными и более координированными действиями. Таким образом, если изменения в органах кровообращения и питания повели к интенсификации жизненных отправлений, то прогрессивные изменения в органах высших чувств и центральной нервной системе привели к дифференциации и осложнению действий (behaviour). И те и другие изменения мы не можем рассматривать иначе, как ароморфозы.

Здесь необходимо сделать одну оговорку: мы изложили изменения организации, происходившие при превращении *Ascania* в протокраниат, как один цельный процесс; весьма вероятно, что в этом эволюционном процессе было несколько фаз и что изменения в отдельных органах и группах органов происходили последовательно, одни за другими. При настоящем состоянии наших сведений нам очень трудно установить эту последовательность и расчленить этот процесс, но сравнительноморфологические данные указывают совершенно недвусмысленно на то, что описанные нами изменения действительно произошли, и с этой точки зрения начертанный нами ход эволюционного процесса едва ли можно считать гипотезой.

2. Весьма примечательно, что все вышеперечисленные нами функции, обусловившие, как мы это только что видели, общий подъем жизнедеятельности у протокраниат, повысились также, хотя и разными путями, и у потомков протокраниат, т. е. у энто- и эктобранхиат.

При превращении протокраниат в энтобранхиат совершилось крайне важное изменение в их органах дыхания: развились энтодермические жаберы и начали образовываться жаберные мешки, причем первоначально число жаберных щелей не уменьшилось, так как они доходили до самого ротового отверстия. С физиологической точки зрения мы имеем здесь весьма важное изменение, а именно увеличение дыхательной поверхности, т. е. снова повышение дыхательной функции: процесс окисления повысился и результатом этого было повышение общей энергии жизнедеятельности, т. е. появление нового ароморфоза. Коррелятивно с изменением собственно жабер произошло изменение жаберного скелета (образование жаберной решетки) и жаберной мускулатуры и эти изменения послужили основой для дальнейшей прогрессивной эволюции.

3. При переходе от энтобранхиат к протоциклостомам из передней части жаберной решетки развился сосущий ротовой скелет, и животные перешли от пассивного питания своих предков к актив-

ному<sup>1</sup>. Это изменение имело громадное биологическое значение: при пассивном питании животное питается всем, что попадает в ротовую полость вместе с током воды, идущим в жабры, причем благодаря деятельности слизистых желез глоточной полости пищевые частицы, случайно взвешенные в воде, обволакиваются слизью и препровождаются в кишечный канал; такими пищевыми элементами являются все мелкие организмы, плавающие в воде, но при этом вместе с питательными частицами попадают в кишечник и вещества, не пригодные для пищи. Выбора наиболее подходящей пищи не происходит, да и мелкие организмы, попадающие в кишечник, не представляют собой особенно питательной пищи. При активном питании животное выбирает именно ту пищу, которая по условиям его организации и окружающей среды оказывается наиболее для него подходящей и в смысле добывания, т. е. количества пищи, и в смысле питательности, т. е. качества пищи. Выгода этого способа питания для организма совершенно очевидна.

Что касается циклостом, то они перешли к очень высокому в качественном отношении способу питания, а именно к питанию посредством сосания крови других позвоночных, т. е. к очень высокостоящему в смысле питательности и усвояемости роду животной пищи.

Циклостомы, сохраняя весьма примитивные черты своей организации, дожили до нашего времени, да и теперь не являются вымирающими животными. Между тем большая часть особенностей их организации представляется неизмененным или очень мало измененным пережитком невероятно отдаленной от нас эпохи, эпохи во всяком случае предшествовавшей силурийским временам. Этот парадоксальный факт переживания объясняется, по всей вероятности, тем, что высокое совершенство способа питания циклостом компенсировало все биологические недочеты других черт их организации (по сравнению с остальными водными позвоночными, претерпевшими весьма сложную прогрессивную эволюцию) и позволило им выжить, сравнительно мало изменяясь, в той же среде, в которой происходила эволюция другой ветви потомков протокрылат, а именно рыб. С другой стороны, приспособление к одному определенному роду пищи, т. е. специализация, не позволила их организации эволюировать дальше в прогрессивном направлении; насколько мы можем судить, от круглоротых не произошло ни одной ветви животных с более высокой организацией. Достигнув определенной высоты, они остановились в своем эволюционном развитии.

4. Весьма замечательно, что при эволюции второй ветви потомков протокрылат (см. родословное древо на рис. 25), той именно,

---

<sup>1</sup> При переходе от эктобраний к Ostracodermi щитковые также перешли к активному питанию, но переход этот, как мы это уже знаем, осуществился иным, чем у круглоротых, путем: у щитковых из пластинок кожного скелета образовался своеобразный ротовой аппарат, приспособленный для активного захватывания пищи и для кусания.

которая повела к образованию челюстных позвоночных (гнатостом), мы находим определенно выраженный параллелизм в изменениях прогрессивных органов и функций с теми изменениями, которые мы только что описали для энтобранхиат и круглоротых (циклостом). Так, мы находим, что у эктобранхиат развились эктодермальные жаберные нити (или лепестки) и что вследствие этого у них возросла поверхность дыхания и повысилась дыхательная функция, в результате чего происходит общий подъем энергии жизнедеятельности благодаря повышенному окислению крови (ароморфоз).

5. При превращении эктобранхиат в протогнатостом эти животные, так же как и первичные круглоротые (*Protocyclostomata*) и *Ostracodermi*, переходят от пассивного способа питания к активному, но переход этот осуществляется, как это нам уже известно, совершенно иным, чем у этих последних, путем: у протогнатостом развивается хватательный челюстной аппарат с зубами, образовавшимися из плакоидных чешуй, т. е. орган чрезвычайно универсальный, который оказывается очень стойким и способным приспосабливаться ко всем дальнейшим изменениям пищи потомков первичных гнатостом. Кроме того развиваются плакоидные чешуи с острыми шипами, покрывающие всю поверхность тела животного (орган защиты).

Оценивая биологическое значение этих изменений, мы видим, что следствием активного питания должно было быть, точно так же как и у циклостом и по тем же причинам, общее повышение активности и жизнедеятельности животных (ароморфоз), а следствием развития плакоидного скелета — большая защищенность организма от врагов и большая способность добывать себе вследствие образования зубов подходящую пищу (ароморфоз). Третьим крупным прогрессивным изменением, имевшим место при превращении эктобранхиат в протогнатостом, была интенсификация их функции движения, т. е. прогрессивное развитие у них хвостового гетероцеркального плавника: это, конечно, было чрезвычайно важным ароморфозом.

6. Дальнейшим и весьма важным этапом в эволюции челюстных позвоночных было развитие у них парных плавников, т. е. органов ориентировки при движении, изменяющих направление движения. Каждому, конечно, понятно биологическое значение этих органов: подобно тому как развитие сильного хвостового плавника позволило челюстным рыбам двигаться в воде с гораздо большей быстротой, чем это могли делать их предки, так и развитие плавников позволило им лучше регулировать свое движение при плавании и лучше ориентироваться в пространстве. В результате этих изменений гнатостомы стали лучшими пловцами, чем были их предки, не обладавшие еще этими органами, и стали лучше и легче, чем эти последние, ловить свою добычу. Все это, конечно, привело к еще лучшему питанию и как следствие этого — к новому подъему жизнедеятельности всех органов и тканей (ароморфоз). Отметим еще,

что с функциональной точки зрения развитие рыбьего хвоста и парных плавников имеет совершенно особый характер: эти органы по своему строению не являются органами специализированными, приспособленными к одному какому-нибудь виду движений (как, например, конечности лазающих или копытных млекопитающих), а органами очень общего характера, повышающими и быстроту и разнообразие движений в той среде, в которой животное обитает. С развитием парных плавников мы дошли до животных селахоидного типа, которых мы обозначали именем *Chondrichthyes selachioidei*.

От этих форм, как мы видели, произошли современные акулы и скаты, представляющие собой богатую формами и в общем процветающую группу рыб. Мы уже отметили, что современные акуловые рыбы отличаются от своих давно вымерших предков сравнительно второстепенными признаками и до сих пор остались рыбами с весьма низкой организацией, живыми пережитками палеозойских времен<sup>1</sup>: перед нами встает вопрос, благодаря каким признакам прогрессивного характера эласмобранхии, живя в той же обстановке, в которой жили сильно прогрессировавшая группа костных рыб (*Osteichthyes*) и в частности доминирующая в настоящее время группа костистых (*Teleostei*), выдержали конкуренцию с этими формами и не вымерли подобно многим другим группам примитивных рыб.

Рассматривая организацию современных эласмобранхий с этой точки зрения, мы находим в некоторых системах органов черты прогресса: например, их головной мозг, сохраняя черты примитивного строения, велик и сложно построен, органы чувств хорошо развиты и т. д. Но в общем эти изменения не слишком велики и не могут никоим образом сравниться с той суммой изменений, через которую прошли современные костистые рыбы. Строго говоря, у эласмобранхий не появилось ни одного сколько-нибудь заметного ароморфоза. Однако в этой системе органов, и именно в органах размножения, а также в способе эмбрионального развития мы находим весьма большие изменения прогрессивного характера. У эласмобранхий на очень ранней стадии их эволюции развилось внутреннее оплодотворение<sup>2</sup> и целый ряд приспособлений, обеспечивающих жизнь и благополучное развитие зародыша: плотная скорлупа яиц с покровительственной окраской и приспособлениями для прикрепления яиц к подводным предметам (рис. 16); громадное количество желтка, обеспечивающее питание зародыша в течение всего периода эмбрионального развития

<sup>1</sup> Примитивность организации современных эласмобранхий, как мы отметили выше, сказывается в целом ряде признаков: в хрящевом скелете без следов окостенений, в плакоидных чешуях, в строении скелета протоцеркального хвоста и плавников, в типе строения черепа и висцерального скелета, в сохранении *copus arteriosus*, в присутствии спирального клапана в кишечном канале и в большом числе других признаков.

<sup>2</sup> Вместо наружного оплодотворения, типичного для громадного большинства рыб.

ностями взрослого животного и обезопасенной от большинства врагов, от которых терпят мальки других рыб. Биологический факт, что у эласмобранхий выработались приспособления, защищающие молодь в течение самого раннего периода развития, т. е. в тот именно период, когда происходит наибольшее истребление особей у других рыб, как мне кажется, был чрезвычайно важен, и может быть именно прогрессивное развитие этих сторон организации акуловых рыб имело преимущественное значение в парадоксальном факте процветания крайне примитивной группы рыб в той же обстановке и в той же биологической среде, в которой живут гораздо более высоко организованные группы рыб. Если это толкование верно, а у нас нет пока оснований в этом сомневаться, то мы имеем здесь новое подтверждение общего высказанного нами в начале этой главы положения, что морфофизиологический прогресс, или ароморфоз, не есть единственный путь прогресса, но лишь частный случай более общего биологического процесса, который может совершаться различными путями и который в данном случае, как мы это увидим ниже, произошел путем ценогенеза.

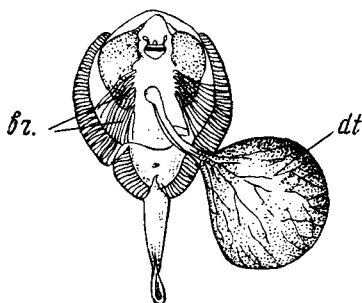


Рис. 30. Эмбрион электрического ската — *Torpedo* с большим мешком зародышевого желтка (*dt.*) и с типичными наружными жабрами (*br.*)

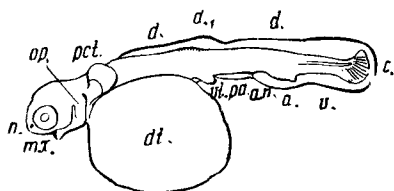


Рис. 31. Эмбрион форели — *Salmo trutta*, приблизительно соответствующий по возрасту эмбриону ската (рис. 30) со своим желточным мешком (*dt.*). В действительности разница в величине между этими двумя эмбрионами гораздо более значительна, чем она представлена нами на рис. 30 и 31 — эмбрион ската почти в пять раз больше эмбриона форели (из А. Н. Северцова)

7. С биологической точки зрения изменения, которые произошли при превращении *Chondrichthyes selachoides* в рыб с костным скелетом (*Osteichthyes primitivi*), имели чрезвычайно большое перспективное значение для всей дальнейшей эволюции позвоночных животных и в значительной степени повысили энергию жизнедеятельности этих форм. Наиболее важным изменением является,

конечно, развитие костного скелета. Как это нам уже известно, метамерно расположенные чешуи заменили у *Osteichthyes* плакоидные зубы эласмобранхий и покрыли собой все тело животного, причем в области головы они образовали сплошной и крепкий панцирь (костный череп). Постепенное развитие костного скелета имело, во-первых, общебиологическое значение как развитие органа защиты, гораздо более совершенного, чем плакоидные чешуи; во-вторых, оно при постепенной замене хрящей костями повысило интенсивность движений вследствие замены массивного и сравнительно мало резистентного хрящевого остова, служившего прежде для прикрепления мускулов, более прочным и менее массивным костным, допускающим развитие более интенсивной мышечной деятельности. В результате животные стали гораздо более ловкими и подвижными, чем их снабженные хрящевым скелетом предки. Этот подъем в деятельности туловищной мускулатуры мы, конечно, не можем рассматривать иначе, как ароморфоз. Развитие жаберной крышки у *Osteichthyes*, как это показывают нам работы М. М. Воскобойникова, представляет собой несомненное усовершенствование дыхательной функции, о значении которой для прогрессивной эволюции мы уже говорили не раз. Наконец, крупным ароморфозом является также развитие из задних пар жаберных мешков первых зачатков плавательного пузыря (по всей вероятности верхнего и нижнего); оно имело большое физиологическое значение в смысле образования гидростатического аппарата, позволяющего рыбе свободно и без всяких усилий пребывать на любой глубине.

8. Я не буду подробно разбирать физиологическое и биологическое значение прогрессивных признаков, обусловивших дальнейшую эволюцию рыб, и ограничусь лишь немногими пояснениями. Мы видели, что от общего ствола костистых рыб (*Osteichthyes primitivi*) отделились две ветви, а именно скоро остановившаяся в своей прогрессивной эволюции ветвь *Chondrosteoidei* и прогрессивная ветвь *Holosteoidei primitivi*<sup>1</sup>. У группы *Holosteoidei* вследствие развития более прочного способа прикрепления верхней челюсти к черепу,

<sup>1</sup> Наиболее существенным с биологической точки зрения признаком отличия между *Holosteoidei* и *Chondrosteoidei* является строение челюстного аппарата: у *Chondrosteoidei* сохранился челюстной аппарат селакхондного типа, при котором верхнечелюстные кости, несущие зубы, прикреплялись непосредственно к небно-квадратному хрящу, т. е. к первичной верхней челюсти; у *Holosteoidei* эти кости сочленяются непосредственно с осевым черепом, а небноквадратный хрящ с находящимися на нем костями спереди плотно приключается к предглазничному отростку черепа (*articulatio antorbitalis*), а сзади приобретает прочное соединение с осевым черепом посредством видоизмененной *o. hyomandibulare*, при этом передние концы небноквадратных хрящей расходятся, так что *symphysis* между ними исчезает. Изменение в строении челюстного аппарата, т. е. другими словами, в способе захватывания пищи, биологически несомненно важно, так как мы здесь имеем верхнюю челюсть, более прочно соединенную с черепом и способную к более интенсивным действиям, чем у *Chondrosteoidei*; отметим, что это изменение в челюстном аппарате сопровождалось дифференцировкой челюстной мускулатуры. Другим биологически важным изменением надо считать прогрессивное развитие внутреннего скелета, функциональное значение которого вполне понятно.

в результате чего челюстная мускулатура стала сильнее, функция кусания и захватывания пищи стала значительно интенсивнее. Мы уже знаем, какое огромное биологическое значение имеет усиление деятельности ротового аппарата, поэтому нам совершенно понятно, что и здесь мы имеем дело с приспособлением общего характера, ведущим к подъему энергии жизнедеятельности организма, т. е. ароморфозом.

9. Первая линия потомков примитивных *Holosteoidei*, а именно *Holosteoidei actinopterygii*, продолжала свое водное существование и пошла по пути усовершенствования типично рыбьей организации. В общем можно сказать, что у представителей этой группы развились главным образом органы движения: у актиноптеригий появились ряд изменений, которые постепенно усилили подвижность грудных плавников; благодаря этому движение костистых рыб в воде стало гораздо более быстрым и более разнообразным. Поэтому мы рассматриваем как ароморфозы все те морфологические изменения в строении органов движения, которые произошли у потомков первичных актиноптеригий. Наряду с этим у актиноптеригий развились тонкие и легко подвижные ктеноидные или циклоидные чешуи, а процесс окостенения внутреннего скелета во всех его частях пошел еще дальше, чем у *Holosteoidei*, так что у актиноптеригий массивные хрящевые массы, из которых состоял скелет их предков, окончательно заменились гораздо менее массивными и гораздо более резистентными костями. Эти последние изменения, конечно, также способствовали усилению подвижности и общей энергии жизнедеятельности актиноптеригий, и поэтому не могут иначе рассматриваться, как ароморфозы.

10. Вторая линия потомков *Holosteoidei primitivi*, а именно *Holosteoidei crossopterygii*, не пошла далеко по пути прогрессивной эволюции в водной среде, поскольку мы можем судить, не выдержала конкуренции с более приспособленными (в биологическом отношении) к подвижной и свободной жизни в открытой воде актиноптеригиями: большая часть их вымерла в мезозое, и только немногие формы дожили до нашей эпохи. Но особенности, которые, быть может, служили препятствием к прогрессивной эволюции кроссоптеригий в качестве типично водных животных, а именно вентральный плавательный пузырь (рис. 23), служивший при их береговом образе жизни добавочным органом воздушного дыхания (легким), и плавники с мясистой лопастью, сильно выраженной метаптеригиоидной впадиной и хорошо развитым скелетом проксимального отдела (рис. 22), и были признаками, которые позволили им пойти по другому пути прогрессивной эволюции, а именно превратиться в наземных животных.

11. Именно от этих примитивных кроссоптеригий и ответвилась новая прогрессивная ветвь животных, т. е. дышащие воздухом наземные позвоночные, или *Quadrupeda*. Ароморфозы, имевшие место при постепенном превращении *Holosteoidei crossopterygii* в *Quadrupeda*, т. е. при переходе позвоночных из воды на сушу, касались

целого ряда органов, и мы имеем все основания предполагать, что по крайней мере некоторые из них произошли еще в то время, когда эти предки амфибий еще не оставили водной среды.

Главным ароморфозом, вызвавшим усиление общей подвижности тела и подъем жизнедеятельности животных, было превращение их конечностей из плавательных в ползающие; это изменение заключалось в том, что из стенобазальных плавников постепенно образовалась система рычагов наземной конечности, т. е. плечо, предплечье и пальцы для передней конечности и бедро, голень и стопа для задней конечности; кроме того на проксимальном конце humerus и femur образовалось шаровидное сочленение, давшее возможность животному в значительной степени разнообразить движение своих конечностей (рис. 32). Вместе с тем в значительной мере развилась и дифференцировалась мускулатура конечностей, причем отдельные мускулы стали сильнее и крепче, ибо при передвижении животных на суше функция мускулов стала интенсивнее, чем при плавании в воде или при поддержании тяжести тела при ползании по дну водоемов.

Наконец, при превращении *Holosteoidei* в *Quadrupeda* очень важные изменения произошли в их органах дыхания и кровообращения: из цельного брюшного плавательного пузыря предков развились у потомков крупные парные легочные мешки с гораздо большей поверхностью дыхания (ароморфоз), вместе с тем образовалась перегородка в сердце, разделяющая предсердие на две части, что является приспособлением этого органа к постоянно-воздушному дыханию. Сердечные мускулы стали при этом также значительно сильнее. Оба эти приспособления являются, конечно, ароморфозами.

Подводя итоги всему сказанному об ароморфозах и сопоставляя между собой перечисленные нами признаки морфофизиологической эволюции, мы видим, что прогрессивная эволюция каждой крупной систематической группы рассмотренных нами низших позвоночных характеризуется развитием определенного комплекса очень общих по своему физиологическому характеру признаков. Раньше всего мы встречаем ряд изменений, значение которых заключается в том, что они способствуют общему подъему энергии жизне-

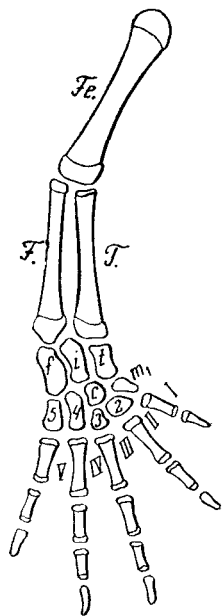


Рис. 32. Схема задней пятипалой конечности: *fe.*—femur (бедро); *F*—fibula (малая берцовая кость); *T.*—tibia (большая берцовая кость). Все остальные косточки, вместе взятые, образуют ступню: *f, i, t, c, m, 1, 2, 3, 4, 5*—tarsus (предплюсна); *I—V*—metatarsus (плюсна) (из И. И. Шмальгаузена)

деятельности животных, у которых они появляются; сюда относятся: переход от пассивного питания к активному, изменения в пищеварительных железах, приспособления к более совершенному захватыванию пищи (зубы и изменение в челюстном аппарате), повышение дыхательной функции (все изменения в жабрах) и т. д. Затем следуют прогрессивные изменения активных проявлений жизнедеятельности, куда в первую очередь относится повышение подвижности животных (усиление мускулов, дифференцировка их, замена хрящевого скелета костным, развитие и совершенствование хвостового плавника, развитие парных плавников и т. д.); при этом характерно то, что разобранные нами морфологические изменения таковы, что благодаря им повышаются и интенсивность и разнообразие движений. Сюда же относится повышение разнообразия и сложности реакции животных на раздражения, получаемые из внешней среды; я не останавливался специально на изменениях головного мозга и органов высших чувств, но должен здесь отметить, что во всем ряду рассмотренных нами прогрессивно изменявшихся форм мы видим прогрессивное изменение этих органов, выражающееся частью в увеличении количества нервного вещества, частью в осложнении структуры мозга и органов чувств. Наконец, отметим прогрессивные изменения в органах нападения (зубы и т. д.) и защиты (чешуи, панцири).

Не вдаваясь в подробности, особенно подчеркиваю одну особенность всех перечисленных нами изменений, а именно их универсальный характер. Эти изменения строения самых различных органов (и само собой разумеется зависящие от них изменения их функций) не суть приспособления к каким-либо специальным условиям жизни, т. е. приспособления к жизни на определенной глубине, или на дне, или к питанию особой пищей и т. д., но изменения очень общего характера. При этом мы видим, что изменения такого универсального типа оказываются стойкими и в дальнейшем эволюционном процессе: они сохраняются в своих основных чертах неизменными и при дальнейшей прогрессивной, иногда очень долгой, эволюции. Таким образом, у всех потомков первичных гнатостом, шедших по линии прогрессивного изменения, сохранился тип хватательных челюстей; у всех рыб сохраняется основной тип строения плавников; у прогрессивных наземных позвоночных — основные черты пятипалой конечности и т. д. Напротив, развитие приспособлений специального характера, т. е. приспособлений, приуроченных к одному или немногим видам функций, как бы останавливает прогрессивную эволюцию: животное может благополучно существовать в течение долгого периода времени и даже изменяться, но организация его не становится выше. Хорошими примерами такой остановки эволюции, зависящей от специализации, являются миноги с их сосущим ротовым аппаратом, двоякодышащие рыбы, у которых зубы слились и обратились в своеобразные пластинки (приспособление

к питанию определенной пищей), голоцефалы с совершенно аналогичными изменениями ротового аппарата и целый ряд других форм. Все эти группы, не изменяясь или изменяясь сравнительно мало, прожили в течение невероятно долгих периодов времени (в течение которых другие родственные им животные, жившие в той же среде, претерпели весьма сильные изменения организации) и пережили целый ряд изменений среды, к которым им пришлось приспособляться, но не дали начала ни одной прогрессивной группе: эволюционный процесс на них как бы останавливается, и я думаю, что мы можем это приписать именно явлению специализации функций.

Мы приходим к выводу, что перспективное значение эволюционных изменений весьма различно: одни как бы останавливают эволюционный процесс, другие дают возможность ему идти беспрепятственно далее. Поэтому различие между обоими видами изменений организации и функций с эволюционной точки зрения удобно обозначить особыми терминами. Это было причиной, почему я назвал «ароморфозами» изменения общего и универсального характера, благодаря которым организация животных поднимается на более высокую ступень и которые дают возможность к дальнейшему прогрессивному изменению, и назвал «идиоадаптациями» все изменения приспособительного характера, все приспособления к строго определенным условиям среды, которые не повышают общей энергии жизнедеятельности животных<sup>1</sup>.

### ЧАСТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, ИЛИ ИДИОАДАПТАЦИИ

Мы перейдем теперь к тому направлению эволюционного пути, которое происходит путем идиоадаптаций.

Итак, как это было нами только что сказано, ароморфозы отличаются от идиоадаптаций тем, что при идиоадаптациях не происходит какого бы то ни было усиления или подъема общей энергии жизнедеятельности организма, но эволюирующие формы лучше приспособляются к определенным условиям окружающей среды, чем их предки. Иными словами, животные, вступившие на этот путь биологически прогрессивной эволюции, отнюдь не поднимаются на высшую ступень организа-

---

<sup>1</sup> Отмечаем, что мы в предыдущем перечислили очень крупные изменения организации, которыми отличаются друг от друга большие группы животных; задачей эволюционной морфологии является распространить это исследование и на отличия (главным образом физиолого-морфологические) и 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.

ции: в этом отношении они стоят не выше и не ниже своих предков. Это коренное различие между этими обоими типами биологического процесса станет совершенно понятным читателю, если он внимательно вдумается в следующие ниже приводимые примеры.

Идиоадаптациями являются прежде всего все бесчисленные изменения окраски животных, соответствующие той среде, в которой они обитают; сюда относятся, например, все покровительственные и защитные окраски. Так, мы знаем, что очень многие пелагические животные имеют прозрачное тело, делающее их невидимыми в водной среде; тот же признак мы находим у многих свободно плавающих личинок рыб; биологическое значение этих особенностей настолько очевидно, что на нем нечего останавливаться. Напомним еще белую окраску брюшной стороны тела, очень распространенную у рыб, держащихся близ поверхности воды; окраска эта благодаря своему сходству по цвету с пеной гребней воды выгодна для обладателей ее как средство защиты от хищных рыб, подплывающих к ним снизу.

У рыб, живущих близ дна или среди растений, цвет верхней стороны тела близок к окраске среды, причем часто рисунок, т. е. расположение полос и пятен разных цветов и оттенков приспособлен к тому, чтобы сделать животное малозаметным. Во многих случаях этот способ защиты еще более усовершенствован, и окраска меняется приспособительно под влиянием нервной системы; например, камбалы меняют свой цвет, делая его вполне подобным цвету того дна, на котором они в данное время находятся.

Мы напомнили читателю немногие примеры приспособительной окраски у рыб, так как мы до сих пор говорили главным образом о них, но мы знаем, что во всякой группе живущих на свету животных мы найдем бесчисленные примеры защитительных и маскирующих окрасок и рисунков; не опасаясь сделать большой ошибки, мы можем сказать, что большая часть окрасок наземных животных является приспособительной.

Я уже указывал некоторые случаи, когда форма тела является адаптацией к той обстановке, в которой живет животное, как, например, плоская форма тела скатов (рис. 14), являющаяся приспособлением к донному образу жизни. Аналогичным примером может служить плоская форма тела камбал; тот и другой случай интересны как примеры того, насколько значительные изменения всей организации могут быть вызваны приспособлением к определенному образу жизни, в данном случае инстинктом животного, побуждающим его держаться на дне. По поводу камбаловых рыб отмечу, что для хордовых животных билатеральная симметрия тела есть один из очень стойких и древних признаков организации; благодаря переходу к донному образу жизни камбалы изменились именно в этом признаке, причем произошли коренные преобразования всего строения: изменилось строение черепа, рот сделался асимметричным, один глаз переселился с одной стороны тела на другую и т. д. (рис. 33).

Из адаптивных изменений строения рыб упомяну еще об удивительных листовидных выростах кожи на теле некоторых морских коньков (*Phyllopteryx equus*), делающих их похожими как раз на те водоросли, среди которых они живут; о своеобразных жгутовидных гибких лучах непарного плавника так называемого «морского черта» (*Lophius*, *Chirolophius*), служащих приманкой для добычи, когда эти хищные рыбы лежат на дне (рис. 34,  $r_1, r_2, r_3, r_4...$ ); о превращении плавников в присоски, которыми некоторые рыбы (*Gobiidae*, *Lepadogaster* и др.), живущие в области прибрежных скал (рис. 35, *vt*). Далее в качестве примеров адаптивных изменений у рыб можно привести изменение грудных плавников у тригл (рис. 36), у которых два или три передних луча этих плавников превратились в свободные и гибкие, напоминающие пальцы, придатки (рис. 36,  $rd_1, rd_2, rd_3$ ), при помощи которых они ползают

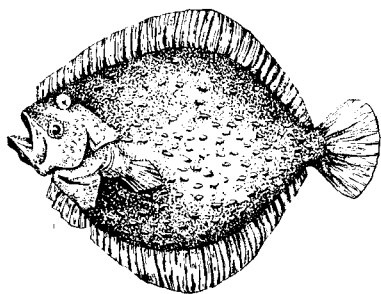


Рис. 33. Камбала — *Bothas maximus* (из Дж. Смита)

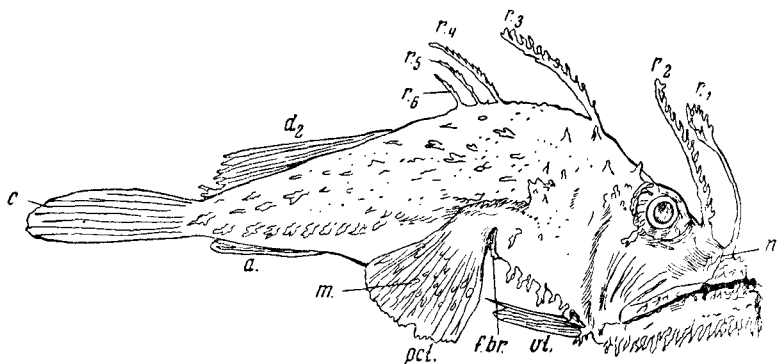


Рис. 34. Морской черт — *Lophius piscatorius* со своеобразным приманочным аппаратом на голове и на спине, образованным видоизмененными лучами непарного спинного плавника ( $r_1, r_2, r_3, r_4, r_5, r_6$ ); *c*. — хвостовой плавник;  $d_2$  — неизменный задний спинной плавник; *a*. — анальный плавник; *pct.* — грудной плавник; *vt.* — брюшной плавник (из А. Н. Северцова)

по дну и ощупывают добычу, состоящую из ракообразных. В качестве очень своеобразного приспособления к образу жизни на поверхности воды упомянем еще глаза четырехглазки (*Anableps tetrapthalmus*) (рис. 37); рыба эта имеет привычку плавать на поверхности воды так, что верхняя часть ее глаза находится в воздухе, а нижняя в воде, и соответственно этому роговица и зрачок глаза

разделены горизонтальной перегородкой на два отдела — верхний и нижний (собственно говоря, в каждом глазу находится по два зрачка), причем верхний приспособлен к видению в воздухе, а нижний к видению в воде; аккомодация обеих половин глаза различна.

Все изменения этого рода являются идиоадаптациями, ибо совершенно понятно, что различная окраска и различное расположе-

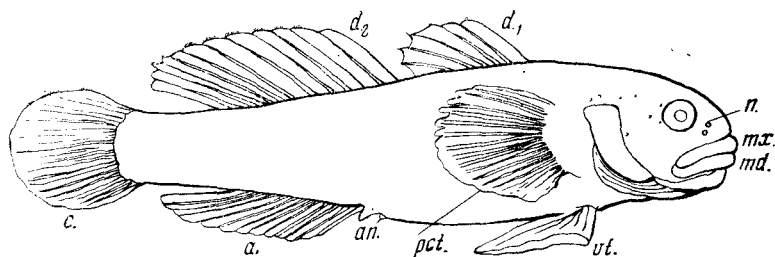


Рис. 35. *Gobius capito*. Обратите внимание на сросшиеся между собой брюшные плавники, образующие крепкую присоску, с помощью которой живущий в прибрежных местах *Gobius* удерживается на скалах во время сильного морского волнения или прилива:  $d_1$ ,  $d_2$  — передний и задний спинные плавники;  $c$ . — хвостовой плавник;  $a$ . — анальный плавник;  $an$ . — анальное отверстие;  $pct$ . — грудной плавник;  $vf$ . — сросшиеся между собой брюшные плавники (из А. Н. Северцова)

ние пятен на теле животных, точно так же как и различные изменения общей формы их тела, нисколько не повышают общей энергии их жизнедеятельности, равно как и высоты их организации по сравнению с организацией родственных им форм. Точно так же и многочисленные изменения, происходящие в органах движения, как, например, только что упомянутые нами изменения плавников у тригл и у гобиуса и приведенные нами выше при описании «адаптивной радиации» примеры превращения стопоходящей конечности млекопитающих в пальцеходную, плавающую, лазающую, роющую, летающую и хватательную конечность (рис. 26), являются ни чем иным, как приспособлениями животных к движению в определенной обстановке, в определенных условиях среды, отличающихся от тех условий, в которых жили и двигались их близкие и более отдаленные предки. Мы не считаем, что эти изменения конечностей повлекли за собой общее повышение организации у тех форм, у которых они появились, коротко говоря, не думаем, чтобы они были ароморфозами: все они являются простыми идиоадаптациями, т. е. приспособлениями к иному, но отнюдь не более высокому уровню жизни. Сами животные при этом, конечно, сильно изменяются, но энергия их жизнедеятельности не повышается и общее строение их не делается ни более сложным, ни более совершенным. Мы привели немногие примеры адаптаций, главным образом у рыб и у млекопитающих, причем выбрали наиболее резкие

примеры, касающиеся сравнительно немногих органов. Примеры эти можно было бы умножить почти до бесконечности, так как идиоадаптации существуют во всех органах, как наружных, так и внутренних, имеющих отношение к наружной среде в широком смысле этого слова, и встречаются у всех решительно групп животных: наземных и подземных, водных, летающих и т. д. Мы имеем огромное число приспособлений к условиям неорганической среды: холоду и теплу, условиям освещения, сухости и влажности и т. д. и еще большее количество их к условиям биологической среды: к особенностям растений, среди которых животные живут, к растительной или животной пище, которой они питаются, к врагам, с которыми им приходится бороться или которых приходится избегать, к добыче, которую приходится преследовать, и т. п., — другими словами, вся организация животных во всякий данный период эволюции является адаптивной. При этом идиоадаптации эти бывают весьма различными в зависимости от условий среды, к которой приспособляется животное; мы имеем приспособления к средам с разнообразными и переменными условиями, в которых живут подвижные животные с более или менее сложной организацией, и целый ряд переходов в приспособлении к средам с однообразными и постоянными условиями. В последних случаях, как, например, у животных, приспособленных к подземному образу жизни (гимнофионы, кроты, слепыши) или к жизни на отвесных скалах (гекконы), или к жизни на высоких деревьях (хамелеоны, ленивцы), или у животных, приспособленных к какому-либо одному сорту добываемой пищи, мы встречаемся уже со специализацией, т. е. с приспособлениями к узким, определенным и не варьирующим условиям среды. Эти специализации мы можем рассматривать как частный случай идиоадаптации<sup>1</sup>.

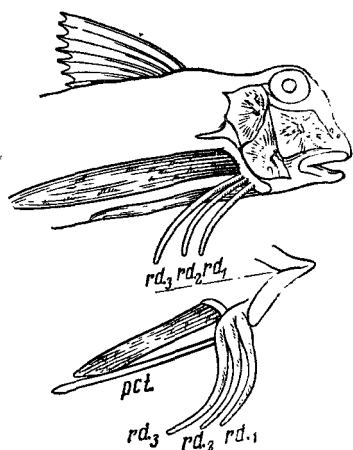


Рис. 36. Тригла — *Trigla* sp. Обратить внимание на сильно видоизменившиеся передние лучи ( $rd_1$ ,  $rd_2$ ,  $rd_3$ ) грудного плавника ( $pct.$ ), изображенного внизу отдельно (вид снизу), при помощи которых тригла может в случае надобности ползать по дну (из А. Н. Северцова)

<sup>1</sup> Подробную классификацию идиоадаптаций читатель может найти в VIII гл. моей книги «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution», 1931). Отмечу также, что при этом обзоре я оставил в стороне те индифферентные изменения строения (коррелятивные изменения и т. п.), которые не имеют для животного непосредственного биологического значения. Правда, многие такие

Теперь, после того как мы установили различие между эволюцией животных, идущей путем ароморфозов, и эволюцией, идущей путем идиоадаптаций, если мы обратимся снова к ходу эволюционного процесса у низших позвоночных, схематически изображенного на нашем родословном древе (рис. 25), то мы не можем не заметить того, что появление в данной группе одного или нескольких ароморфозных признаков обуславливает некоторый подъем организации животных, но что данные формы, поднявшись на определенную высоту строения и функций, не идут в эволюционном про-

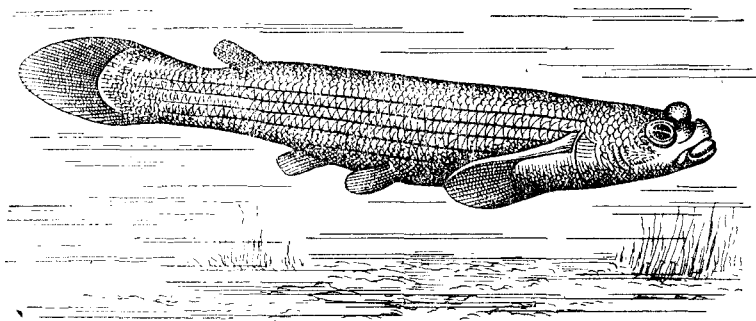


Рис. 37. Четырехглазка — *Anableps tetraphtalmus* (из Г. В. Никольского)

цессе далее, пока у них не разовьется новый ароморфоз или группа таковых. Между появлениями двух групп прогрессивных изменений организаций, т. е. между двумя ароморфозами, может пройти весьма значительный промежуток времени, так что процесс прогрессивной эволюции идет в большинстве случаев как бы уступами, причем периоды подъема организации чередуются с периодами, когда морфофизиологической прогрессивной эволюции не происходит вовсе.

При этом весьма важно отметить, что периоды, в течение которых не происходит морфофизиологической прогрессивной эволюции, в данной группе животных вовсе не означают остановки эволюционного процесса вообще. Тщательно всматриваясь в ход этого процесса, мы видим, что в промежутках между периодами ароморфозов организация животных может изменяться очень сильно и что изменения некоторых форм весьма велики коли-

индифферентные изменения могут иметь косвенное биологическое значение, как, например, изменения в росте или изменения во времени спаривания, которые препятствуют свободному скрещиванию близких форм и создают биологическую изоляцию, благодаря которой данные группы начинают эволюировать по самостоятельным путям. Разбор этих изменений выходит за пределы поставленных нами задач.

чественно, но что все эти изменения качественно носят характер идиоадаптаций. Периоды ароморфоза представляют собой как бы узловые точки эволюционного процесса, после которых начинается процесс усиленной адаптивной радиации и данная прогрессивная систематическая группа распадается на большое число дочерних групп адаптивного характера.

В природе действительно часто случается так, что вслед за периодом ароморфоза, когда развиваются те морфофизиологические признаки, которые поднимают общую жизнедеятельность данных форм, следует период идиоадаптивного филогенетического развития, во время которого потомки ароморфозно изменившейся прародительской формы расширяют свой географический ареал и приспосабливаются к наступающим при этом новым и разнообразным условиям окружающей среды. Во время этого периода дивергентной адаптации все ароморфозные признаки животных остаются без изменения, но наряду с ними появляются новые приспособительные признаки, и только в отдельных, очень немногих случаях ароморфозные признаки исчезают совсем. Таким образом, обычно вслед за периодом ароморфозов следует период дивергентной идиоадаптации.

Это общее правило можно было бы подтвердить многими случаями, взятыми из филогенеза многоклеточных животных, но мы ограничимся лишь одним нижеследующим примером. Так, рассматривая филогенетическое развитие потомков *Chondrichthyes selachioidei*, мы можем с полной уверенностью сказать, что от этой группы примитивных рыб отделились по крайней мере две ветви, из которых одна (*Osteichthyes*) пошла по пути прогрессивной эволюции<sup>1</sup>, а другая остановилась и, сохраняя весьма примитивную организацию, вполне благополучно дожила до нашего времени (*Elasmobranchii*). Эта остановка на пути прогрессивной эволюции не сопровождалась остановкой эволюционного процесса вообще: эласмобранхии в течение всего своего существования, т. е. с Петра до наших дней, продолжали изменяться и дали начало большому числу форм, из которых некоторые более или менее специализировались, приспособившись к определенным, в общем весьма разнообразным условиям жизни, а другие не проявляют признаков такой узкой специализации.

Представителями специализированных форм могут считаться скаты (рис. 14), организация которых испытала чрезвычайно сильные и в количественном и в качественном отношении изменения в связи с донным образом жизни: отметим плоскую форму тела, громадное развитие грудных плавников, передвижение жаберных отверстий на брюшную сторону, а дыхальца на спинную сторону тела, изменения в форме зубов (развитие мостовидных зубов) и целый ряд других крупных изменений. Специализованными же

<sup>1</sup> Точнее, некоторые члены которой эволюционировали прогрессивно.

формами являются *Holosephali* с их приросшим к осевому черепу небноквадратным хрящом, измененными зубами и т. д.

Но особенно интересными для нас в данном случае являются те акуловые рыбы, которые в общем не специализировались, но тем не менее сохранили в сравнительно неизменном виде целый ряд признаков своей примитивной организации<sup>1</sup> и вместе с тем живут в той же обстановке, в какой обитают и высшие рыбы (*Teleostei*), и ведут тот же образ жизни, как эти последние. Здесь мы имеем типичный пример того, что морфолого-физиологический прогресс, или ароморфоз, есть лишь частный случай общебиологического прогресса:

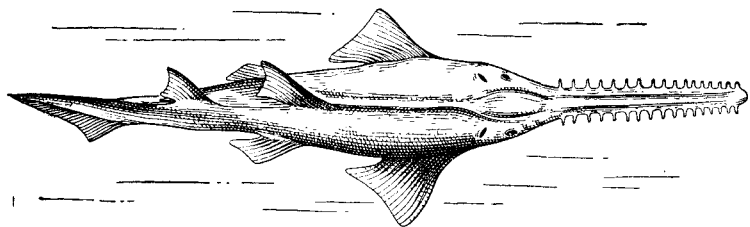


Рис. 38. Пила-рыба — *Pristis Perroteti* (из Г. В. Никольского)

акуловые рыбы остановились на пути ароморфоза, но приобрели некоторые биологические особенности (главными из них я считаю указанные выше особенности, касающиеся их способа развития), которые позволили им выдержать конкуренцию с гораздо более высокими формами рыб. Но и здесь эволюционный процесс не остановился: группа акуловых рыб в течение своего существования распалась на целый ряд более или менее различающихся между собой форм (адаптивная радиация). Для того чтобы представить себе, насколько в некоторых случаях различия в организации, а, следовательно, и эволюционные изменения акуловых рыб велики, достаточно вспомнить хотя организацию таких форм, как пила-рыба (*Pristis antiquorum*) или молот-рыба (*Sphyrna zygaena*).

Как это видно из рисунка 38, у пилы-рыбы имеется сильно удлиненное рыло (rostrum), по обеим сторонам которого развились многочисленные боковые зубы: рыло таким образом превратилось в опасный орган нападения. Пила-рыба налетает на свою добычу — крупных рыб и водных млекопитающих — и быстро проводит своей пилой по ее телу, нанося ей губительные порезы. У молота-рыбы (рис. 39) очень сильно развились обонятельные капсулы, благодаря чему изменилась вся форма головы и раздвинулись глаза. Изменилось также и положение глаз вследствие удлинения заднеглазничных и переднеглазничных отростков черепа. По-видимому, у молота-рыбы резко повысилось чувство обоняния.

<sup>1</sup> Вероятно, акуловые рыбы и скаты сохранили примитивные признаки в своей организации в значительной степени благодаря развившимся у них ценогеназам, но различия между отдельными группами акул и скатов имеют характер идиоадаптаций.

К аналогичным выводам мы приходим и при обзоре эволюции рыб с костным скелетом. Но я не буду останавливаться на этом вопросе дольше, так как думаю, что мысль моя в достаточной степени пояснена уже приведенными примерами. Я пришел к только

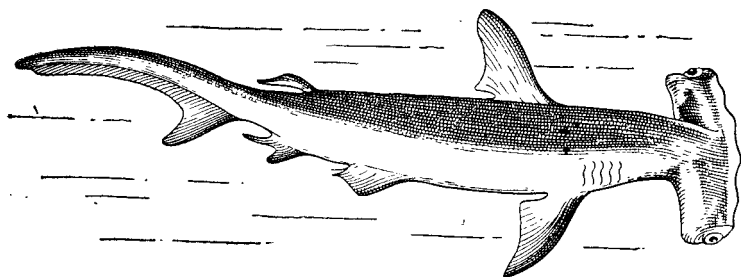


Рис. 39. Молот-рыба — *Sphyrna zygaena* (из Дзя)

что изложенным результатам на основании изучения эволюции низших позвоночных, но отмечаю, что эволюция наземных позвоночных, которую мы коротко разберем в следующей главе, приводит нас к аналогичным результатам.

### ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, ИЛИ ЦЕНОГЕНЕЗЫ

Третье направление биологически прогрессивной эволюции мы обозначили как направление ценогенеза, или направление эмбриональных приспособлений организма.

Мы называем ценогенезами такие эмбриональные или личиночные признаки, которые развиваются в организме в течение онтогенеза, а затем исчезают, но которые непосредственно полезны развивающемуся организму. Мы употребляем здесь слово «ценогенез» в том самом смысле, в котором первоначально употреблял его сам Геккель, когда ввел этот термин в литературу, т. е. принимаем, что ценогенезы являются полезными эмбриональными приспособлениями.

В сущности говоря, в каждом многоклеточном организме в течение его эмбрионального развития обязательно появляются те или иные приспособления к различным специфическим условиям его зародышей или личиночной жизни. Так, несомненными ценогенезами являются, например, разнообразные виды яичных оболочек, защищающие зародышей от различного рода механических повреждений (рис. 16); ценогенезом является яичный желток (рис. 30, 31, 40 и 41, dt.), представляющий собой совершенно готовую пищу для зародышей и личинок во время их эмбрионального развития и избавляющий их, таким образом, от опасных и часто бесплодных поисков подходящей пищи; ценогенезом является амнион птиц (рис. 40, am.), рептилий и млекопитающих, защищающий зароды-

шей этих животных от толчков и ударов, которые приходится иногда выдерживать материнскому организму и отложенным яйцам; ценогенезом является аллантаис тех же животных с его богатым сплетением эмбриональных и кровеносных сосудов (рис. 40, al.), а также плацента млекопитающих, являющаяся, как и аллантаис, органом эмбрионального дыхания животных; таким же органом личиночного дыхания и, стало быть, таким же ценогенезом являются и длинные наружные эмбриональные жаберные нити, встре-

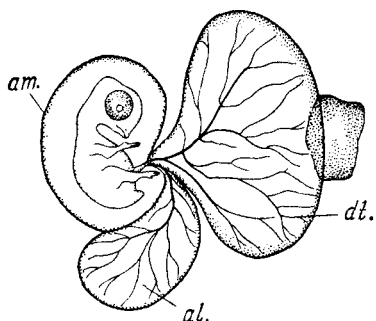


Рис. 40. Эмбрион цыпленка со своими тремя зародышевыми придатками: *am.* — амнион; *al.* — аллантаис; *dt.* — желточный мешок (из Кольмана)

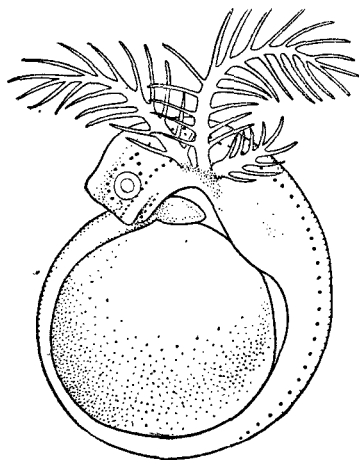


Рис. 41. Эмбрион гимнофiona — *Ichthyophis glutinosus* с наружными жабрами и кожными органами чувств (из П. Сарасина)

чающиеся у зародышей селахий (рис. 30) и у личинок амфибий (рис. 41).

Все эти часто чрезвычайно сложно построенные ценогенетические органы развиваются в течение эмбрионального или личиночного периода жизни животного и начинают атрофироваться у зародышей или у личинок или уже у молодых животных, так что у взрослых форм от них не остается ни малейшего следа. Однако биологическое значение этих чисто эмбриональных исчезающих у взрослых форм приспособлений очень велико; ценогенезы дают возможность зародышам и позже молодым личинкам пережить без особого урона самый опасный период их индивидуального существования, а именно период, когда молодые животные еще очень малы и беспомощны.

С этой точки зрения вполне понятно, почему развитие каждого нового ценогенетического признака так важно для жизни вида: оно позволяет дожить до взрослого состояния гораздо большему числу особей, чем это имело место у предшествовавших поколений. Другими словами, каждое новое эмбриональное приспособление, хотя

оно и исчезает целиком у взрослого животного, обеспечивает выживание во взрослом состоянии большего числа особей, чем это имело место у предков, у которых это приспособление еще не было развито; таким образом, увеличивается общее количество индивидуумов, образующих данный вид.

В самом деле, представим себе существование определенного вида животных в определенной местности, причем среднее количество особей здесь остается неизменным; если у зародышей данного вида разовьется какое-либо важное эмбриональное приспособление (ценогенез), вследствие которого деятельность одной из главных функций зародыша (функции питания, дыхания или защиты от врагов) повысится, то увеличится число зародышей или личинок, доживающих до взрослого состояния, а тем самым и число взрослых особей, населяющих данную область. В результате имеет место перенаселенность данной формы в данном географическом ареале, что влечет за собой расселение отдельных особей данного вида по новым ареалам. Вследствие этого у нашего вида возникают новые идиоадаптации, приспособленные к новым условиям существования, что в свою очередь ведет к образованию новых дочерних видов. Причины этих биологически прогрессивных изменений лежат, однако, не в изменении строения взрослых предков данной формы, но в только что упомянутых нами эмбриональных приспособлениях (ценогенезах) потомков, приспособлениях, исчезающих у взрослых форм животных, но делающих возможным значительное увеличение их числа.

Мы считаем не подлежащим сомнению тот факт, что огромное большинство примитивно построенных форм, в том числе прежде всего все примитивные эласмобранхии, в особенности акулы, и, вероятно, многие примитивные рептилии, например, *Sphenodon*, смогли дожить до наших дней главным образом вследствие своих эмбриональных приспособлений.

## МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС, ИЛИ ОБЩАЯ ДЕГЕНЕРАЦИЯ

Перейдем теперь к последнему направлению биологического прогресса, которое мы называем направлением общего морфофизиологического регресса, или общей дегенерации.

Результаты филогенетических и экологических исследований приводят нас к выводу, что общее регрессивное направление эволюции ведет в конечном итоге к биологически прогрессивному развитию животных. Мы знаем, что целые группы дегенерировавших форм, например все оболочники, ленточные черви, усоногие раки и многие другие, увеличили в течение филогенеза число своих особей, расширили свой ареал распространения и распались на соподчиненные систематические категории (дочерние виды).

При общей регрессивной эволюции какой-либо формы животных мы часто находим, что одна система органов развивается у них

прогрессивно, в то время как другая находится в состоянии полной редукции. При этом обычно атрофируются органы, несущие активные функции, а прогрессивно развиваются пассивные, но важные для животного организма, так что в общем мы можем сказать, что общая дегенерация является полной противоположностью морфо-

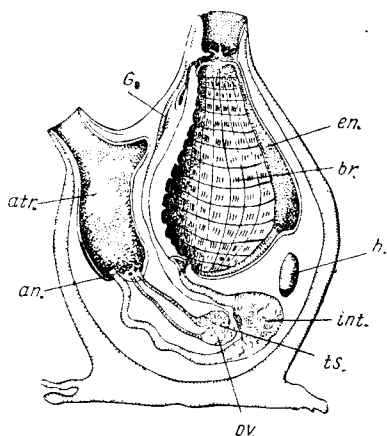


Рис. 42. Асцидия. Схематизированный продольный разрез: *an.* — анальное отверстие; *atr.* — околожаберная или перибранхиальная полость; *br.* — жаберные отверстия; *en.* — эидостиль; *h.* — сердце; *G.* — ганглионарный нервный узел; *ov.* — яичник; *ts.* — семенники; *int.* — кишечник (из И. Боаса)

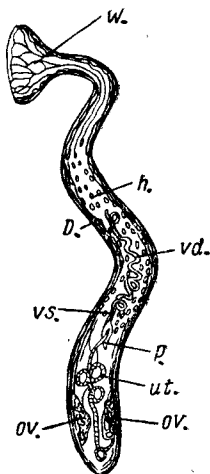


Рис. 43. *Caryophyllaeus mutabilis*. Типичная эндопаразитическая форма. Обратите внимание на отсутствие пищеварительной и нервной системы и на чрезвычайное развитие мочеполовой системы: *ov.* — яичник; *ut.* — матка; *h.* — семенники; *vd.* — семенной проток; *vs.* — семенной пузырь; *D.* — желточники; *p.* — копуляционный сосочек; *W.* — выделительные каналы (из Н. Брекего)

физиологического прогресса, или ароморфоза. Действительно, у многих дегенерировавших форм целиком редуцируются органы движения, т. е. вся мускульная система, а также скелет конечностей, редуцируется центральная нервная система со всеми нервами и органами чувств и органы активного питания и, наоборот, прогрессивно развивается половая система.

Вероятной причиной общей деградации животных, по-видимому, является, во-первых, переход животных от свободно подвижного образа жизни к сидячему или неподвижному образу жизни и, во-вторых, их переход от самостоятельного образа жизни к паразитизму. Изучение экологии сидячих и паразитических форм показало нам, что и те и другие группы животных развиваются в направлении биологического прогресса: в обеих этих группах отдельные разновидности представлены большим числом индивидуумов, а высшие систематические группы — большим числом ро-

дов, видов и разновидностей, имеющих широкий ареал распространения. В общем можно считать установленным, что многие сидячие дегенерировавшие формы, как например Hydrozoa, Anthozoa, Madreporaria, Tunicata (рис. 42) и Cirripedia, в общем и целом принадлежат к числу наиболее цветущих групп животного царства.

То же можно сказать и о многих энтопаразитах, у которых редукция органов пошла еще дальше, чем у сидячих форм. У многих из них, например, у *Caenophyllaeus mutabilis*, изображенной на рис. 43, оказались атрофированными не только органы движения и захватывания добычи, но и весь пищеварительный тракт со всеми его придатками, так что питание этих форм происходит эндосмическим путем при помощи всей кожной поверхности тела животного. Все эти регрессивные изменения, однако, вполне компенсируются целым рядом новых прогрессивных изменений (порой весьма сложных), имеющих место в половой системе животного, а также многими эмбриональными изменениями (ценогенезами) у зародышей и личинок. Можно даже сказать, что самым характерным для эволюции дегенерировавших форм является именно прогрессивное развитие у них половой системы и различного рода ценогенезов, а также органов пассивной защиты (у сидячих форм); атрофия многих органов, даже целых систем органов, у сидячих и паразитических форм, хотя она прежде всего и бросается в глаза наблюдателю, представляет собой лишь явление вторичного порядка.

---

#### IV. НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ В ОТДЕЛЬНЫХ ТИПАХ ЖИВОТНОГО МИРА

В предыдущей главе мы установили, что биологический прогресс, т. е. выживание и победа в борьбе за существование, достигается четырьмя различными способами, а именно: 1) путем ароморфозов, 2) путем идиоадаптаций, 3) путем ценогенезов и 4) путем общей дегенерации.

В приведенных нами примерах мы старались показать, что в течение морфофизиологической прогрессивной эволюции, т. е. эволюции путем ароморфоза, строение и функции животных усложняются, а интенсивность функции активных органов повышается; мы показали, что у животных, развивающихся путем идиоадаптаций, появляются многочисленные приспособления к изменившимся условиям окружающей среды, иногда весьма значительно меняющие общее строение и функции их органов, но в общем не поднимающие организацию животных на высшую ступень и не повышающие общей энергии их жизнедеятельности. Мы видели также, что при эволюции путем эмбриональных изменений (ценогенезов) у животных изменяются различным образом строение и функции зародышей, вследствие чего значительно возрастает количество взрослых особей, но не изменяется их строение. Наконец, при эволюции, протекающей в направлении общей дегенерации, у животных изменяются прогрессивно только некоторые системы органов, в то время как большинство активно функционирующих органов, или систем органов, атрофируются вследствие перехода животных к паразитическому или сидячему образу жизни.

Соответственно всему этому мы различаем теперь четыре вида эволюции: 1) эволюцию прогрессивную, 2) эволюцию идиоадаптивную, 3) эволюцию ценогенетическую и 4) эволюцию дегенеративную.

Надо сказать, что до сих пор зоологи очень мало обращали внимания на вопрос о направлениях эволюционного процесса и обычно различали только два типа его — прогресс и регресс, считая всякое приспособление за прогрессивное изменение и часто

смешивая понятие биологического и морфофизиологического прогресса друг с другом, что приводило к крупным недоразумениям<sup>1</sup>.

Мы на основании приведенных выше данных отделили друг от друга понятия прогрессивного изменения (ароморфоза) и идиоадаптации и, таким образом, констатировали четыре намеченных выше главных направления эволюционного процесса. Естественно теперь спросить себя: что же, собственно, дает нам это изменение в понятиях для представлений об общем ходе эволюционного процесса?

Расчленение понятий ароморфозов, идиоадаптаций и эмбриональных изменений (ценогенезов) помогает нам прежде всего понять крайне парадоксальный и необъяснимый с прежней точки зрения факт переживания групп низших (древних) животных до нашего времени. Действительно, факт благополучного выживания (и даже известного биологического процветания) крайне примитивных форм, остатков фауны давно прошедших времен является крайне странным. Мы уже указали на некоторые примеры такого выживания (круглоротые, эласмобранхии), но едва ли многие читатели представляют себе, насколько это явление оказывается распространенным и закономерным в природе. Поэтому я решился привести несколько дополнительных примеров явления выживания древнейших низкоорганизованных форм.

Как известно, мы имеем полное основание принимать, что все многоклеточные животные (Metazoa) произошли от одноклеточных животных (Protozoa), именно, как предполагают теперь, от форм, близких к жгутиковым. Когда произошло это отделение предков Metazoa от Protozoa, мы точно сказать не можем, но вполне определенно знаем, что оно произошло за долго до кембрийского периода, так как в кембрии мы встречаем уже довольно богатую фауну многоклеточных животных. Между тем одноклеточные, и в частности жгутиковые, дожили до нашего времени, сохранив существенные черты своей организации. Мы должны таким образом признать, что весь тип одноклеточных по своему строению представляет собой пережиток невероятно отдаленной от нас по времени фауны.

По поводу древности этой фауны нужно принять в соображение, что в кембрии, как мы это только что указали, мы находим довольно богатую фауну многоклеточных беспозвоночных: там встречаются кишечнополостные, ракообразные, руконогие и иглокожие; если мы признаем, что эти кембрийские формы произошли от одноклеточных, то нам придется допустить, что на эволюцию их потребовался весьма длинный (не в обыденном, а в геологическом смысле этого слова) промежуток времени, т. е., другими словами, признать, что современные Protozoa представляют собой

---

<sup>1</sup> Некоторые генетики, например, иногда обозначают всякий новый признак как прогрессивное изменение, всякую потерю признака — как регрессивное.

остаток фауны, приблизительно на столько же удаленной во времени от кембрия, как кембрийская эпоха далека от нашего времени.

С другой стороны, сравнивая палеозойских одноклеточных с современными, а мы можем это сделать на основании сохранившихся скелетов радиолярий (рис. 44) и корненожек, мы видим, что изме-

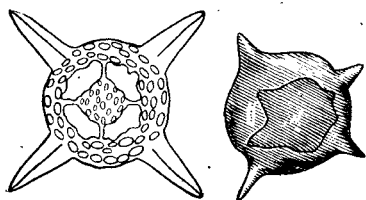


Рис. 44. Две формы радиолярий: ископаемая (докембрийская *Stangosphaera* и современная *Soumel-laria spherioidea* (из М. В. Павловой)

нения, которые они претерпели за длинный промежуток времени с кембрийских времен до нашей эры, не особенно велики, так как уже в ту отдаленную эпоху существовали отряды, находимые нами и в современной фауне. Таким образом, мы приходим к заключению, что одна часть Protozoa пошла по пути ароморфоза и дала начало многоклеточным животным, которые при своей дальнейшей эволюции претерпели громадные изменения, а другая пошла по пути идиоадаптации и, изменившись сравнительно мало, сохранила основные черты своей организации до наших времен. При этом она распалась на громадное число одноклеточных форм, хорошо приспособленных к различным условиям окружающей среды<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Как читатель уже вероятно заметил, я держусь подобно большинству зоологов и палеонтологов монофилетической точки зрения. Ввиду того, что некоторые русские авторы высказывались в пользу полифилетической гипотезы, выясню весьма кратко свою точку зрения на этот вопрос. С теоретической точки зрения оба взгляда являются вполне допустимыми, т. е. можно предположить а priori, что все разнообразные животные, составляющие современную фауну земного шара, произошли от одного корня, или, другими словами, от одного линейного вида примитивных одноклеточных животных (монофилия) или от многих корней (полифилия). Большинство морфологов держится первого взгляда, представителем второго взгляда в его крайней форме является ботаник Лотси, который предполагает, что каждый вид современных животных и растений произошел от отдельного вида одноклеточных.

Из русских зоологов сторонником полифилии является проф. Л. С. Берг, который в своем «Номогенезе» (1922) утверждает, что современные животные произошли от «десятков тысяч» корней. Не вдаваясь здесь в разбор взглядов Л. С. Берга, отмечу, что для морфолога его аргументация не представляется убедительной. Большинство палеонтологов, работающих над обширным и в достаточной мере полным материалом (назову Абеля, Бройли, Осборна), приходят к монофилетическому взгляду на происхождение крупных групп животных и к признанию эволюции в дивергентных направлениях. К этому выводу приходят авторы (Осборн), которые вполне учитывают значение параллелизма и конвергенции, т. е. принципов, которым сторонники полифилии придают особенное значение.

К тому же результату приходят и сравнительные анатомы и эмбриологи, как это видно, например, из последних сводок К. Гейдера относительно эволюции беспозвоночных и Боаса относительно эволюции позвоночных. Добавлю, что и мои исследования над эволюцией низших позвоночных привели меня к аналогичным выводам.

С другой стороны, нам приходится признать, что аргументация в пользу

Вывод, к которому мы пришли относительно одноклеточных, относится к целому ряду многоклеточных животных и в первую очередь к кишечнополостным<sup>1</sup>. Большинство зоологов принимает, что предки всех двусторонне симметричных животных (Bilateralia) и кишечнополостные произошли от одного общего корня, от каких-то нам ближе неизвестных гастрейд, стенка тела которых состояла из двух слоев (эктодермы и энтодермы) и внутри тела которых помещалась гастральная полость, открывавшаяся наружу бластопором<sup>2</sup>. Организация кишечнополостных в общем сохранила этот тип строения и остановилась на стадии, недалеко ушедшей от первичного типа; можно считать, что животные типа пресноводных гидр еще довольно близки к тем формам, от которых ответвились в одну сторону предки кишечнополостных, в другую — предки билатерально симметричных животных.

В общем кишечнополостные животные недалеко пошли по пути прогрессивного развития и осложнения организации, и наиболее прогрессивные формы среди них все еще стоят немногим выше первичных гидроидов, хотя мы и должны признать, что организация высших Hydrozoa, а тем более Scyphozoa и Anthozoa в общем сложнее организации первичных гидрополипов. Что касается ктенофор, то современные авторы склоняются к сближению их с личиночными формами Anthozoa.

Принимая с известными оговорками, что эволюция кишечнополостных шла по только что намеченному пути, мы должны признать, что главные группы их дифференцировались еще очень дав-

полифилетической гипотезы, если смотреть на нее по возможности беспристрастно, является в достаточной мере малоубедительной и слабой. Косвенные соображения, приводимые в пользу ее зоологами, систематиками и генетиками, настолько гипотетичны, что едва ли могут считаться научными доказательствами. А попытка Штейнмана построить на основании полифилетической гипотезы родословную животного царства привела к таким морфологическим несообразностям, что может скорее служить аргументом против признания полифилетической гипотезы, чем доказательством в пользу ее. Ввиду того, что исследования сравнительных анатомов и палеонтологов за немногими исключениями говорят в пользу монофилии, и ввиду слабости доказательств, приводимых в пользу полифилетической гипотезы, я становлюсь на точку зрения первого из этих взглядов, т. е. признаю монофилетическое происхождение и дивергентную эволюцию крупных групп животного мира (типов). Вопрос о том, все ли типы развились от одного корня, я лично оставляю открытым.

<sup>1</sup> При изложении филогенеза беспозвоночных я придерживаюсь главным образом сводки К. Гейдера «Phylogenie der Wirbellosen» (Kultur der Gegenwart), 1914.

<sup>2</sup> К. Гейдер предполагает, что губки (Spongia) произошли от одного корня с кишечнополостными; так как другие авторы признают, что губки эволюционировали независимо от остальных Metazoa, т. е. принимают дифилетическое происхождение животного царства, и так как вопрос о филогении губок до сих пор еще темен, то я их оставляю пока в стороне. Во всяком случае едва ли могут быть споры относительно того, что они произошли от одноклеточных предков, и в таком случае мы должны признать, что губки некоторое время эволюционировали в прогрессивном направлении, но что затем эта прогрессивная эволюция остановилась и они пошли по пути идиоадаптации и дожили до нашего времени, сохранив очень примитивную организацию. Эволюция в направлении идиоадаптации началась уже очень давно, так как губки известны еще с кембрия.

но (в геологическом смысле этого слова), так как в кембрийских отложениях мы уже встречаем отпечатки и медуз (*Peutoia pathor-ti*) и других кишечнополостных, а в более поздних палеозойских отложениях главные группы их за исключением ктенофор, которые палеонтологически не могли сохраниться, уже очень хорошо представлены. Сравнивая палеозойских кишечнополостных с их современными представителями, мы находим, что несмотря на довольно значительные изменения, происшедшие в строении этих последних за этот громадный промежуток времени, в них не произошло значительного подъема организации и что изменения эти происходили не в направлении морфофизиологического прогресса, но в направлении идиоадаптации, а во многих случаях даже в направлении общей дегенерации.

Эволюцию кишечнополостных мы можем себе представить на основании всего сказанного следующим образом. В начале своей эволюции, после того как они отделились от общих предков с *Bilateralia*, у кишечнополостных был период прогрессивной морфофизиологической эволюции, когда организация их осложнилась и они распались на свои главные группы (период ароморфозов). За этим периодом ароморфоза последовал очень длительный (опять-таки в геологическом смысле этого слова) период идиоадаптации, т. е. период, в течение которого организация кишечнополостных изменялась в пределах видов, родов, семейств, иногда отрядов, но не повышалась в сколько-нибудь значительной мере; у нас нет никаких оснований предполагать, что, начиная от силура и до наших дней, от кишечнополостных как таковых произошла какая-либо крупная группа более высокоорганизованных животных.

Выше мы уже упомянули, что при современном состоянии наших знаний мы имеем полное основание думать, что предки двусторонне симметричных животных (*Bilateralia*) произошли от общего корня с кишечнополостными, по всей вероятности от форм, по своей организации близких к ктенофорам или гребневикам. Мы не имеем палеонтологических данных для восстановления хода эволюции *Bilateralia*, так как в древнейших содержащих остатки ископаемых слоях, а именно в кембрийских отложениях, уже найдены хорошо дифференцированные представители целого ряда групп *Bilateralia*, а именно руконогие (*Brachiopoda*), иглокожие (*Echinodermata*), кольчатые черви (*Annelidae*), членистоногие (*Arthropoda*) и моллюски (*Mollusca*); ясно, что дифференцировка групп, к которым принадлежат эти животные, произошла значительно раньше кембрия. Таким образом, за отсутствием палеонтологических данных исследователю приходится при построении филогенеза этих форм руководиться данными сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии. Отметим, что в последнее время вопросы, касающиеся происхождения и эволюции *Bilateralia*, подвергались значительному и основательному переисследованию со

стороны целого ряда ученых; в результате несмотря на ряд трудностей многое для нас здесь представляется более ясным, чем для зоологов предшествующего поколения. В мои задачи не входит, однако, разбирать вопрос об эволюции двусторонне симметричных животных во всей его полноте; поэтому я останавлиюсь только на некоторых типах этих животных.

Как известно, двусторонне симметричные животные (Bilateria) распадаются на две главные группы, а именно — на первичноротых (Protostomia), у которых ротовое отверстие развивается непосредственно из бластопора или первичного рта зародыша, и на вторичноротых (Deuterostomia), у которых ротовое отверстие взрослого животного является новообразованием, развивающимся независимо от бластопора. Из первичноротых нам особенно интересны кольчатые черви, или аннелиды. Я не буду рассматривать сложного вопроса о происхождении аннелид и ограничусь указанием на то, что в среднекембрийских отложениях мы уже встречаем некоторые формы аннелид (*Canadia spinosa*, *Worthenella cambria*), близкие, поскольку мы можем судить, к современным формам. Сравнивая эти формы и остатки других палеозойских аннелид с современными формами, мы пришли к заключению, что основные черты организации кольчатых червей выработались уже в течение палеозоя, а может быть и еще раньше, и что организация их за весь длинный промежуток времени, протекший с кембрийского периода, не претерпела заметных прогрессивных изменений (ароморфозов). Ввиду же того, что аннелиды в настоящее время представляют собой процветающую и богатую формами группу, совершенно ясно, что эволюция их пошла по пути идиоадаптации.

С точки зрения занимающих нас вопросов о направлениях эволюционного процесса весьма интересным является факт, что от аннелид произошли три группы членистоногих животных (Arthropoda), а именно — ракообразные (Crustacea), группа Antennata, куда относятся Peripatus, тысячножки и вся громадная группа насекомых, и наконец паукообразные (Arachnomorpha). Я не буду здесь касаться вопроса о том, произошли ли Antennata и Arachnoidea от какой-либо группы ракообразных, например от листоногих раков (Phyllopoda), как это предполагал Гатчек, или они эволюировали независимо друг от друга от различных аннелид, так как этот спорный вопрос для нас не важен. Для нас интересно, что членистоногие отделились от аннелид на той стадии эволюции последних, когда у них выработались основные черты организации, характеризующие кольчатых червей как таковых: у предков членистоногих, несомненно, было сегментированное тело, покрытое хитиновой оболочкой и снабженное пароподиями; нервная система была расположена вентрально от кишечного канала и представляла собой сегментированную ганглионарную цепочку с надглоточным и подглоточным нервными узлами; между нервными комиссурами,

соединяющими эти нервные узлы, проходила глоточная часть кишечного канала. Дорзально от кишечного канала проходил дорзальный кровеносный сосуд, в котором кровь двигалась сзади наперед. В качестве органов выделения существовали типичные нефридии. На основании сопоставления этих анцестральных признаков мы можем сказать, что членистоногие произошли от типичных аннелид на той стадии эволюции, когда они приобрели характерную для кольчатых червей, и в частности для щетинконосных аннелид, организацию. От такой, нам ближе не известной группы аннелид<sup>1</sup>, произошли ракообразные, а от низших ракообразных отделились предки паукообразных (переходными формами являются *Palaeostraci*) и предки тысяченожек и насекомых; посредствующим звеном между *Antennata* и *Crustacea* является *Peripatus*.

Сравнивая строение представителей этих трех групп членистоногих со строением аннелид, мы совершенно определенно можем сказать, что здесь мы имеем дело с прогрессивной эволюцией в том смысле, как мы ее определили выше, т. е. с ароморфозом. Во всех трех случаях организация потомков аннелид стала значительно сложнее и дифференцировалась, и вместе с тем повысились энергия жизнедеятельности и сложность функций органов этих животных. Конечными результатами этих трех направлений эволюционного процесса являются высшие ракообразные (*Decapoda*), представляющие собой наиболее высокоорганизованных беспозвоночных животных водной среды, а также насекомые и пауки, являющиеся высшими представителями фауны беспозвоночных на суше.

Таким образом, от одного корня, т. е. от аннелид докембрийских времен, отошли четыре эволюционных линии или направления эволюционного развития: одна адаптивная линия, которая ведет к современным кольчатым червям, отличающимся от своих предков, но в общем не поднявшаяся выше их уровня, и три прогрессивных линии, из которых первая ведет к наиболее высоким водным беспозвоночным, т. е. высшим ракообразным (*Decapoda*), две другие — к высшим наземным представителям членистоногих: насекомым и паукам (*Insecta* и *Araneina*).

Я не буду останавливаться на трудном и еще недостаточно выясненном вопросе о филогенезе моллюсков и отмечу только, что среди них выделилась несомненно прогрессивная группа головоногих.

Переходя к вторичноротым (*Deuterostomia*), отметим, прежде всего, что группа вторичноротых, обнимающая *Chaetognata* (*Sagitta*), *Enteropneusta* (*Balanoglossus*), иглокожих (*Echinodermata*)

---

<sup>1</sup> Или, если подтвердится второе из указанных выше предположений, от трех групп аннелид; лично мне это предположение о самостоятельном происхождении *Crustacea*, *Antennata* и *Arachnomorpha* кажется менее вероятным, чем предположение, что две последних группы произошли от примитивных *Crustacea*, но для интересующего нас в данное время вопроса выбор между тем или иным решением не важен.

и хордовых животных (Hemichordata, асцидии, сальпы, Amphioxus и позвоночные), представляет собой единую, по всей вероятности монофилетическую группу, имеющую только отдаленные связи с первичноротыми. Мы отмечаем это ввиду старых гипотез относительно родства между позвоночными и аннелидами. Все новейшие исследования приводят к выводу, что эти взгляды на близкое родство между хордатами и аннелидами, которые встречаются и в новейшей литературе<sup>1</sup>, приходится в настоящее время оставить как неверные. Мы имеем полное основание предполагать, что Deuterostomia, отделившись от предков Bilateralia, пошла по совершенно самостоятельному пути развития.

Из Deuterostomia иглокожие, отделившись от общего гипотетического предка вторичноротых<sup>2</sup>, перешли к прикрепленному (сидячему) образу жизни и вторично приобрели радиальную симметрию. Поднявшись до довольно большой высоты организации (причем, многие снова возвратились к свободно подвижному образу жизни), они остановились в своей прогрессивной эволюции и вступили на путь идиоадаптаций; при этом они распались на ряд групп, из которых некоторые вымерли, а другие существуют до сих пор.

Таким образом, в эволюции иглокожих мы могли бы различить два периода, а именно первый период прогрессивных морфологических изменений, в течение которого их организация весьма сильно осложнилась, причем совершился переход от билатеральной симметрии тела к радиальной, выработался сложный известковый скелет и ряд других характерных особенностей — это был период ароморфозов; после этого прогрессивного периода в филогенезе иглокожих наступил второй — идиоадаптивный период, — в течение которого все вновь возникшие изменения происходили уже внутри этого типа строения. Уже в древнейшие времена, от которых нам остались ископаемые остатки иглокожих, наметились характерные черты строения каждой из основных групп, составляющих данный тип (морские ежи, морские лилии, морские звезды, голотурии и т. д.), после чего все дальнейшие изменения происходили внутри каждой группы. Иными словами говоря, ни один из многочисленных потомков этих форм уже больше не поднимался над тем общим уровнем, на котором стояли их только что нами упомянутые общие предки, и мы не знаем случая, когда бы иглокожие дали начало какой-либо прогрессивной группе, вышедшей за пределы этих типов строения.

Для нас очень интересна эволюция низших хордовых животных, а именно оболочников (Tunicata). На основании данных онтогенеза мы можем вполне определенно сказать, что асцидии эволюировали

---

<sup>1</sup> Напомню гипотезу Дельсмана.

<sup>2</sup> Эту гипотетическую анцестральную форму (Dipleurula) мы можем себе представить в виде билатерально симметричного животного с апикальным органом, с тремя парами целомических мешков, рот и анальное отверстие которого открывались на брюшной стороне тела. В общем эта форма довольно близка к личиночным формам иглокожих (Bipinnaria).

некоторое время в прогрессивном направлении и достигли на этом пути известной высоты развития; у них развилась довольно массивная нервная трубка с расширенным передним отделом, дифференцировались органы высших чувств (слуховой пузырек и глаз с хрусталиком), образовалась в качестве осевого скелета спинная струна (хорда), расчленилась мускулатура тела и т. д. На этой стадии своей эволюции предки современных асцидий были свободно подвижными, по всей вероятности нектонными животными. Но затем направление эволюционного процесса изменилось, и предки асцидий перешли к сидячему образу жизни, причем организация их в значительной степени упростилась: редуцировалась центральная нервная система, от которой остался только небольшой ганглионарный узел (рис. 42, G), исчезли органы высших чувств, целиком атрофировались хорда и длинный хвостовой плавник, служивший органом движения, редуцировалась мускулатура и т. д. Взамен этого прогрессивно развились жаберный аппарат (рис. 42, br.) и функционирующая в качестве органа защиты мантия, а также органы размножения (рис. 42, ov, ts.). В общем произошел ряд регрессивных изменений, благодаря которым организация этих животных весьма значительно понизилась. Связь между этим снижением и упрощением организации и сидячим образом жизни понятна сама собой и дальнейших объяснений не требует.

Сальпы во время своей эволюции претерпели ряд аналогичных изменений с той лишь разницей, что они перешли не к сидячему, но к пелагическому, т. е. пассивно подвижному, образу жизни.

Таким образом, в истории развития туникат можно установить две последующие стадии филогенетического развития: 1) период прогрессивной эволюции, т. е. ряд следующих друг за другом ароморфозов; в течение этого длительного периода организация предков туникат поднялась на довольно значительную высоту (высокоразвитая центральная нервная система, снабженные хрусталиком глаза, слуховой пузырек, хорошо развитая мускулатура тела, вероятно, активное питание) и 2) период общей дегенерации, когда большинство активных органов сильно, порой даже целиком, атрофировалось, а вся организация в общем и целом упростилась.

Я остановился на истории филетического развития группы оболочников, как на примере эволюции, идущей в направлении морфофизиологического прогресса, или общей дегенерации, ввиду того, что здесь мы имеем перед собой очень крупный отдел животного царства, целый подтип (subphylum), который пошел по этому пути, а также потому, что в данном случае легко указать на причину, вызвавшую регрессивные изменения у туникат — переход от активного способа передвижения к пассивному (сальпы) или к неподвижно-сидячему (асцидии) образу жизни. Говоря выше о направлении общей дегенерации у животных, мы уже указывали на то, что главными факторами, об-

условливающими регресс, являются, с одной стороны, переход от активного питания к пассивному, не связанному с отыскиванием и добытием пищи, а с другой — переход от свободного образа жизни к сидячему.

Разбирая вопрос об ароморфозах, мы подробно описали филогенез Branchiostomatidae и низших позвоночных, доведя наше обозрение до момента перехода водных позвоночных на сушу и до об-

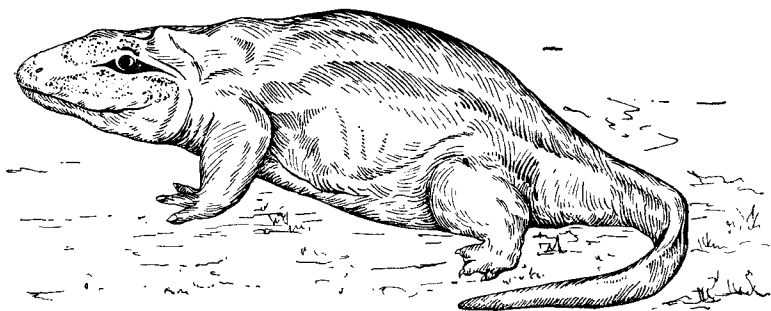


Рис. 45. Палеонтологическая реконструкция стегоцефала — *Eryops anatinus* (из Б. Брума)

разования группы Quadrapeda. Теперь нам предстоит вкратце рассмотреть с точки зрения вопроса о направлениях эволюционного процесса ход эволюции остальных групп наземных позвоночных, т. е. амфибий, рептилий и млекопитающих.

Древнейшими наземными позвоночными являются принадлежащие к классу амфибий стегоцефалы, следы которых найдены в верхнем девоне, а хорошо сохранившиеся скелеты — в нижних слоях каменноугольных отложений. Эти примитивные стегоцефалы (*Temnospondyli*) были довольно неуклюжими животными, по общей форме тела напоминающими наших современных хвостатых амфибий (рис. 45), но отличавшимися от последних по строению своего скелета. Череп их состоял из большого числа костей, форма и расположение которых во многих отношениях напоминает расположение костей у некоторых ископаемых кистеперых рыб (*Rhizodopsis*); на черепе у многих стегоцефалов существовали каналы боковой линии, что указывает на водный образ жизни. В позвоночнике сохранилась хорда; костные тела позвонков состояли из нескольких элементов; парные конечности были построены в общем по типу конечностей современных хвостатых амфибий пятипалого типа (с 4—5 пальцами в передней конечности и 5 в задней), но запястье и плюсна были обыкновенно сложнее, чем у *Urodela*. В коже часто существовали костные чешуи и грудь была покрыта плотным панцирем, состоящим из трех костных щитов. Развитие зародышей происходило в воде, где жили дышавшие жабрами личинки стегоцефалов до метаморфоза. Судя по строению скелета

конечностей, стегоцефалы представляли собой тяжеловесных животных, хорошо плававших в воде, но довольно неуклюже передвигавшихся на суше; по всей вероятности, они ползали на брюхе, подталкивая тело сравнительно слабыми и короткими лапами.

С филогенетической точки зрения стегоцефалы являются весьма интересной группой амфибий, так как они, с одной стороны, несомненно представляют собой предков современных амфибий, с другой — связаны целым рядом признаков с низшими рептилиями (котилозаврами). Гораздо труднее установить их филогенетические связи с рыбами, так как стегоцефалы являются типичными четвероногими животными (*Quadrupeda*) и на основании данных только одной палеонтологии их едва ли можно было бы сблизить с рыбами. Но на основании сравнительноанатомического и главным образом эмбриологического анализа строения современных амфибий (*Urodela*, *Anura*, *Gymnophiona*) и сопоставления его с данными палеонтологии мы с полной вероятностью приходим к заключению, что все амфибии, включая стегоцефалов, произошли от примитивных костных рыб из группы *Holosteoidei*, а именно от каких-то очень примитивных *Crossopterygii*. Во второй главе этой работы я коротко разобрал те изменения, которые произошли при переходе предков наземных позвоночных к амфибийному образу жизни, характерному для стегоцефалов, и не буду возвращаться к ним, а перейду к непосредственно интересующему нас вопросу о том, какие ароморфозы произошли при переходе водных позвоночных из одной среды в другую. Сравнивая организацию амфибий и известных нам кистеперых рыб (*Crossopterygii*), мы должны признать, что при громадном изменении в образе жизни, происшедшем при переходе из водной среды на сушу, были и идиоадаптации и ароморфозы, причем роль идиоадаптивных изменений была, несомненно, очень велика.

В кrossoптеригийных плавниках предков наземных позвоночных произошли весьма значительные изменения прогрессивного характера, превратившие плавник в пятипалую конечность, приспособленную к поддержанию тела и передвижению на суше. Дифференцировались три главных отдела свободной пятипалой конечности: плечо, предплечье и кисть в передней конечности, бедро, голень и ступня в задней (*stylopodium*, *zeugopodium* и *autopodium*) (рис. 32) и благодаря этому движения свободной конечности по отношению к поясу стали гораздо разнообразнее и свободнее, чем в плавнике рыб; параллельно с этим пошла дифференцировка поясов конечностей и мускулатуры, которая расчленилась на большое число самостоятельных мускулов. Все это усиление общей подвижности конечностей, несомненно, вызвало общий подъем жизнедеятельности организма и не может поэтому иначе рассматриваться, как ароморфоз.

Мы знаем, что при переходе предков наземных позвоночных на сушу у них произошли весьма значительные изменения в органах

дыхания и кровообращения, из которых некоторые носят прогрессивный характер: жабры и жаберные щели атрофировались, ventральный воздушный пузырь превратился в легкие, сердце сделалось из двукамерного трехкамерным (ароморфоз) (рис. 29, В) и произошли сильные изменения в кровеносных сосудах жаберного аппарата. Но разбирая эти изменения, довольно трудно определить без детального анализа, какие из них являются прогрессивными, т. е. поднимающими общую энергию жизнедеятельности, и какие представляют собой адаптации при переходе из одной среды в другую, сильно от нее отличающуюся.

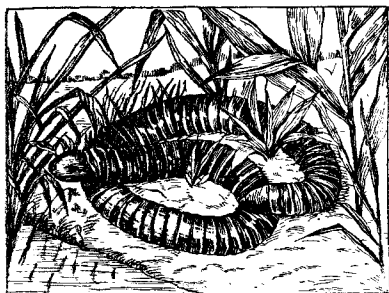


Рис. 46. Червяга — *Siphonops annulatus*. Один из видов роющих безногих гимнофион (из А. Д. Брэма)

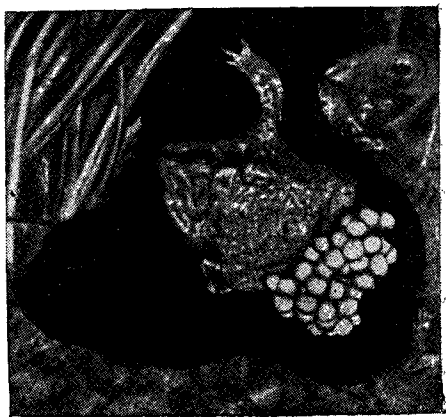


Рис. 47. Жаба-повитуха, таскающая свои яйца на спине. Самец *Alytes obstetricans* (из Лукануса)

щуюся. Во всяком случае мы можем думать, что при эволюции только что упомянутых органов идиоадаптация играла немалую роль. Прогрессивные изменения мы находим в органах высших чувств: в глазу, который, не утратив характерную для рыб способность видеть вблизи, приспособился к зрению вдаль, в ухе (развитие слуховых косточек и прогрессивные изменения внутреннего уха) и в органе обоняния (развитие хоан и якобсонова органа). От стегоцефалов ответвились две линии, ведущие к ныне вымершим и к современным наземным позвоночным, а именно предки современных амфибий и предки современных рептилий.

Амфибии, как известно, распались на три группы: на хвостатых — *Urodela*, бесхвостых — *Anura* (рис. 47) и безногих — *Apoda*. *Gymnophiona* (рис. 46), которые все представлены в современной фауне. Наименее измененную сравнительно со стегоцефалами группу представляют собой хвостатые амфибии, которые и по общему облику и по внутренней организации сохранили в относительно неизменном виде многие черты своих палеозойских предков. Группу эту мы можем считать несомненно адаптивной. Гимнофионы пошли в своей эволюции по пути специализации: они приспособились к подземному образу жизни и представляют собой

во многих отношениях очень примитивную группу амфибий: тело их удлинилось и приобрело змеевидный облик, конечности вполне атрофировались во взрослом состоянии, глаза редуцировались и т. п. (рис. 46).

Что касается бесхвостых амфибий, то у них мы находим целый ряд признаков прогрессивной эволюции (целый ряд ароморфозов), хотя и должны, с другой стороны, признать, что эта прогрессивная эволюция не пошла далеко и что бесхвостые амфибии невысоко поднялись над общим уровнем высших хвостатых. Как на признаки такой прогрессивной эволюции мы можем указать на изменения в строении скелета и мускулатуры конечностей, благодаря которым лягушки и жабы сделались животными гораздо более подвижными, чем хвостатые амфибии, на прогрессивные изменения в мозгу и органах высших чувств и т. д. Напомним также, что у многих высших бесхвостых амфибий уже наблюдается тенденция порвать связь с водной средой и перейти к размножению на суше; при этом животные то носят яйца и детенышей на спине (некоторые *Hylidae*, рис. 47, *Arthroleptis seychellensis*), то, как например, *Rynoderma darwini*, таскают их в глоточных мешках, где происходит все развитие зародыша, то, наконец, приклеивают яйца, окруженные мас-сой пенистой слизи, к листьям растений (*Hylodes martiniensis*).

Таким образом, среди потомков стегоцефалов, сохранивших признаки амфибий, наместились три эволюционные линии потомков, из которых две являются идиоадаптивными линиями (хвостатые амфибии и гимнофионы), а третья (*Anura*) — чисто прогрессивной.

Второй ветвью потомков, ответвившихся от общего ствола стегоцефалов, были, как мы это уже указали выше, первичные рептилии. Ароморфозы, обусловившие подъем организации и общей жизнедеятельности у рептилий, для нас гораздо более понятны, чем ароморфозы, имевшие место при эволюции амфибий.

Мы только что отметили, что по современным взглядам предками древнейших рептилий (котилозавров) являются стегоцефалы. Как это уже было сказано, стегоцефалы по своему образу жизни были тесно связаны с водой, причем одной из основных причин этой связи с водной средой является их способ размножения, так как стегоцефалы откладывали свои яйца в воду, где их дышавшие жабрами личинки развивались до метаморфоза, после которого они выходили на сушу. Такой способ развития, сохранившийся и у большинства современных хвостатых и бесхвостых амфибий, является последним остатком водного происхождения наземных позвоночных. Но этот способ размножения в те эпохи, когда стегоцефалы являлись единственными наземными, или точнее земноводными, позвоночными<sup>1</sup>, ограничивал их распространение берегами водных бассейнов, так как ввиду

<sup>1</sup> В начале каменноугольной эпохи, но, может быть, и в конце девона.

указанного способа размножения и по другим особенностям своей организации эти неуклюжие и медленно двигавшиеся на суше животные не могли удаляться далеко от берегов озер, рек и прочих водоемов; другими словами, в эти отдаленные от нас эпохи все промежутки суши между водными бассейнами еще не были заселены позвоночными.

Заселение суши в собственном смысле этого слова было осуществлено уже рептилиями, и основными факторами их эволюции были такие изменения способа размножения, которые позволили им удаляться далеко от водных бассейнов и освободили их от необходимости периодически возвращаться в воду, т. е. делаться в период размножения водными животными и проводить период личиночного развития в водной среде. Здесь, при превращении стегоцефалов в первичных рептилий, мы имеем перед собой линию филогенетического развития, идущую по пути ценогенеза. Изменения организации, которые сделали возможным расселение наземных позвоночных по суше, состояли, во-первых, в развитии внутреннего оплодотворения, во-вторых, в развитии большого количества желтка в яйце (ценогенез), благодаря чему весь эмбриональный процесс стал протекать внутри яйцевых оболочек без метаморфоза, в-третьих, в образовании этих плотных яйцевых оболочек, защищавших яйца от высыхания и от повреждений (ценогенез), и, наконец, в развитии особых эмбриональных органов, из которых главными являются амнион и аллантоис: первый защищает развивающегося зародыша от толчков и повреждений внутри яйца, а второй является эмбриональным органом дыхания (ценогенез).

Разбирая эволюцию эласмобранхий, мы уже отметили биологическое значение внутреннего оплодотворения, большого количества желтка и развития, протекающего без метаморфоза; у рептилий мы имеем снова те же особенности, что и у селажий, и кроме того еще ряд упомянутых нами ценогенезов (плотная, препятствующая высыханию яиц скорлупа, аллантоис и амнион), благодаря которым водная среда предков наземных позвоночных сделалась ненужной для зародышей рептилий<sup>1</sup>.

Мы, таким образом, видим, что изменение в способе эмбрионального развития было для наземных позвоночных основным условием их расселения, давшим им возможность покинуть берега водных бассейнов, у которых жили их земноводные предки, и углубиться внутрь суши.

У взрослых животных мы находим целый ряд весьма важных изменений организации, из которых некоторые имеют, несомненно, прогрессивный характер. Кожа первичных рептилий подверглась процессу ороговения и на ней развились роговые чешуи — весьма

---

<sup>1</sup> Весьма интересно, что и зародыши рептилий и зародыши птиц и млекопитающих развиваются на ранних стадиях в жидкой среде, т. е. в амниотической жидкости, и, таким образом, не переменяли той среды, в которой развивались зародыши их живущих в воде предков.

важное приспособление к жизни на суше, предохраняющее кожу от высыхания и защищающее тело от повреждений<sup>1</sup>.

Из изменений внутреннего скелета отметим развитие одного затылочного бугра и видоизменение двух первых шейных позвонков, превратившихся в атлас и эпистрофей, и развитие шейного отдела позвоночника. У амфибий, так же как у рыб, нет шейного отдела тела, и голова их неподвижна или мало подвижна по отношению к туловищу; благодаря развитию атласа и эпистрофея и сочленению их с одним затылочным бугром голова рептилий сделалась способной свободно поворачиваться на шее. У амфибий пояс передней конечности лежит непосредственно позади головы, шеи нет, у рептилий шея образуется благодаря сдвиганию пояса передней конечности спереди назад, что непосредственно можно видеть у зародышей их во время эмбрионального развития. Вследствие этого сдвигания у них образовался свободно подвижный передний отдел позвоночника, в котором ребра в значительной степени редуцировались, мускулатура дифференцировалась и образовалось особое шейное сплетение нервов.

Функциональное значение всех этих изменений чрезвычайно важно: голова, т. е. главный орган захватывания пищи (челюстной аппарат), нападения и защиты (зубы) и восприятия внешних впечатлений (органы высших чувств), приобрела способность к самым разнообразным движениям и поворотам относительно туловища, и благодаря этому разнообразию действий животных было сильно повышено. Таким образом, эти последние изменения являются несомненными ароморфозами.

К прогрессивным с физиолого-морфологической точки зрения изменениям позвоночника надо далее отнести более совершенное окостенение позвонков, усовершенствование в способе их сочленения и образование крестца из двух позвонков, что связано с прогрессивным развитием задней конечности. И передние и задние конечности первичных рептилий развились прогрессивно по сравнению с конечностями стегоцефалов, что выразилось прежде всего в удлинении костей *stylo* и *zeugopodium*, а также в увеличении числа фаланг и в срастании проксимальных элементов плюсны<sup>2</sup>.

Благодаря всем этим изменениям, а также благодаря изменению строения поясов конечностей<sup>3</sup> способность к передвижению по суше значительно повысилась, и животные перешли от ползания

---

<sup>1</sup> Здесь может быть не столько важна роль роговых чешуй как панциря, защищающего от крупных врагов, сколько защита от насекомых, переносящих паразитов, от бактериальных ядов и т. д.

<sup>2</sup> Образование *astragalus*, *calcaneus* и *tarsale proximale* у ящериц и у черепах.

<sup>3</sup> Не останавливаясь на этом вопросе подробно, упомяну только про то, что у рептилий грудина сочленяется с ребрами и что вследствие этого образовалась более прочная связь между поясом передней конечности и туловищем, чем у амфибий.

к хождению и даже к беганию, причем они уже перестали касаться земли своим брюхом. Все эти прогрессивные изменения в органах движения являются, конечно, ароморфозами, ибо они ведут, как и выше описанное увеличение подвижности головы, к постоянному улучшению питания (более легкая ловля лучше усвояемой добычи), что в свою очередь приводит к дальнейшему подъему жизнедеятельности описываемых форм.

В черепе мы также можем констатировать некоторые прогрессивные изменения, но ввиду сложности этого вопроса я на них останавливаться не буду.

Весьма сильно изменилась в прогрессивном направлении мускулатура, так что почти в каждом отделе мускулатуры мы находим более сложное строение мускулов: отметим более сложное строение челюстной мускулатуры, развитие мускулатуры языка, дифференцировку шейной мускулатуры и в особенности, как это явствует из новейших работ американских палеонтологов, мускулатуры конечностей.

Весьма важное значение при эволюции рептилий имели прогрессивные изменения головного мозга, в котором наблюдается сильное развитие мозжечка, по-видимому связанное с прогрессивными изменениями в органах движения (в мускулатуре туловища и конечностей), а также прогрессивные изменения в высших органах чувств — в ухе (дифференциация среднего уха и улитки внутреннего уха), в глазу и в органе обоняния. Наконец, упомянем еще о важнейших изменениях прогрессивного характера в органах кровообращения и дыхания; прогрессивно изменилось сердце рептилий, в котором подразделился желудочек (см. преобразование трехкамерного сердца амфибий в четырехкамерное сердце рептилий, схематически изображенное на рис. 29), а также легкие, дыхательная поверхность которых сильно увеличилась. Эти два последних изменения, происшедшие в организации стегоцефалов при их превращении в первичных рептилий, мы, конечно, рассматриваем как типичные ароморфозы.

Этих отрывочных замечаний, мне кажется, достаточно для того, чтобы охарактеризовать в общих чертах направление прогрессивных изменений в организации рептилий, так как в мои задачи не входит разбирать вопрос об их филогенезе.

Резюмируя сказанное, мы видим, что ароморфозами, т. е. чисто прогрессивными изменениями, повысившими общую энергию жизнедеятельности и активность рептилий, могут считаться изменения в сердце и кровеносных сосудах, увеличение дыхательной поверхности легких (повышение интенсивности процессов окисления в тканях организма) и изменения в органах движения (развитие подвижной шеи, прогрессивные изменения в мускулатуре, изменения в скелете и мускулатуре конечностей и т. д.). Вследствие всех этих изменений животные сделались, во-первых, гораздо более подвижными, во-вторых (и это особенно важно), движения частей их тела по отношению друг к другу сделались гораздо более раз-

нообразными. Наконец, к прогрессивным изменениям, повысившим сложность функций организма, т. е. к ароморфозам, мы должны отнести изменения в нервной системе и органах чувств.

Эти прогрессивные изменения организации рептилий имели своим последствием их решительную победу в борьбе за существование и захват всех свободных мест на суше, т. е. ту адаптивную радиацию, о которой мы говорили выше. Низшие рептилии, а именно котилозавры и аномодонты известны нам со второй половины каменноугольной эпохи<sup>1</sup>, но уже в триасе мы находим все главные группы их хорошо дифференцированными<sup>2</sup>, другими словами, группа рептилий в течение пермского и триассового периодов распалась на громадное число форм, которые захватили все свободные места на суше и расселились по всей поверхности земли, причем различные группы приспособились к самым различным обстановкам и условиям, так что мы среди рептилий встречаем животных лесостепи, степи, пустыни, болот, гор и т. д.; некоторые рептилии переходят к роющему образу жизни и становятся животными подземными, другие, как вся группа птерозавров, превращаются в животных летающих, причем передние лапы их делаются крыльями. Наконец, целый ряд форм, принадлежащих к самым различным группам, возвращаются вторично в водную среду, из которой некогда вышли их предки, и становятся морскими животными (ихтиозавры, плезиозавры, талаттозавры, многие черепахи и т. д.). Все эти приспособления к различным местопребываниям и средам сопровождаются весьма крупными изменениями целого ряда органов, которые носят главным образом чисто приспособительный характер (идеоадаптация).

Не вдаваясь в подробности, отметим, что при эволюции многих групп рептилий, весьма сильно уклонившихся по своей организации от нормального типа рептилий и претерпевших весьма существенные изменения, мы не находим признаков подъема организации, характеризующих прогрессивную эволюцию, идущую путем ароморфозов. В качестве примеров таких групп мы можем указать на черепах и на змей, эволюция которых явно шла путем идеоадаптации.

Черепахи, филогенетические соотношения которых с другими рептилиями в настоящее время до известной степени выяснены благодаря открытию триассовой черепахи (*Triassochelys* *dux*), по-видимому, очень рано, еще в пермскую эпоху, отделились от котилозавров и приобрели характерные черты своей своеобразной организации: вследствие срастания костных щитков кожи с ребрами и остистыми отростками позвонков у них образовался плотный

---

<sup>1</sup> Отделение рептилий от стегоцефалов произошло раньше, как предполагают — в начале каменноугольного периода.

<sup>2</sup> По Бройли (1923): *Cotylosauria*, *Anomodontia*, *Phynchocephalia*, *Thalattosauria*, *Palaehatteridae*, *Brontosauridae*, *Kadaliasauridae*, *Squamata*, *Paterosauridae*, *Ichthyosauria*, *Sauropterygii*, *Placodontia*, *Mososauria*, *Testudinata*, *Parasuchia*, *Crocodilia*, *Dinosauria*, *Pterosauria*.

костный спинной щит, а благодаря аналогичному срастанию костей пояса передней конечности (*episternum*, *interclaviculae*) и элементов костного скелета развился брюшной щит. Оба эти щита вместе образовали прочный панцирь, в который могут в случае нужды спрятаться голова и конечности. Кроме этих крупных изменений произошло и довольно большое число менее значительных изменений в других частях скелета: так, редуцировались зубы и заменились роговыми челюстями, число фаланг в конечностях сократилось и т. д.

Эти изменения оказались весьма стойкими, и черепахи в виде довольно обильной формы группы дожили до нашего времени и не выказывают никакой склонности к вымиранию: их существует и в настоящее время около 300 видов.

Обыкновенно говорят, будто черепахи представляют собой весьма специализированную группу животных, но в сущности довольно трудно указать у них признаки специализации. Специализированными мы называем животных, приспособившихся к определенным, однообразным и постоянным условиям существования, например животных подземных: гимнофион среди амфибий, кротов и слепышей среди млекопитающих; или животных, ведущих исключительно древесный образ жизни, как хамелеоны среди рептилий, ленивцы между млекопитающими; специализированными являются рыбы с чисто донным образом жизни (скаты, камбалы и т. д.); далее, животные, приспособившиеся к одному только роду пищи (сосущие кровь насекомые), и т. д. Если же мы обратимся к черепахам, то увидим, что они представляют собой животных с весьма разнообразным образом жизни: мы знаем чисто наземных черепах, которые живут в совершенно сухих местностях (*Testudo graeca*); знаем болотные формы, как наша *Emys lutaria*, знаем пресноводные (*Clemmis*) и, наконец, чисто пелагические (*Sphargus*, *Chelone*) формы; одни из них питаются только растительной пищей, другие — различными видами животной пищи.

Таким образом, с биологической точки зрения мы едва ли имеем право назвать черепах специализированными животными; специализация их выражается, пожалуй, только в том, что они на ранней стадии эволюции приобрели особый орган защиты (панцирь), который при всех последующих изменениях организации оказался для них очень полезным.

Мы уже отметили, что черепахи при своей эволюции приспособились к весьма разнообразным условиям существования и при этом организация их сильно менялась приспособительно к тем или иным условиям среды: например, в пелагических *Dermochelidae* (*Sphargidae*) редуцировался костный панцирь и чрезвычайно удлинились пальцы передних конечностей, вследствие чего они превратились в приспособленные к плаванию ласты. Интересно при этом, как показал Долло, что редукция костного панциря произошла дважды: береговые предки *Sphargidae*, снабженные плотным панцирем, перешли к пелагическому образу жизни и потеряли при

этом панцирь, затем снова сделались береговыми животными, причем у них развился новый костный панцирь, который при вторичном переходе к пелагическому образу жизни снова редуцировался. Но несмотря на изменения адаптивного характера общая организация черепах в течение их весьма долгой эволюции не повысилась и они остались весьма примитивными рептилиями: эволюция у них шла по пути идиоадаптации, а не по пути ароморфоза.

То же, что мы находим у черепах, мы видим и у змей; змеи произошли сравнительно поздно (по всей вероятности, в течение мелового периода) от общего корня с ящерицами и образовали богатую

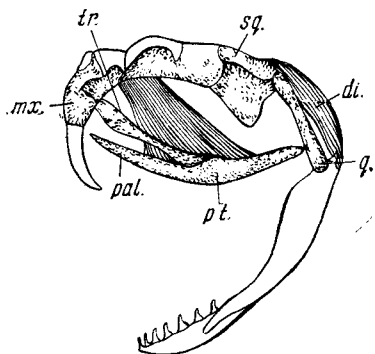


Рис. 48. Череп ядовитой змеи с раскрытой челюстью в момент захватывания добычи: *di.* — *m. depressor mandibulae*; *mx.* — *maxilla*; *pal.* — *o. palatinum*; *pt.* — *o. pterygoideum*; *q.* — *o. quadratum*; *sq.* — *o. squamosum*; *tr.* — *transversum* (из Хильсгеймера)

формами группу с очень широким географическим распространением. От ящериц они отличаются главным образом способом питания и передвижения: как известно, змеи — хищные рептилии, глотающие свою добычу целиком, не разрывая ее на части, и в связи с этим способом питания у них развивались совершенно своеобразные изменения в челюстном аппарате<sup>1</sup>, благодаря которым ротовое отверстие способно растягиваться весьма значительно (рис. 48). Кроме того у них атрофировались обе пары конечностей и сильно увеличилось число позвонков, благодаря чему удлинилось тело. С ползающим способом передвижения связаны весьма харак-

терные изменения строения позвонков, брюшных чешуй и туловищной мускулатуры; характерная для змей редукция одного легкого и некоторые другие изменения во внутренних органах стоят, по видимому, в связи с удлинением тела. Здесь мы имеем ряд крупных изменений, которыми организация змей отличается от организации ящериц, но несмотря на это, сравнивая организацию ящериц (*Lacertilia*) с организацией змей (*Ophidia*), мы не имеем основания сказать, что последние изменились в прогрессивном направлении сравнительно со своими ящерицеобразными предками, так как организация змей несколько не выше организации ящериц, хотя и сильно от нее отличается. Змеи перешли к другому способу передвижения, стали питаться иначе, чем их ящерицеобразные предки, но мы не можем сказать, что у них от этого повысилась общая энергия жизнедеятельности или что их организация осложнилась,

<sup>1</sup> Удлинение *quadratum* и *squamosum* весьма свободное сочленение этих костей друг с другом и с другими костями челюстного аппарата и т. д.

что мы ясно видим, например, при сравнении рептилий с амфибиями<sup>1</sup> или птиц с рептилиями.

Мы можем считать вполне установленным, что при превращении рептилий в птиц у них произошла резкая интенсификация энергии жизнедеятельности. Этот подъем жизнедеятельности был обусловлен прежде всего прогрессивным развитием легких и главное особых легочных мешков, столь характерных для всех птиц, в результате чего кровь у них стала окисляться гораздо более энергично, чем у рептилий (увеличение количеств бронхов и легочных альвеол, усиление вентиляции легких при помощи легочных мешков); затем образованием сплошных перегородок между обоими желудочками сердца, т. е. развитием четырехкамерного сердца (см. схему на рис. 29, D), и, наконец, более интенсивной деятельностью сердечной мускулатуры. Все эти изменения вызвали, само собой разумеется, резкое повышение обмена веществ и обусловили дальнейшую интенсификацию всей мускульной системы у птиц, в особенности же мускулатуры крыльев и задних конечностей (полет, хождение и прыгание на задних ногах). Наряду с этим происходило дальнейшее прогрессивное развитие мозга и органов высших чувств.

В качестве прогрессивного изменения необходимо также упомянуть о развитии пуха, поддерживающего постоянную температуру тела, и перьев, делающих возможными летательные движения. Образование клюва и развитие чрезвычайно подвижной шеи, равно как и прогрессивное развитие органов пищеварения, конечно, способствовали улучшению питания и, стало быть, общему подъему жизнедеятельности всех активных органов птиц. В общем вся сумма только что перечисленных нами изменений не может иначе рассматриваться, как ряд последовательных ароморфозов, высоко поднявших организацию птиц над общим уровнем организации их рептилиеобразных предков.

Все вышеперечисленные изменения протекали, по всей вероятности, не одновременно, но в известной последовательности. Мне лично кажется, что изменения в органах дыхания и кровообращения наступили раньше других и что именно они сделали возмож-

---

<sup>1</sup> Здесь можно сделать возражение, что нам за недостатком палеонтологического материала (который действительно и редок и отрывочен) приходится в данном случае сравнивать современных змей с современными же ящерицами, которые безусловно не могут считаться предками Ophidia. Это возражение, конечно, вполне основательно. Тем не менее, я думаю, что сделанный нами вывод правилен, так как, несомненно, характерные черты Lacertilia выработались уже в очень древние времена, как предполагают еще — в течение пермского периода. У триассовой Paliiguana, например, уже развиты все главные признаки Lacertilia, так что имеет полное основание думать, что тип этот со своими характерными признаками выработался уже давно, во всяком случае еще задолго до того времени, как от него отделились предки змей. К тому же выводу мы приходим и при сравнении скелета Dolichosauria и Mososauria со скелетом Lacertilia. Насколько мы можем судить, Lacertilia являются группой рептилий, которая, несмотря на целый ряд изменений идиоадаптивного характера, не пошла по пути прогрессивной эволюции.

ным дальнейшее прогрессивное развитие нервной системы, органов высших чувств, мускулатуры и скелета птиц.

Особый интерес представляет для нас та группа ароморфозов, которая привела к образованию и прогрессивному развитию млекопитающих. Конечно, я не буду подробно останавливаться на эволюции всей группы млекопитающих и ограничусь только немногими замечаниями относительно общего характера их прогрессивной эволюции.

Млекопитающие произошли от весьма примитивных рептилий, по всей вероятности, от форм, весьма близких к *Theriodontia*, от которых они отделились очень давно, по-видимому, еще в течение пермского периода. У нас есть основание предполагать, что в течение всей мезозойской эры потомки этих первичных млекопитающих существовали в виде мелких форм, от которых до нас дошло сравнительно мало остатков. Во всяком случае, в течение мезозоя эволюция их шла крайне медленно, и фауна млекопитающих триаса, юры и мела никоим образом не могла конкурировать с крайне богатой и разнообразной рептилийной фауной этих времен. Наоборот, с начала эоцена эта эволюция пошла гораздо более быстрым темпом, так что в продолжение сравнительно весьма короткой третичной эры<sup>1</sup> развилось громадное число весьма разнообразных форм млекопитающих.

Прогрессивные признаки, которыми млекопитающие отличаются от рептилий, известны, и я на них не буду останавливаться подробно. Сюда относятся: полное разделение сердца на артериальную и венозную половины, благодаря чему к органам течет только чисто артериальная кровь (рис. 29, D.), осложнение строения легких (повышение дыхательной функции), прогрессивное развитие мозга и, в частности, увеличение больших полушарий, развитие волосяного покрова, делающее тело малочувствительным к переменам температуры, развитие слуховых косточек и изменение способа приращения нижней челюсти, дифференцировка зубов, развитие млечных желез и т. д. Все эти изменения вполне подходят под то определение, которое мы выше дали для прогрессивных изменений организации (ароморфозов); они либо поднимают общую энергию жизнедеятельности животных (изменения в сердце, легких, челюстном аппарате, общих покровах), либо повышает разнообразие их функций (изменения в нервной системе, органах чувств и т. д.).

Относительно целого ряда этих изменений мы, к сожалению, не знаем, в каком порядке и в какие эпохи они появились, так как они касаются органов, которые не сохранились палеонтологически. Это тем более вызывает наше сожаление, что восстановление по-

---

<sup>1</sup> По подсчету Г. Осборна, который берет, по всей вероятности, слишком низкие цифры, мезозойская эра продолжалась около 9 000 000 лет; третичная — около 3 000 000 лет, т. е. втрое короче. По современным данным, как указал мне В. И. Вернадский, эти цифры, по всей вероятности, должны быть гораздо более значительными, а именно 220 000 000 лет для мезозоя и 80 000 000 лет для третичного периода.

рядка и времени появления прогрессивных признаков может быть разъяснено бы нам парадоксальный ход эволюции млекопитающих: появившись в очень давние времена (в перми), они очень долго, в течение всего мезозоя, не эволюируют прогрессивно и затем внезапно начинают сильно изменяться и дают начало большому числу сильно отличающихся друг от друга групп. Объяснить это явление только тем, что вследствие вымирания мезозойских рептилий в конце мелового периода освободились свободные места в природе, едва ли возможно, так как свободное место само по себе не есть фактор, обуславливающий прогрессивную эволюцию данной группы животных. Невольно является предположение, что причиной прогрессивной эволюции млекопитающих в начале третичного периода было появление у них каких-то прогрессивных признаков, повысивших их организацию сравнительно с их мезозойскими предками и давших им победу в борьбе за существование, которой они в предшествующие периоды не могли достигнуть. Весьма интересно было бы на основании сравнительноморфологического анализа попытаться выяснить вопрос о том, в чем состояли эти признаки, и это составило бы благодарную задачу исследования для специалистов-маммологов.

Во всяком случае, исключительно важным прогрессивным изменением я считаю увеличение общих размеров мозга млекопитающих, в частности мозжечка и больших полушарий; другими словами, развитие высших психических способностей, при помощи которых млекопитающие получили возможность приспособляться к самым разнообразным изменениям внешней среды, не изменяя при этом своей структуры. Действительно, нам хорошо известно, что млекопитающие очень редко приспособляются к быстро наступающим переменам в окружающей среде (например, к новым врагам, к новой добыче и т. д.) обычным путем, т. е. путем медленного изменения своих органов и их функций. Гораздо чаще это происходит путем быстрого изменения прежних привычек и навыков и образования новых, приспособленных к новым условиям среды. Здесь впервые выступает на сцену совершенно новый и необычайно важный фактор адаптивной эволюции позвоночных животных, а именно его психика.

Итак, мы рассмотрели, правда, в очень общей и крайне неполной форме, ход эволюции целого ряда типов, относящихся как к позвоночным, так и к беспозвоночным животным. При этом мы пришли к выводу, что установленные нами главные направления биологически прогрессивной эволюции, т. е. направления ароморфозов, идиоадаптаций, ценогенезов и общей деградации, имеют очень широкое распространение, так что эволюция каждой данной группы в тот или иной период ее существования непременно совершается по одному из них. Отметим, что мы все время, и в особенности для беспозвоночных, разбирали эволюцию только очень крупных групп животных (типов, классов) и отмечали при этом только общее направление их эволюции, но подробный анализ каждого

отдельного случая нам указывает, что и внутри каждого типа и каждого класса мы всегда можем встретить более высокие и более примитивные группы, т. е. всегда найдем животных, в различной степени продвинувшихся по пути прогрессивной, адаптивной или регрессивной эволюции, или же, наконец, эволюции, происходящей путем эмбриональных приспособлений (ценогенезов).

Рассматривая животный мир с точки зрения высоты организации, мы видим, что каждая крупная группа животных в течение некоторого начального периода своего развития шла по пути морфофизиологической прогрессивной эволюции (период ароморфоза), когда ее организация усложнялась и интенсивность проявлений жизнедеятельности повышалась, а затем она переходила на путь идиоадаптации или в некоторых случаях на путь общего регресса (дегенерации). Эта схема хода эволюционного процесса повторяется на всех рассмотренных нами животных: у одноклеточных<sup>1</sup>, губок, кишечнополостных, аннелид и т. д. При этом мы часто видим, что конкретная крупная группа поднимается путем ароморфоза до известной высоты организации, затем вступает на путь адаптации и распадается на две ветви, из которых одна продолжает эволюировать в адаптивном направлении и дает начало целому ряду форм, которые, сохраняя существенные черты своего примитивного строения<sup>2</sup>, доживают до современной эпохи, а другая переживает новый период ароморфоза и дает начало новой, более высокостоящей группе животных. Так, от первичных одноклеточных отделилась прогрессивная ветвь многоклеточных, но примитивная адаптивная ветвь одноклеточных продолжает существовать в виде громадного числа форм и в настоящее время. От кишечнополостных, а именно от форм, близких к *Stenophora*, отделилась прогрессивная ветвь *Bilateria*, но ктенофоры и остальные группы кишечнополостных существуют и поныне частью в виде адаптивных, частью в виде регрессивных (вследствие сидячего образа жизни) форм, и организация их в общем не повысилась. От аннелид, которые живут и теперь, в давно прошедшие времена отделилась прогрессивная группа ракообразных, а от примитивных ракообразных — прогрессивные высшие ракообразные *Antennata* и *Arachnoidea*. Совершенно тот же тип эволюции мы находим и в остальных группах двусторонне симметричных животных.

Вполне аналогичную картину мы наблюдаем и у низших позвоночных животных. Так, от общего ствола всех позвоночных, а именно от первичных бесчерепных (*Acrania primitiva*) отделилась прогрессивная ветвь гипотетических протокраниат, от которых в свою

<sup>1</sup> Мы не разбирали прогрессивной эволюции одноклеточных, но, несомненно, таковая была. Для желающего ознакомиться с ходом этого прогрессивного развития *Protozoa* укажем на книгу проф. Минчина «Эволюция клетки» (М., 1923).

<sup>2</sup> Т. е. того строения, которое было достигнуто, когда они от прогрессивного развития перешли к адаптации.

очередь произошли все рыбы; но боковая ветвь, ответвившаяся еще в палеозойские времена от общего корня бесчерепных, т. е. Branchiostomatidae, пошла по пути идиоадаптации и в виде крайне примитивной формы (ланцетник) благополучно дожила до нашего времени. От протокраниат кроме указанной прогрессивной ветви отделилась еще другая линия потомков, которая развилась сначала в прогрессивном направлении (Entobranchiata → Protocyclostomata), но затем также пошла по пути идиоадаптации и специализации и вследствие этого отчасти сохранилась и по сию пору в виде процветающей группы круглоротых (миноги и миксины).

Что касается первичных челюстных, то и от них также отделилась ветвь, развивавшаяся частью путем идиоадаптаций, частью путем ценогенезов; современные представители этой ветви (акулы и скаты) сохранили и сейчас все примитивные черты своего строения, образуя в то же время многочисленную и богатую формами группу. Одна линия потомков первичных рыб с костным скелетом, а именно осетровые рыбы, также дожили до нашего времени благодаря тому, что пошла в своей эволюции по пути идиоадаптации; по той же причине осетровые и поныне сохранили многие примитивнейшие черты своего строения и организация их мало повысилась с древнейших времен. Между тем другая чисто прогрессивная линия потомков первичных Osteichthyes, значительно изменившись, привела к образованию крупнейшей и наиболее процветающей среди современной водной фауны группы, а именно группы костистых рыб. От нее же ответвились еще две линии потомков, частью вымерших, а частью развившихся в направлении идиоадаптаций и сохранивших поэтому многие примитивные черты своей организации; я имею в виду современные формы ильных рыб (Amia) и панцирных щук (Lepidosteus). Наконец, если мы обратимся к Holostei crossopterygii, то увидим, что и здесь кроме происшедшей от них высоко прогрессивной группы наземных позвоночных (Quadrupeda) мы имеем еще и линию двоякодышащих и линию кистеперых, эволюировавших в направлении идиоадаптации и специализации и сохранивших, таким образом, наравне со многими чертами адаптивного характера также и многие признаки примитивной анцестральной организации.

Такое же чередование различных направлений эволюционного процесса, всегда начинающихся с периода прогрессивной морфофизиологической эволюции (ароморфоза), мы имели случай наблюдать и тогда, когда вкратце разбирали вопрос о ходе эволюции наземных позвоночных. Так, от прогрессивного ствола вымерших стегоцефалов ответвились две адаптивных ветви потомков (из них одна к тому же пошла по пути специализации), сохранивших многие черты своей примитивной организации до наших дней: это — хвостатые и безногие амфибии (гимнофионы) — и одна прогрессивная ветвь, т. е. бесхвостые амфибии. В эволюции огромной группы рептилий, как это мы видели выше, также после длинного периода ароморфозов и ценогенезов наступает еще более длинный

период идиоадаптивной радиации, и только две группы рептилий, та, от которой произошли птицы, и та, от которой произошли млекопитающие, оказались чисто прогрессивными линиями потомков.

Современная фауна состоит, таким образом, из форм животных, принадлежащих по высоте и характеру своей организации к самым различным по времени эпохам существования земного шара. В любом морском бассейне с более или менее богатой фауной мы находим одновременно как костистых рыб и десятиногих раков, принадлежащих к самым прогрессивным группам животного мира, так и акуловых рыб, представляющих сравнительно мало измененные остатки силурийских времен, и руконогих, кораллов и медуз, являющихся пережитками невероятно отдаленных от нас по времени докембрийских фаун, и, наконец, многочисленных одноклеточных — пережитков первичных (протерозойских) времен существования земного шара. Подобное же сочетание разнообразных высокоразвитых и низкоорганизованных животных форм мы находим и на любом участке девственной суши с богатой фауной<sup>1</sup>.

Парадоксальный факт одновременного и с биологической точки зрения благополучного существования всех этих, по типу организации столь разновременных форм объясняется тем установленным нами общим положением, что биологический прогресс в равной мере достигается четырьмя различными способами: ароморфозом, идиоадаптацией, ценогенезом и дегенерацией. Как мы видели, морфофизиологические различия между этими четырьмя типами эволюции весьма велики, но с биологической точки зрения, т. е. с точки зрения выживания и победы в борьбе за существование, они равноценны.

Ход эволюционного процесса можно представить в грубом и очень упрощенном виде посредством прилагаемой схемы (рис. 49). На ней представлено, что на некоторой стадии эволюционного процесса у данной формы животных (А) развиваются признаки прогрессивного характера, т. е. происходит ароморфоз, и благодаря этому происходит повышение высоты организации; этот подъем организации на схеме обозначен некоторым подъемом линии ( $a_1 \dots a_2$ ), символизирующей ход эволюции данной группы. Вслед за этим подъемом организации данная группа начинает приспособляться к различным условиям той физико-химической и биологической среды, в которой она живет и с которыми ей приходится

---

<sup>1</sup> Палеонтологи обыкновенно с некоторым удивлением подчеркивают доживание очень древних форм до настоящего времени (лигула, гаттерия, утконос, ехидна и т. д.) и объясняют это выживание тем, что среда, в которой жили данные формы, не менялась. Я подчеркиваю, что такое выживание — не исключение, а правило для очень больших групп, которое объясняется не неизменностью условий существования, а тем, что эволюция данных больших групп шла не по пути ароморфоза, а по пути идиоадаптации. Таким путем дожили до настоящего времени все не вымершие так называемые низшие группы животных — от одноклеточных до млекопитающих.

сталкиваться благодаря расселению, т. е. другими словами, происходят адаптации ( $b, b'$ ) к различным условиям среды, причем данная группа, попадая в различные условия, распадается на большее или меньшее число систематически подчиненных групп, из которых каждая приспособлена к определенному комплексу условий среды. Этот период жизни потомков нашей группы мы можем обозначить как период идиоадаптации. Факт, что потомки данной исходной формы распадаются на целый ряд форм, мы на схеме выражаем многократным дихотомическим разделением линии, сим-

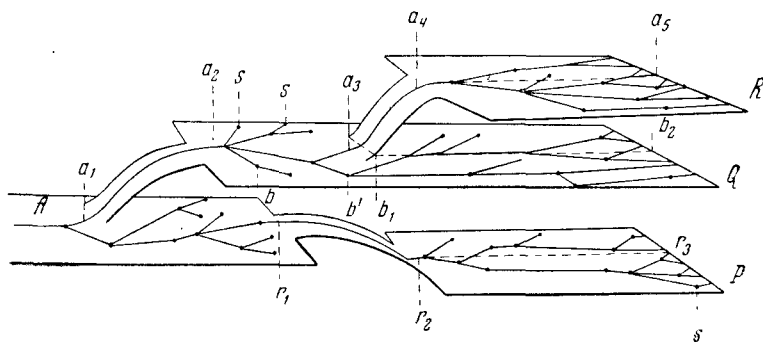


Рис. 49. Схема эволюционного процесса (объяснение смотри в тексте)

волизирующей эволюцию данной группы, причем получается знакомая нам форма родословного древа. Но чтобы обозначить, что при этом процессе изменения не происходит подъема организации (ароморфоза), мы на схеме располагаем эти адаптивные изменения на горизонтальной плоскости ( $Q$ ), причем отклонения вправо и влево от прямой линии, проведенной пунктиром, обозначают степень изменений адаптивного характера ( $b, b', b_1$ )<sup>1</sup>, сильные отклонения в сторону ( $s, s, s...$ ) обозначают специализации.

Вслед за периодом адаптивной эволюции ( $a_2 \dots a_3$ ) может произойти ряд прогрессивных изменений (ароморфозов), который на схеме символизирован новым подъемом линии ( $a_3 \dots a_4$ ) над горизонтальной плоскостью  $Q$  и затем новый период адаптации ( $a_4 \dots a_5$ ), который происходит уже в плоскости  $R$ . Но при этом часть потомков  $b_1—b_2$  продолжает изменяться адаптивно и не повышается в своем строении, что выражено на схеме тем, что они остаются в той же плоскости ( $Q$ ) и в виде сравнительно примитивной группы доживают до настоящего времени; выше мы привели целый ряд примеров такой эволюции, когда потомки прогрессив-

<sup>1</sup> Выше мы уже упоминали о том, что идиоадаптации могут иметь место также и в течение периодов ароморфоза ( $a_1—a_2, a_3—a_4$ ); в это же время могут возникнуть и новые боковые линии; мы не изображали их здесь, чтобы не усложнять и без того уже достаточно сложной темы.

ной группы ( $a_5$ ) и потомки примитивной группы ( $b_2$ ) существуют одновременно.

На нашей схеме представлен графически и третий тип эволюции, а именно регрессивная эволюция, или эволюция путем общей дегенерации, которая согласно принятой нами схеме обозначений представлена понижением линии, изображающей ход эволюции данной группы ( $r_1 \dots r_2$ ); после этого понижения, которое обозначает, что организация данной группы животных стала менее сложной, происходит снова ряд приспособлений (идеоадаптаций) ( $r_2-r_3$ , плоскость  $P$ ) к различным условиям, в которые попадает измененная группа животных, например к условиям окружающей среды, характерной для паразитов или для сидячих форм.

Направление эмбриональных приспособлений, или ценогенезов, которое должно было бы быть выражено линиями, проецированными все на ту же горизонтальную плоскость (ибо строение взрослых особей осталось на прежнем уровне развития), на нашей схеме не изображено совсем. Мы это сделали намеренно, чтобы излишне не усложнять нашей схемы.

Наша схема могла бы изобразить, например, ход эволюции хордат. В этом случае буква  $A$  изображала бы билатерально симметричного предка высших хордат, линия  $r_1-r_2$  — ход эволюции их дегенерировавших потомков туникат, линии  $a_1-a_2$  и  $a_3-a_4$  символизировали бы ход прогрессивной эволюции потомков свободно живущих хордат. Факт остановки форм в своем развитии на относительно примитивной стадии эволюции и перехода их к идеоадаптивным изменениям изображен нами, как уже сказано, графически тем, что родословное древо ( $b_1-b_2$ ) проецировано на горизонтальную плоскость  $Q$ . Поднимающаяся вверх линия  $a_3-a_4$  символизировала бы в этом случае прогрессивный филогенез краниат.

Если мы теперь обратимся к нашей первой схеме (рис. 25), представляющей родословное древо низших позвоночных, то увидим, что периоды ароморфоза сравнительно редки. По всей вероятности, они были также и относительно коротки; именно это, может быть, служит причиной, почему палеонтологически мы находим так мало переходных форм между большими группами животных, в частности большими группами позвоночных<sup>1</sup>.

Итак, после периода ароморфоза обычно наступает период адаптивной эволюции, когда прогрессивная форма и именно благодаря подъему своей организации начинает усиленно размножаться, когда она увеличивается численно и вследствие этого расселяется, т. е. захватывает новые для нее места жительства. При этом потомки нашей прогрессивной формы попадают в новые условия, в новую биологическую и физико-химическую обстановку и начинают приспособляться к этим условиям: наступает

---

<sup>1</sup> Другой причиной редкости переходных форм между крупными систематическими группами является, по всей вероятности, тот факт, что они эволюционировали монофилетически.

период идиоадаптивной эволюции, или же период ценогенезов, которые могут длиться очень долго, пока не наступит новый период ароморфоза или же пока не появятся условия, которые заставят потомков данной группы изменить направление своего филогенетического развития и пойти по направлению специализации или по направлению регресса. Примеры таких изменений направления эволюционного процесса мы привели выше.

Установив четыре главных направления эволюционного процесса, посредством которых одинаково успешно достигается биологический прогресс, а именно морфофизиологическую прогрессивную эволюцию (ароморфоз), идиоадаптивную эволюцию, частным случаем которой является специализация, эволюцию путем эмбриональных изменений, или ценогенезов и регрессивную эволюцию, или общую дегенерацию, нам кажется совершенно естественным поставить вопрос о том, каким образом каждый из этих типов морфофизиологических изменений отражается на дальнейшем ходе эволюции данной группы, т. е. в какой мере каждый из названных типов эволюции способен переходить в другие типы.

Разбирая приведенные выше многочисленные примеры различных типов или направлений эволюции, мы, между прочим, находим и примеры того, что идиоадаптивная эволюция данной группы нередко сменяется прогрессивной, т. е., другими словами, что адаптация сама по себе отнюдь не препятствует возникновению ароморфозов; с другой стороны, мы видели также, что и периоды ароморфоза сменяются периодами идиоадаптаций. Вообще, по-видимому, оба эти типа эволюции свободно переходят друг в друга. Вместе с тем идиоадаптивный тип эволюционного процесса способен перейти, во-первых, в тип регрессивной эволюции, во-вторых, что бывает еще чаще, в тип специализации: мы находим много примеров и такого перехода. Наоборот, я не нашел примеров того, чтобы группа специализированных животных или группа животных, вступивших на путь общего регресса или общей дегенерации, пошла по пути прогрессивной эволюции. Может быть, это и случается, но такие переходы очень редки и представляются чем-то исключительным. Насколько мы можем судить, специализация, а тем более дегенерация служат препятствием к появлению прогрессивных изменений у животных и вступлению их на путь ароморфоза.

---

## В. О ПРИЧИНАХ ИЗМЕНЕНИЙ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Нам представляется весьма интересным разобрать вопрос о причинах изменений направлений эволюционного процесса, т. е. выяснить факторы, обуславливающие переход какого-либо вида животных с одного пути эволюции на другой. Другими словами говоря, чрезвычайно интересно поставить вопрос о том, почему животное, изменявшееся в течение одной эпохи в идиоадаптивном направлении, в следующую эпоху переходит на путь прогрессивной эволюции (ароморфозов), или на путь ценогенезов, в других же случаях — на путь специализации или на путь дегенеративных изменений.

Отмечаю, что в данном случае я не ставлю вопроса о причинах эволюционных изменений вообще, а касаюсь только причин перемен направления эволюционного процесса, т. е. до известной степени суживаю задачу. Но и в этой форме вопрос этот настолько сложен, что размеры настоящей книжки не позволяют разобрать его во всей полноте, так что последующие замечания могут скорее служить лишь указанием на то, в каком направлении, по моему мнению, можно искать решения этой проблемы, чем самим решением ее.

Различные авторы, занимавшиеся вопросом о причинах эволюционных изменений, придерживаются двух основных точек зрения: меньшинство вместе с Негели и Копом признает, что эти причины лежат внутри организма (аутогенетический принцип)<sup>1</sup>, большинство же вместе с Дарвином ищет эти причины вне организма — в условиях окружающей среды. В свое время я высказал свой взгляд на принцип аутогенеза<sup>2</sup> и с тех пор не встретил ни в литературе, ни в собственных исследованиях оснований для изменения своей точки зрения. Я писал, что «считаю признание внутреннего (имманентного) принципа эволюции невероятным (но не невозможным)

---

<sup>1</sup> Из русских биологов в пользу этого принципа высказывались академик С. И. Коржинский и Ю. А. Филипченко.

<sup>2</sup> См. А. Н. Северцов. Этюды по теории эволюции, 1912, изд. 2, 1922.

а priori) на основании общего закона приспособленности организмов к окружающей среде. При признании этого имманентного принципа эволюции мы должны были бы вместе с тем признать, что в природе существует нечто в роде предустановленной гармонии (в смысле Лейбница) между эволюирующими организмами и изменяющейся средой, т. е. должны были бы предположить, что каждому изменению среды (а они бесчисленны) соответствует заранее предустановленное, вполне определенное и целесообразное изменение организации. При этом по посылке, эти изменения должны быть независимы друг от друга, т. е. употребляя известный пример, мы имели бы здесь нечто аналогичное двум часовым механизмам, которые не связаны друг с другом, но так регулированы искусственным часовщиком, что всегда идут согласно, не отставая и не опережая друг друга. Но в живой природе мы должны были бы предположить невероятно большое число самых разнообразных сортов часовых механизмов (живые организмы), из которых каждый регулирован по целому ряду других механизмов иного устройства (изменяющиеся внешние условия) и притом так, что все эти часы не только идут верно, но и запаздывают и спешат гармонично друг с другом. Такое истолкование эволюционного процесса является по меньшей мере невероятным, и если мы в него вдумаемся, то увидим, что в смысле объяснения оно нам ничего не дает, так как в сущности мы в нем находим только констатирование факта приспособленности организмов, а не объяснение его»<sup>1</sup>.

К соображениям, приведенным в этой цитате, в настоящее время я добавлю, что и результаты филогенетического исследования плохо согласуются с гипотезой аутогенетической эволюции; мы видели, что потомки одной и той же группы развивались в разных направлениях: что, например, одна ветвь потомков шла в направлении прогрессивной эволюции, другая же направлялась по пути регресса, как это, например, мы имеем в случае асцидий и позвоночных, происшедших, несомненно, от общего корня. Согласовать такой ход эволюции с признанием внутреннего, действующего в определенном направлении принципа эволюции у непосредственных предков асцидий и позвоночных (и в других аналогичных случаях), по-видимому, очень трудно. Также трудно представить себе при допущении этого принципа перемены в направлении эволюционного процесса, т. е. тот факт, что данная группа в течение одного периода своей эволюции изменяется в прогрессивном направлении, а в течение последующего периода эволюирует в направлении регресса. Должны ли мы допустить, что один и тот же принцип в течение одного периода времени действует в определенном направлении, в течение последующего периода — в противоположном? Или здесь действуют последовательно два разных принципа? Не вдаваясь в подробности, скажу, что при попытке приме-

---

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Этюды по теории эволюции, 1912, изд. 2, 1922.

нять учение об аутогенезе к конкретным случаям филогенеза мы наталкиваемся на столь большие трудности, что нам нет никакой возможности применять его для объяснения эволюционных изменений<sup>1</sup>.

Отказываясь от признания принципа аутогенеза, мы тем самым становимся на почву эктогенеза, т. е. признание того, что прямо или косвенно эволюционные изменения строения животных зависят от влияния изменений в условиях окружающей среды<sup>2</sup>.

В настоящее время мы в эволюционной литературе находим три главных объяснения эволюции с эктогенетической точки зрения: эктогенетический ортогенез, видящий главную причину эволюционных изменений организмов в непосредственном влиянии среды на организмы; неоламаркизм, по которому помимо прямого влияния среды основным фактором эволюции является наследственная передача результатов упражнения и неупражнения органов; и дарвинизм, который центр тяжести вопроса переносит на естественный отбор, т. е. на косвенное влияние изменений среды на эволюцию организмов. Значение этих факторов оценивалось исследователями в разное время весьма различно. В девяностых годах прошлого столетия и в самом начале нынешнего века на первый план выдвигался в качестве всеобъясняющего принципа неоламаркизм, что в значительной степени объясняется господствующим в этот период увлечением экспериментальной эмбриологией. Еще и сейчас на этой же точке зрения стоит среди зоологов известный немецкий ученый Л. Плате, а среди палеонтологов — не менее известный Отенио Абель. Однако в настоящее время под влиянием более детального проникновения в законы наследственности выяснилось, что главный постулат неоламаркизма, а именно наследование результатов упражнения и неупражнения органов, не подтверждается результатами экспериментального изучения наследственности, и следствием этого на первый план снова выступила теория естественного отбора, сильно подкрепленная в последние годы всем известными работами генетиков.

Все наталкивает нас на мысль, что причины филетических изменений в организации животных следует искать не во внутреннем, так сказать, имманентном эволюционном принципе, теоретически стоящем вне всякой зависимости от окружающей среды, но

---

<sup>1</sup> Попыток детальной разработки принципа аутогенеза и применения его к вопросам филогенеза, насколько мне известно, не было сделано. Лично мне кажется, что в той общей и неопределенной формулировке, которая ему придается его сторонниками, он едва ли может быть удержан. В лучшем случае от него может быть останется положение, что существуют определенные направления наследственного варьирования (по современной терминологии, мутации), причем едва ли даже возможно утверждать, что в две последовательные эпохи направление мутаций данного органа или системы органов будет одно и то же.

<sup>2</sup> При этом мы имеем в виду изменения того характера, которые мы разбирали выше, т. е. изменения среды, имеющие биологически важное значение.

именно в самих изменениях этой внешней среды. Если мы не примем эктогенетического принципа эволюции, то нам останется, мне кажется, совершенно непонятным тот общий факт, что организация и функции всех известных нам животных приспособлены до мельчайших подробностей к бесконечно разнообразным условиям окружающей среды. Я считаю при этом, что влияние косвенного воздействия среды на организмы (дарвиновский фактор эволюции) имеет неизмеримо большее значение, чем влияние прямого, непосредственного воздействия среды или чем влияние результатов упражнения и неупражнения органов, если бы даже влияние этих двух последних факторов было бы научно доказанным, чего в действительности нет. Однако в настоящей книжке мы не будем вдаваться в дальнейшее обсуждение этой проблемы, точно так же, как не будем входить в критическую оценку этих теорий и разбирать, в какой мере каждая из них способна объяснить разобранные нами выше факты филогенеза; к тому же для наших целей это и не нужно. Для нас достаточно признать, что биологически важные изменения строения и функций животных организмов происходят под прямым или косвенным влиянием внешней среды и в соответствии с изменениями этой среды. Это ограничение нашей задачи вполне допустимо ввиду того сужения постановки вопроса, которое мы сделали в начале этой главы: мы разбираем вопрос не о происхождении эволюционных изменений, а только о факторах, обуславливающих перемены в направлении эволюционного процесса, иными словами, мы разбираем вопрос не о том, почему происходит эволюция животных, но о том, как она происходит в действительности.

Основным положением, из которого нам приходится исходить, является положение, что перемены в условиях существования в случаях, когда они не ведут к непосредственному вымиранию данной группы животных, вызывают изменения в строении и функциях этих животных, благодаря чему они выживают при новых измененных условиях. Но эти перемены в строении животных могут произойти либо в том же направлении, в каком они шли раньше, т. е. могут появиться новые идиоадаптации вместо старых (если данная группа животных эволюировала в направлении идиоадаптации), либо они могут произойти в ином направлении, т. е. животные могут в одних случаях пойти по пути прогрессивной эволюции (по пути ароморфоза), в других — по пути ценогенезов, в третьих — по пути дегенерации.

В сущности очень трудно решить, почему именно происходит то, а не другое изменение в направлении филогенеза эволюирующих животных, хотя и можно сказать а priori, что общий характер изменений в направлении эволюции зависит от общего характера изменений в условиях окружающей среды. Однако вопрос разрешается далеко не так просто, как это кажется на первый взгляд. Хотя в природе и встречаются случаи, когда резкое изменение условий окружающей среды вызывает соответствующее

щее изменение в направлении эволюции данной формы, тем не менее гораздо чаще встречаются такие случаи (примеры которых мы приводим ниже), когда аналогичные изменения в окружающей среде вызывают различного рода изменения в направлении эволюции тех животных форм, на которых эти изменения воздействуют. Здесь, следовательно, направление эволюции не зависит непосредственно от изменений, происходящих в окружающей среде, а связано еще с какими-то иными факторами. Чтобы облегчить читателю понимание этой трудной проблемы—причины изменения эволюционных направлений в филогенезе животных, я приведу несколько простых примеров, которые помогут ему понять причину того, почему вообще могут изменяться направления эволюции животных.

Рассмотрим для начала сравнительно простой случай, а именно переход от адаптации к специализации. Мы знаем, что среди позвоночных довольно большое число животных приспособилось к подземному образу жизни и благодаря этому образу жизни их строение изменилось в направлении специализации; среди млекопитающих как представителей животных, приспособившихся к почти исключительно подземному образу жизни, мы можем назвать наших кротов и капского златокрота (*Chrysochloris*, *Insectivora*), слепышей (*Rodentia*) и австралийских сумчатых кротов (*Notoryctes*), среди рептилий мы имеем роющих змей (*Typhlopidae*) и многочисленных амфисбен (*Amphisbenidae*), наконец среди амфибий — гимнофиона (*Apoda*) (рис. 46). У всех этих животных имеется несмотря на все несходство их организации ряд общих черт: для всех них характерна большая или меньшая редукция глаз, часто скрытых под кожей, а в некоторых случаях прикрытых костями; у всех изменено строение черепа, форма которого приспособлена к продвижению в земле. У роющих млекопитающих конечности хорошо развиты и у всех них на коротких и широких передних лапах, приспособленных к разрыванию почвы, имеются длинные и крепкие когти (рис. 26, С); роющие змеи, ящерицы и гимнофионы все утратили как передние, так и задние конечности и приобрели змеевидную форму тела.

Если мы спросим, какие изменения внешней среды могли вызвать переход к подземному образу у животных, ближайшие родичи которых являются неспециализованными, живущими на поверхности земли существами, то следующие предположения являются наиболее вероятными; переход к подземному образу жизни был вызван либо 1) необходимостью спастись от хищников, преследовавших и истреблявших данную форму, либо 2) большей легкостью добывания пищи под землей, чем на поверхности ее. Разберем эти предположения.

Прежде всего поставим вопрос о том, при каких условиях свободно живущие животные, предки перечисленных нами млекопитающих, могли при преследовании врагами перейти к подземному образу жизни. Первой предпосылкой является предположение, что

эти животные до времени перехода к подземному образу жизни были хотя бы в незначительной степени роющими животными: мы знаем, что многие насекомоядные и грызуны живут в вырытых ими норах, выводя в них детенышей, пряча запасы пищи и опасаясь от опасностей. Если мы вспомним землероек, сусликов, хомяков, сурков и многих других, то предположение, что предки кротов, слепышей и т. д. и прежде рыли норы в земле, является вполне вероятным.

Мы предположили, что одним из факторов, определяющих переход к подземному образу жизни, могло быть появление в местности, населенной предками наших роющих млекопитающих, истребляющего их хищника. Весьма вероятно, что переход к подземному образу жизни происходил только в тех случаях, когда существовало большое несоответствие между силами хищника и силами преследуемого животного. Если хищник настолько превосходил преследуемое им животное в силе, резвости, чуткости и т. п., что непосредственная борьба с ним, бегство от него и прятание, т. е. обычные методы спасения для преследуемого животного, не приводили к цели и животное немилосердно истреблялось, то единственным средством выживания для преследуемого вида оставался уход в такое место обитания, куда за ним враг не мог следовать. Весьма возможно, что у роющего животного установился инстинкт по возможности постоянного пребывания в вырытых им норах и отыскивания там той пищи, которую оно могло найти под землей. Те формы, у которых этот инстинкт стал развиваться, выживали, те, у которых он не развился, погибли в борьбе за существование. Но подземный образ жизни в свою очередь должен был оказаться стимулом к целому ряду вторичных изменений, носящих характер специализации, т. е. изменений в строении глаз, органов обоняния, черепа и конечностей, о которых мы уже упоминали выше.

Совершенно то же мы можем сказать и о живущих под землей амфибиях и рептилиях, а также о гекконах, обычно держащихся на отвесных скалах, где их уже больше не может преследовать большинство их обычных врагов. То же относится и к хамелеонам, живущим на таких тонких веточках деревьев и кустов, которые не могут выдержать тяжести тела превышающих их по размерам хищников, ибо от хищных птиц, нападающих на них сверху из воздуха, они защищены приспособительно меняющейся окраской своего тела. То же, конечно, относится и к целому ряду других специализованных в этом направлении форм.

Мы выше отметили, что другой вероятной причиной перехода животных к подземному образу жизни является стремление к отысканию пищи под землей. Но и тогда переход в подземную среду произойдет лишь в том случае, если будет существовать резкое несоответствие между количеством пищи и легкостью ее добывания на поверхности земли и под ней. Если же этого несоответствия нет, т. е. если разница

между количеством пищи на поверхности и под ней невелика, то весьма вероятно, что животное останется жить на поверхности земли и у него выработаются другие особенности, именно такие, которые ему позволят приспособиться к измененным в неблагоприятном направлении условиям. Но во всяком случае предпосылка к переходу к подземному образу жизни, так же как и в предшествующих случаях, лежит в организации предков данной формы: если эта организация, а также привычки животного позволяли ему порой покидать свое обычное место питания и переходить на некоторое время в новую среду, то закрепление такого перехода у потомков вполне возможно, в противном же случае, т. е. если этой предпосылки не было, то и переход вообще не мог иметь место.

Совершенно то же относится и к выше разобранному нами случаю перехода животных к подземному образу жизни вследствие усилившегося преследования врагами. Если резкого несоответствия между силами хищника и силами преследуемой им добычи не существует, т. е. если хищник только несколько превосходит в своих силах добычу, так что при преследовании некоторый процент особей будет спасаться, сохраняя при этом надземный образ жизни, то, конечно, существует большая вероятность, что животные останутся в своих старых местах обитания и будут приспособляться к ухудшившимся условиям существования какими-нибудь другими путями. Но об этом мы будем говорить более подробно ниже.

Итак, мы считаем весьма вероятным, что усиленное преследование было причиной перехода многих форм животных в обособленную и защищенную среду и вместе с тем причиной специализации. Только этим мы могли бы объяснить специализацию не только подземных форм, но и целого ряда других животных, например гекконов, хамелеонов, ленивцев и т. п.

Напротив, переход некоторых хищников, например предков тюленей, моржей, морских львов и др., из суши в воду произошел, по всей вероятности, вследствие поисков более легко добываемой пищи.

В только что приведенных нами примерах мы видели, что животные в результате определенных и притом значительных изменений в условиях своего существования переходят в своей эволюции с пути идиоадаптаций на путь специализации. Весьма вероятно, что аналогичный процесс, имевший место у других форм, например у ракообразных, привел этих последних к паразитизму. Предпосылка к такому переходу, вероятно, состояла в том, что какое-либо свободно живущее ракообразное, которое прежде постоянно охотилось за какой-либо свободно плавающей добычей, получило привычку спорадически прицепляться или присасываться к этой добыче, — к другому, большему, чем оно, по размерам животному и питаться его соками. Этот более совершенный способ питания привел к тому, что полезная привычка мало-помалу стала постоянным признаком животного, а само животное постепенно превратилось

в эктопаразита и продолжало эволюировать дальше в этом направлении.

Таких примеров перехода от свободного образа жизни, т. е. от филетического развития в направлении идиоадаптации, к экто-, а затем и к энтопаразитизму, т. е. к развитию в направлении общей дегенерации, а также примеров перехода от свободного подвижного образа жизни, т. е. опять-таки от развития в направлении идиоадаптаций, к сидячему образу жизни, т. е. к развитию в направлении специализации, мы могли бы привести очень много. Стимулом к подобного рода переходам являются во всех этих случаях те крупные преимущества, которые животные встречают в новой среде (большее количество пищи, большая защита от врагов), а основной предпосылкой — все те особенности в их организации, которые делают вообще возможным этот переход<sup>1</sup>.

Резюмируя только что сказанное, мы видим, что в тех примерах, которые мы разбирали выше, переход от одного направления эволюции к другому (в наших случаях переход с пути идиоадаптации на путь паразитизма и общей дегенерации) происходит, по всей вероятности, благодаря изменениям внешней биологической среды (враги, количество пищи и сравнительная легкость ее добычания). Но вместе с тем этот переход в значительной степени зависит от соотношения между интенсивностью вызывающих изменения факторов и интенсивностью проявления тех активных функций эволюирующего животного, которые имеют непосредственное отношение к этим факторам, т. е. к происходящей перемене в условиях окружающей среды.

Значение этого последнего обстоятельства, т. е. количественных корреляций, станет для нас более ясным, если мы допустим несколько иные соотношения между данными животными и изменениями среды, чем те, с которыми мы имели дело до сих пор. Представим себе, что мы имеем перед собой ту же форму животных, которую мы брали выше в качестве примера, т. е. прызунов или насекомоядных, и представим себе, что влияние изменяющего фактора (преследующего хищника) также осталось неизменным, вернее осталось влиянием того же рода, каким оно было раньше, но что количественное соотношение между активными функциями преследуемой добычи и преследующего хищника стало иным, чем оно было раньше. Пред-

<sup>1</sup> Мы обращаем особое внимание читателя на то, что, говоря о переходе животных от одного эволюционного направления к другому, мы касаемся этого вопроса лишь очень кратко и очень схематично, останавливаясь на этом процессе лишь постольку, поскольку это необходимо для того, чтобы сделать ход наших мыслей понятным. В действительности же процесс этот протекает неизмеримо сложнее, чем это нами здесь представлено; в каждом отдельном случае имеется налицо не одна, но много предпосылок, необходимых для осуществления такого перехода, существует не один, но много переходов между различными стадиями филогенетического развития эволюирующих форм.

положим, например, что в данной местности появился новый хищник, преследующий взятое нами в качестве примера млекопитающее, но допустим при этом, что этот хищник только в незначительной степени резвее, сильнее и умнее преследуемого им животного. Как отразится это обстоятельство на направлении дальнейшей эволюции потомков преследуемой формы?

Если между силами хищника и силами преследуемой им добычи существует лишь незначительная разница, так что более сильные из преследуемых особей все же могут спастись от врага либо активной защитой, либо бегством, либо тем, что они сумеют укрыться от него в естественно защищенных местах, и если при этом погибнут только наиболее слабые, наименее быстродвигающиеся особи, то переход к специализации, скажем к подземному образу жизни, для этих форм уже не является безусловной необходимостью. Тогда среди преследуемого вида будут выживать наиболее сильные, наиболее ловкие, наиболее быстро бегающие особи, и от них произойдет новая раса потомков, которым уже не будет нужды переселяться под землю, но которые будут эволюировать в прогрессивном направлении на поверхности земли.

У животных вообще и в особенности у млекопитающих средства защиты от врагов весьма разнообразны; поэтому потомки преследуемой формы могут эволюировать в самых разнообразных направлениях, и появление каждого защитного признака будет зависеть от всей организации и всех функций, инстинктов и привычек преследуемого животного в период наступления изменения. Может случиться, например, что животные уже обладают покровительственной окраской, до известной степени защищающей их от врагов; тогда при появлении нового врага это покровительственная окраска может развиться сильнее и оказаться достаточной для защиты от преследователя, если острота зрения этого преследователя не будет очень велика. В этом случае к прежде существовавшим идиоадаптациям прибавится новая идиоадаптация, и общее направление эволюции не изменится. Но может произойти и иное. Если есть задатки для этого в организации животного, то могут выработаться и какие-нибудь другие защитные особенности идиоадаптивного свойства, например, могут развиться пахучие железы, делающие данное животное противным для преследующего врага, или его волосы (щетины) могут превратиться в колючие иглы, как это имеет место у ежей и у дикобразов. Во всех этих и подобных этим случаям развиваются новые идиоадаптации, но общее направление эволюции не меняется.

Но может оказаться, что хищник настолько зорок, что покровительственные окраски преследуемой добычи уже не достигают цели, или же, что у этой добычи не имеется в данный период эволюции никаких предпосылок для образования пассивных органов защиты, иначе говоря никаких зачатков новых защитных приспособлений: зловонных желез, игл, шипов и т. п. Тогда среди преследуемого вида смогут избежать уничтожения лишь такие особи, которые ока-

жуются в состоянии противостоять врагу активной защитой, или же такие, которые сумеют избавиться от него бегством, иными словами, из представителей преследуемой группы выживать будут наиболее резвые особи, наиболее зоркие и сторожкие, которые будут вовремя замечать опасность, наиболее выносливые, которые будут лучше выдерживать преследование, и т. д. Другими словами, животные в этом случае вступят на путь прогрессивных изменений, причем общая интенсивность их жизнедеятельности повысится. Эти прогрессивные изменения могут выразиться различно в зависимости от соотношения между организациями преследователей и добычи; в некоторых случаях прогрессивные изменения произойдут в органах высших чувств — глазах, органах слуха или обоняния, и животные станут более чуткими; в других случаях — в органах движения, и произойдет повышение резвости; в третьих — в сердце и легких, причем повысится выносливость и т. д. Примеры таких прогрессивных изменений приведены выше, и мы на них не будем останавливаться. Во всяком случае, для преследуемой формы наступит новый период ароморфозов. Направление эволюции при этом, конечно, изменится: животные с пути идиоадаптации перейдут на путь ароморфозов.

Мы можем себе представить, однако, что прогрессивная эволюция не остановится на этой первой фазе, но что и хищники, своим преследованием вызвавшие прогрессивные изменения в строении добычи, станут приспособляться к измененному строению преследуемых животных и, изменившись прогрессивно, в свою очередь вызовут новые прогрессивные изменения в организации последних. Тогда прогрессивное развитие хищника пойдет параллельно прогрессивной эволюции добычи.

Мы видим, таким образом, что в разобранным нами сравнительно простом случае, когда изменяющим фактором является появление нового хищника (случай непосредственной борьбы за существование), направление, в котором пойдет эволюционный процесс, зависит от соотношений между изменяющим фактором (хищник) и организацией изменяющегося животного (добычи). По всей вероятности, это положение, разобранным нами для одного рода отношений между изменяющим фактором и изменяющимся животным, можно до известной степени обобщить и сказать, что биологически важная переменная в условиях существования (среде) данного вида животных является стимулом к изменению его организации; характер же изменения среды и количественное и качественное соотношение между изменением среды и строением и функциями изменяющегося организма определяют направление, в котором пойдет эволюция изменяющегося вида в данную эпоху.

Мы видели, что изменяющий фактор одного и того же рода (преследование более сильным животным) при различиях в интен-

сивности может обусловить совершенно различные направления эволюции у животных одного и того же вида.

Итак, мы только что видели, как один и тот же стимул (преследование добычи более сильным хищником) в зависимости от степени его интенсивности меняет направление эволюции преследуемого вида тем или другим образом и направляет его филогенетическое развитие в одних случаях по пути ароморфоза, в других — по пути идиоадаптации, в третьих — по пути специализации<sup>1</sup>.

Мы пришли к выводу, что, насколько мы можем судить в разобранных нами случаях, направление эволюции определялось, во-первых, строением и функциями органов животного, подвергающегося действию изменяющихся условий, во-вторых, изменением внешней среды и, в-третьих, соотношением между характером и интенсивностью изменения среды и строением изменяющегося животного.

Значение характера организации данной группы животных в данный период их эволюции едва ли было в достаточной мере оценено зоологами-эволюционистами, а между тем его необходимо постоянно учитывать при рассмотрении вопроса о направлениях эволюции. Напомним для примера разобранный нами в начале этой книги вопрос о переходе предков позвоночных от пассивного питания к активному. Мы видели, что переход этот произошел совершенно независимо друг от друга в двух группах низших черепных позвоночных, а именно у предков круглоротых и у предков челюстных позвоночных (гнатостом). Если мы допустим, что этот переход совершился под влиянием аналогичных условий (что довольно вероятно), то мы должны будем все-таки признать, что результаты были весьма различны: в одном случае из передних жаберных дуг развился сосущий ротовой аппарат круглоротых, в другом — хватательные челюсти рыб.

---

<sup>1</sup> При только что высказанных соображениях относительно направлений эволюционного процесса я должен отметить еще раз, что сознательно не касался вопроса о том, какими способами происходят самые изменения, т. е. происходят ли они благодаря упражнению и неупражнению органов (ламарковские факторы) или благодаря непосредственному влиянию изменяющейся среды, или вследствие накопления наследственных изменений (дарвинизм), так как из фактов филогенеза мы не получаем непосредственных доказательств в пользу того или иного из этих взглядов. Мы можем поставить вопрос только о том, которое из этих объяснений лучше согласуется с известными нам филогенетическими фактами. С этой точки зрения нам приходится признать, что для весьма многих изменений, с которыми мы имели дело в настоящей книжке, две первые гипотезы, т. е. ламаркизм и гипотеза непосредственного влияния изменений среды, не дают объяснения. Укажем на то, что возникновение и эволюция целого ряда приспособительных изменений наружного скелета, т. е. чешуй, костных панцирей и разнообразных костных шипов у рыб, рогов и бивней у многих наземных позвоночных и т. д., едва ли могут быть объяснены с точки зрения этих гипотез.

Сравнительноанатомическое исследование с полной определенностью показывает, нам, что различия в направлениях эволюции ротового скелета в том и другом случаях зависели от различий в направлениях эволюции жаберного аппарата в предшествовавший период, в частности от строения жаберных дуг. Мы знаем, что у предков круглоротых, т. е. у *Entobranchiata*, жаберные дуги остались нерасчлененными и образовали жаберную решетку, а у предков всех рыб, т. е. у *Ectobranchiata*, они расчленились каждая на четыре отдела. Именно это расчленение, связанное с развитием наружных жабр, и дало возможность передним жаберным дугам предков гнатостом превратиться в челюсти и подвесочный аппарат, а развитие ротового скелета этого типа сделало возможной всю дальнейшую прогрессивную эволюцию рыб и затем наземных позвоночных. Как известно, у круглоротых образовался сосущий рот, и этот сосущий ротовой аппарат привел их к специализации на определенном роде пищи, что, по всей вероятности, послужило причиной остановки их дальнейшей эволюции, между тем как челюсти оказались органами настолько пластичными, что этот тип ротового скелета сохранился при всех дальнейших прогрессивных изменениях потомков первичных рыб.

На этом примере при сравнении направлений эволюции у круглоротых и у рыб мы видим, насколько велико значение данной организации животного в тот период, когда у него наступают изменения, для всей его последующей эволюции. Таких примеров мы могли бы привести очень много (эволюция зубов, эволюция пятипалой конечности), но я на них останавливаться не буду и только отмечу, что значение организации как фактора, определяющего направление последующей эволюции животных (на которое, как я уже говорил, до сих пор недостаточно обращали внимания), особенно бросается в глаза именно при детальном изучении филогенеза, и в частности при исследовании групп, развивавшихся в дивергентных направлениях.

Мы признали, что вторым фактором, изменяющим строение животных организмов, а в некоторых случаях изменяющим и направление эволюционного процесса, является изменение внешней среды. Эти изменения настолько многочисленны и многообразны, что здесь я могу упомянуть о них только в самых общих чертах. Мы различаем изменения неорганической среды, обнимающей все условия климата: тепла и холода, сухости и влажности, освещения, движений воздуха; далее рельеф местности, высоту ее над уровнем моря, характер почвы, присутствие и расположение водных бассейнов и т. д. — словом, всю сумму физико-химических условий, среди которых живут наземные животные. Если бы в наши задачи входило дать классификацию различных видов неорганической среды, нам пришлось бы учесть и среды, в которых живут подземные животные, и условия водной среды, и среды, в которых обитают паразиты и т. д. Изменения неорганической среды бывают двоякого рода: во-первых, медленные изменения самой среды как

таковой, т. е. изменения климата данной обширной местности, изменения рельефа вследствие горообразовательных процессов, поднятия и погружения материков и т. д.; эти изменения совершаются крайне медленно и захватывают большие районы; во-вторых, для каждого вида животных мы должны в качестве факторов его изменения учитывать его собственные передвижения и расселения, при которых он попадает в новую обстановку, вследствие чего для него изменяются как физико-химическая, так и биологическая среда; здесь мы имеем более частые и быстрее совершающиеся изменения.

Биологической средой для каждого животного являются все те растения и животные, с которыми ему приходится иметь дело, живя в данной местности; ввиду сложности и разнообразия животных и растительных форм отношения животных к различным сторонам биологической среды гораздо многообразнее, чем к условиям неорганической среды. Уже отношения животных к растительному миру, который является для них и средой, в которой они обитают и прячутся, и средой, которая доставляет им самые разнообразные роды пищи и к которой принадлежат многие враги (бактерии и растительные паразиты), с которыми им приходится бороться, являются невероятно разнообразными и сложными. Отношения же животных к другим животным еще сложнее. Не вдаваясь в подробности, отметим, что для различных животных в зависимости от высоты их организации эта сложность и многообразие отношений различны, и для сложно организованных свободно подвижных степень разнообразия отношений к биологической среде больше, чем для животных низко организованных, мало подвижных и специализированных. Мы выше приняли, что изменения физико-химической и биологической среды являются стимулами для изменения строения и функций животных, но при этом подчеркнули, что направление изменений зависит от соотношения между интенсивностью и скоростью изменения среды и организацией и функциями изменяющегося животного. Так как это соотношение чрезвычайно важно, то для выяснения его дополним сказанное нами некоторыми примерами.

Представим себе, что мы имеем некоторое изменение физико-химической среды, например, ослабление интенсивности освещения, при котором живет животное. Это изменение среды отражается в первую очередь на определенной системе органов, а именно на глазах, так что в этом случае мы видим определенное соотношение между характером изменения среды и изменением организма. Но направления самого изменения глаз, т. е. филогенетическая реакция организма, могут быть весьма различны в зависимости от соотношения между интенсивностью изменения среды и строением животного; в некоторых случаях мы находим, что при постепенном переходе в темноту глаза развиваются прогрессивно и приспосабливаются к тому, чтобы видеть при плохом освещении или почти пол-

ной темноте. Прогрессивное развитие глаз выразится в том, что будут постепенно увеличиваться размеры глаз, повышаться чувствительность ретины и расширяться зрачок, давая доступ в глаз малейшим лучам света. В этом направлении эволюционировали, например, глаза ночных птиц (сов, филинов, сычей), глаза ночных млекопитающих, как например некоторых полуобезьян (*Nycticebus*, *Tarsius* и многие другие), а также глаза многих глубоководных форм рыб (рис. 50). У других форм, живущих также в темноте, как на-

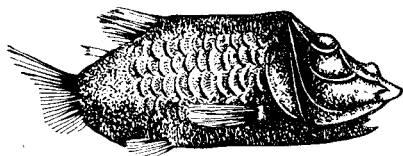


Рис. 50. *Opisthoproctus. soleatus*. Глубоководная форма рыб с очень крупными телескопическими глазами (из Хуна)

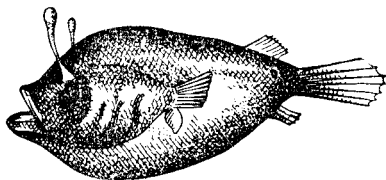


Рис. 51. *Onirodes glomeratus*. Глубоководная форма рыб с редуцированными скрытыми под кожей глазами (из Элькока)

пример у многократно упомянутых нами выше подземных млекопитающих (кротов, слепышей и т. п.), рептилий и амфибий (амфисбены и гимнофионы), а также у многих пещерных животных и у глубоководных рыб, живущих в полной темноте (рис. 51), глаза в большей или меньшей степени редуцировались, а в некоторых случаях и совсем исчезли.

Для нас является совершенно ясным, что во всех этих случаях исходной формой эволюции были нормальные глаза, приспособленные к видению при обычных для наземных и водных животных условиях освещения, и что стимулом к их изменению было уменьшение количества и яркости света. Между тем эволюция в обеих группах перечисленных нами форм пошла в разных направлениях: в одних случаях в сторону прогрессивной эволюции, т. е. в сторону большей чувствительности глаза к свету, в других случаях — в сторону регрессивной эволюции, т. е. в сторону редукции глаз, доходящей до полной атрофии и слепоты. Едва ли мы можем сомневаться в том, что здесь различные направления эволюции зависели именно от количественного соотношения между интенсивностью изменения среды (переходом в большую или меньшую степень темноты) и организацией животного<sup>1</sup>. Переход в среду со слабым, даже значительно более слабым освещением ведет к про-

<sup>1</sup> Мы употребляем выражение «организация животного», а не просто «строение глаз», так как отношения здесь гораздо более сложны, чем это кажется на первый взгляд, и направление эволюции определяется не только отношением изменяющего фактора к органам зрения, но и строением других органов, в первую очередь органов чувств, т. е. органов осязания, обоняния и слуха.

грессивному развитию глаз; переход в совершенно темную среду<sup>1</sup> ведет к атрофии глаз.

К аналогичным результатам мы придем, если будем сравнивать изменения, вызванные у животных с различной организацией такими факторами, как, например, понижение температуры, которое приводит у насекомых к тому, что у них в одних случаях перезимовывают в защищенных от холода местах взрослые формы (причем, вырабатываются более или менее сложные приспособления для зимовки), в других же случаях все взрослые особи погибают с наступлением холодов, а перезимовывают только личинки.

Можно было бы привести довольно много примеров того, что один и тот же изменяющий фактор в зависимости от того, медленно или быстро наступает изменение среды, интенсивно оно или нет, определяет у близких форм животных различные направления эволюционного процесса (идиоадаптацию или специализацию, ароморфоз, ценогенез или общую дегенерацию), но нам кажется, что и сказанного вполне достаточно для того, чтобы сделать нашу мысль совершенно понятной читателю. Отметим только еще раз, что результаты современных филогенетических исследований совершенно недвусмысленно говорят нам о том, что изменения эволюционного направления в течение филогенеза происходили отнюдь не редко. В животном мире направление идиоадаптации встречается, по-видимому, наиболее часто; довольно часто встречается также и переход от этого направления к направлению ароморфозов, а также и обратный переход, т. е. переход от направления ароморфозов к направлению идиоадаптации. То же самое можем сказать и относительно перехода от направления идиоадаптаций к направлению ценогенезов, а также относительно перехода от направления ароморфозов к направлению эмбриональных приспособлений (ценогенезов). Часто встречаются и случаи перехода от направления идиоадаптаций к направлению специализаций. Наоборот, мы не знаем случаев перехода от направления специализации к направлению ароморфозов точно так же, как не знаем и случаев, когда животное, раз вступив на путь дегенерации, сошло бы с него и стало бы развиваться дальше в направлении ароморфозов. По-видимому, в этих последних случаях переход от одного направления эволюции к другому, если в принципе и не невозможен, то во всяком случае чем-то сильно затруднен.

В заключение мне остается только сказать, что в мои прямые задачи не входило разбирать подробно отдельные случаи изменения направлений эволюции, так как для каждого такого отдельного случая необходим гораздо более детальный анализ, чем я мог произвести в разобранных мной примерах. Моя цель была гораздо скромнее, а именно: показать, что эта задача, к которой не-

<sup>1</sup> Как мы это только что упомянули, во многих случаях полная редукция глаз делается возможной благодаря прогрессивному развитию других органов чувств, например органов осязания или обоняния, замещающих в темноте функцию органов зрения.

избежно приводит изучение филогенеза, разрешима, и наметить возможный путь к ее 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 (ойкологии) исследуемых групп животных. Те выводы, которые высказаны здесь, имеют, конечно, значение лишь предварительных положений, с которыми можно приступить к дальнейшему, более подробному исследованию. С этими оговорками я позволю себе в форме кратких тезисов еще раз резюмировать эти выводы.

I. Биологический прогресс какой-либо группы животных или, другими словами, успешное выживание ее в борьбе за существование характеризуется прежде всего увеличением числа составляющих ее особей, затем расширением занимаемой ею географической площади (расселение) и, наконец, распадением данной группы животных на большее или меньшее число подчиненных систематических групп. Понятием, противоположным биологическому прогрессу, является понятие вымирания, характеризующееся обратными признаками, т. е. уменьшением числа особей, сужением ареала распространения и уменьшением числа подчиненных систематических групп.

II. Биологический прогресс достигается четырьмя различными, но биологически равноценными направлениями эволюционного процесса, а именно: путем морфофизиологического прогресса (ароморфоз), путем приспособления в собственном смысле этого слова (идеоадаптация), частным случаем которого является специализация путем эмбриональных приспособлений, исчезающих во взрослом состоянии (ценогенез), и путем морфофизиологического регресса (дегенерация).

а) Морфофизиологический прогресс, или ароморфоз, характеризуется осложнением и дифференцировкой организации животных и осложнением, 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 ароморфоза животных носят общий характер и не представляют собой приспособлений к каким-либо определенным и специальным условиям и особенностям окружающей среды.

в) Приспособление в узком смысле слова, или идеоадаптация, характеризуется тем, что при ней также происходят полезные изменения в строении животных, которые соответствуют определенным изменениям внешней среды, но сама организация животных при этом не усложняется по сравнению с организацией их предков, и подъема энергии общей жизнедеятельности, имеющего места при ароморфозе, здесь не

происходит. Частным случаем идиоадаптации является специализация, когда одни признаки эволюирующих животных форм изменяются резко приспособительно, а другие, наоборот, остаются крайне примитивными.

с) При эмбриональных приспособлениях, или ценогенезах, полезные приспособления развиваются только у зародышей и личинок, у взрослых форм эти приспособления исчезают бесследно, так что взрослые особи обычно сохраняют примитивную структуру своих предков. Но благодаря ценогенетическим изменениям, происходящим в строении зародышей и личинок, число доживающих до взрослого состояния особей становится больше, чем оно было у предков, и достигнутое таким образом увеличение общего количества взрослых особей ведет, как мы это отметили выше (1), к победе в борьбе за существование.

д) При морфологическом регрессе, или общей дегенерации достигнутая в течение предшествующих периодов сложность организации и интенсивность проявления жизнедеятельности понижаются, активные органы или целые системы активных органов редуцируются, но развиваются прогрессивно половая система и пассивные органы защиты, вследствие чего также достигается победа в борьбе за существование (биологический прогресс).

III. Целый ряд крупных групп животного царства, как-то: многие простейшие, губки, кишечнополостные, свободно живущие плоские, круглые и кольчатые черви, иглокожие и многие другие в начале своей эволюции развивались в прогрессивном направлении, или в направлении ароморфозов. Но достигнув известной высоты организации, потомки их, оставив путь ароморфозов, пошли по пути идиоадаптации, причем за громадный промежуток времени, с палеозоя до настоящей эпохи, их организация изменялась, но не повышалась и в своих существенных признаках осталась весьма примитивной.

IV. По пути прогрессивной эволюции (ароморфоза) пошли ракообразные, паукообразные, насекомые и позвоночные животные; внутри каждой из этих групп мы находим и формы чисто прогрессивные, и формы, перешедшие на путь идиоадаптации и остановившиеся поэтому на различных стадиях своей прогрессивной эволюции. Наша современная фауна представляет собой, таким образом, весьма сложную мозаику форм, по характеру своей организации и высоте строения принадлежащих к очень различным и часто весьма отдаленным от нас геологическим эпохам.

V. Выживание некоторых форм с очень примитивным строением, например многих акуловых рыб, возможно некоторых рептилий (первичных ящериц, гаттерий), объясняется главным образом тем, что у них развился целый ряд чисто эмбриональных приспособлений (крупный желток, эмбриональное кровообращение, яичные оболочки и т. д.). Эти ценогенезы были настолько выгодны, что благодаря им форма и строение взрослых организмов уже не тре-

бовали для своего выживания больших изменений, поэтому и здесь общая организация взрослых особей изменилась сравнительно мало в течение геологических эпох (филетически статические формы во взрослом состоянии).

VI. Направление общей дегенерации было, по-видимому, чрезвычайно выгодным для многих форм, ибо ряд крупных систематических групп, достигнув при своей эволюции известной высоты, перешел с пути идиоадаптации на путь дегенерации. Сюда мы должны отнести многих сидячих кишечнорастных, паразитических плоских и круглых червей, весь подтип оболочников, усоногих раков и многих других.

VII. Животные в течение геологических эпох могут изменять (и притом не раз) направление своей эволюции, причем переход с пути морфофизиологической прогрессивной эволюции (ароморфоза) на путь идиоадаптации и специализации, а также на путь ценогенезов и обратно, т. е. переход с пути идиоадаптации на путь ароморфоза, точно так же как переход от идиоадаптивной эволюции к эволюции дегенеративной и к специализации, совершается, по-видимому, беспрепятственно; наоборот, специализация и дегенерация являются, по-видимому, препятствиями к переходу животных на путь прогрессивной эволюции (ароморфоза).

VIII. 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 внешней среды, вызывающее соответствующее 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 животного животные могут эволюировать в различных направлениях в зависимости от различной скорости, с которой наступает изменение среды, и от различной интенсивности его.

---

## **ПРИЛОЖЕНИЕ**

**Б. С. МАТВЕЕВ**

### **ЗНАЧЕНИЕ ВОЗЗРЕНИЙ А. Н. СЕВЕРЦОВА НА УЧЕНИЕ О ПРОГРЕССЕ И РЕГРЕССЕ В ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ ДЛЯ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ**

Представление о том, что по степени сложности своей организации живые существа разделяются на более совершенные и менее совершенные так же старо, как и сама биология. Еще в древние века естествоиспытатели стремились свести многообразие природы в систематические ряды от низших форм к высшим (Аристотель, Лукреций и др.).

Прошли многие века, но проблема прогресса и регресса в эволюции и их взаимоотношений друг с другом и поныне остается одной из основных в биологии. Уже с самого начала определились два основных толкования проблемы совершенствования организации. Представители идеалистического мировоззрения признавали существование силы, направляющей процесс совершенствования организации независимо от условий среды. Сторонники материалистического направления искали причину прогрессивного развития в меняющихся взаимоотношениях живых существ с условиями их жизни. Подводя итоги своего анализа прогресса в живой природе и его причин, К. М. Завадский (1958) выделил четыре основных направления, различно толкующих это явление.

Первое толкование прогресса связано с представлением о развитии живой природы под действием направляющих сил, иначе говоря, оно связано с дуалистическим мировоззрением о существовании нематериальных сил управляющих природой.

Второе направление, дарвинистическое, основано Ч. Дарвиным в его учении о происхождении видов путем естественного отбора или выживании наиболее приспособленных в борьбе за жизнь.

Вся эволюция есть приспособительный процесс. Усовершенствование организации, наблюдаемое в историческом развитии мира животных и растений, есть результат взаимодействия видов с окружающей средой. В ряде поколений происходит отбор осо-

бей, наилучше приспособленных к окружающим их условиям жизни.

Третье направление К. М. Завадский называет релятивистским. Его сторонники считают, что все ныне живущие живые существа одинаково совершенно приспособлены к необходимым им условиям существования. Так называемые «низшие» живут одновременно с «высшими» и все критерии определения высших и низших являются плодом субъективных представлений, а не результатом объективных законов природы. Таким образом, релятивисты отрицают само явление прогресса как таковое.

Четвертое направление в своем мировоззрении стоит близко к первому, т. е. признанию существования направляющей силы развития природы. Но в отличие от первого направления здесь главной закономерностью исторического развития признается постепенное израсходование жизненной силы, процесс медленного затухания развития организмов, кончающийся вымиранием.

В своей статье я не преследую цель дать исторический очерк учений о прогрессе и регрессе в органическом мире.

Для общего представления о различных взглядах на данную проблему приведу краткий обзор, сделанный Б. Реншем в английском издании его книги «Новые проблемы эволюционного учения (надвидовая эволюция)» (1954), выпущенной в 1959 году под заглавием «Эволюция на уровне выше вида (Evolution above the species level)»<sup>1</sup>.

Первоначальное представление о различной высоте уровня организации животных имеет очень древнюю историю. Уже Анаксимандр (600—547 до н. э.) писал об эволюции из первичной слизи сначала рыбообразных существ, затем наземных животных и наконец человека. В дальнейшем и с большей точностью эти эволюционные идеи были развиты Аристотелем в последовательном ряде девяти им установленных подразделений мира животных. В современном естествознании Ж. Кювье был первым, указавшим на явления повышения уровня развития организмов в последовательной смене фауны в геологической истории. Одновременно Эразм Дарвин в своей «Зоономии» говорил о ступенчатом образовании мира животных, хотя и в несколько спекулятивной форме.

В 1809 г. Ж. Ламарк выступил со своей теорией видообразования и прогрессивной эволюции от «несовершенных» к более «совершенным» типам животных и к человеку, обоснованной на обширном материале из разных областей науки о природе. Он был первым биологом, который характеризовал «прогрессивное» развитие как нарастающее усложнение организации (и многообразие способностей). Он думал, что прогрессивная эволюция есть «постоянный закон природы». Этот закон он глубже не анализи-

---

<sup>1</sup> В ниже приведенном историческом обзоре ссылка на литературные источники дана по Б. Реншу (Rensch, 1959).

ровал и признавал его как особую автономную силу развития. Незадолго перед этим Гете в своих рассуждениях о принципах морфологии (Введение, 1807) также выдвигал идею прогрессивного усовершенствования. Он характеризовал прогресс в морфологии как возрастание многообразия и соподчинения частей организма, вместе с тем нарастание дифференцирования и централизации. Таким образом, уже тогда были известны оба важнейших момента совершенствования развития, которые были вновь выдвинуты более поздними авторами, такими как Мильн-Эдварс (1851) и И. Бронн (1853). Последний подчеркнул, кроме того, важность разделения труда, централизации, уменьшения числа отдельных частей и прогрессивного перемещения наружных органов и структур внутрь тела. История этих и сходных идей совершенствования полнее разобрана у В. Франца (Franz, 1920, 1924; Uschmann, 1939).

В IV главе «Происхождение видов» Ч. Дарвин (1859) также обсуждал проблему прогрессивной эволюции. Ссылаясь на утверждение К. фон Бэра, он считал возрастающие дифференцирование и разделение физиологического труда наиболее главными признаками совершенствования организации. В отношении позвоночных животных он подчеркивал роль повышения психической деятельности по мере растущего приближения в эволюционном развитии к человеку. Он не признавал каких-либо автономных сил и считал совершенствование организации следствием естественного отбора. Существование по нынешний день низших типов объясняется тем, что они избегают конкуренции с «высшими» формами (рыбы и млекопитающие). В главе 11 «Происхождения видов» Дарвин также указывает, что некоторые формы остаются «приспособленными к более примитивным условиям жизни». Э. Геккель также (1879, стр. 253—254) толкует филогенетический прогресс как разделение физиологического труда, уменьшение числа однородных частей и централизацию и выделяет в особую группу прогрессивные приспособления, которые не ведут к усовершенствованию развития.

Позже эти верные суждения много раз снова пересматривались и подвергались сомнению, в том числе и идея о естественном отборе как причине прогрессивного развития. К. Нэгели (Naegeli, 1884) при обсуждении проблемы видообразования выступил с идеей «стремления к совершенствованию», которое, по его мнению, основывается на «молекулярных силах».

А. Годри (Gaudry, 1886) старался доказать особое повышение разума и нервной деятельности в филогенетических рядах. Он писал: «Мне кажется, что божественная активность обнаруживается постоянным образом». С. Коржинский (1899) говорил о «тенденции к прогрессу», как «основном внутреннем свойстве, независимом от внешних условий».

В новейшее время В. Франц (Franz, 1920, 1924, 1935) и вдохновленный им Л. Плате (Plate, 1925, 1928) занимались этой

проблемой. Л. Плате рассматривал следующие пути прогрессивной эволюции: нарастающее разделение труда, увеличение размеров и числа элементов, возникновение новых элементов, общее совершенствование процесса онтогенеза, повышение плодовитости и более эффективные способы расселения. Тем не менее группы высокодифференцированных форм не всегда были богаты видами и более широко распространены, чем низшие (например, антропоидные обезьяны по сравнению с другими, более низшими). Л. Плате определил прогресс как биологическое усовершенствование, возникающее из гармонического увеличения числа, сложности и деятельности приспособлений (1928, стр. 757 и далее), — совершенствование, следовательно, идентично целесообразности (стр. 758). Это положение сводит, таким образом, усовершенствование к естественному отбору. Однако такая точка зрения не удовлетворяет, потому что каждое прогрессивное приспособление, каждая специализация — уже есть усовершенствование. Мы видим отсюда, что идентификация более высокого развития с усовершенствованием не приносит решения проблемы. Проблема не решается также и более разработанным определением В. Франца (Franz, 1935), который считал, что степень совершенства какого-либо типа организации (вида, рода, отряда и т. д.) тем выше, чем она больше приносит выгоды, чем больше его функции дают преимуществ в сохранении существования (стр. 36). Это происходит через увеличение, усиление и ускорение всех функций. Более высокая полезность ведет опять к пониманию происхождения совершенствования через естественный отбор.

А. Н. Северцов (1931, гл. VIII) выдвигал в противовес этому важнейшей особенностью «морфофизиологической прогрессивной эволюции или ароморфоза» приобретение новых качеств, которые «повышают энергию жизнедеятельности и выгодны для животных при многих различных вредных изменениях в среде, окружающей животных».

Несмотря на приведенные многие правильные утверждения, продолжают иметь место скептические рассуждения многих авторов. Так палеонтолог Э. Хенниг (Hennig, 1929, p. 27) считает, что прогрессивное развитие от простой клетки до позвоночных и до высших растений есть только одностороннее представление как явного прогресса, но не может быть оценено как процесс биологического совершенствования. Направление подъема несоразмерно сложнее, смысл которого и биологическое объяснение не могут быть показаны с уверенностью. Э. Дакке (Dacqué, 1935) не отрицает совершенствование, но считает его результатом действия автономных сил развития, а не естественного отбора. Бойрлен (Beurlen, 1937) видит «совершенство психики», «расширение окружающей среды» и «расширение автономных свойств», «укрепление автономности, организационного принципа», которые по его мнению, «руководят волей к собственному образованию».

В. Циммерман (Zimmermann, 1938) полагает также, что еще никто не показал, как объективным путем можно определить реальные различия между современными «высшими» и «низшими» существами.

Этот обзор скептических взглядов современных авторов мог бы быть еще продолжен.

Наиболее удовлетворяющую постановку вопроса о прогрессе мы находим (по словам Б. Ренша) в блестящей книге Дж. Хаксли (Huxley, *Evolution, The Modern Synthesis*, 1942). Хаксли не обсуждает высказанные до него мнения, а выдвигает следующие критерии типичной высшей организации: нарастающее усложнение, развитие доминантных типов, которые получают способность образовывать многие новые формы, обладающие большей независимостью от окружающей среды, а также общим повышением жизнедеятельности.

Позже Хаксли (1954) определил биологический прогресс как неограниченный тип совершенствования, т. е. как процесс, сопровождающийся дальнейшим усложнением организации. Сходным образом Г. Симпсон (Simpson, 1949) подчеркивал, что «прогрессивное развитие как расширение изменчивости и дальнейший прогресс и повышение приспособленности» являются главнейшими признаками эволюционного прогресса.

Хаксли не считает необходимым признавать существование неизвестных автономных сил эволюционного развития и утверждает, что естественный отбор был руководящим фактором в прогрессивном развитии (анагенезе). В дальнейшем признается необходимым исследовать, насколько широко названные факторы правильно использованы различными авторами для объяснения важнейшей проблемы прогрессивного развития.

Более детальное изучение принципов прогресса имеет значение потому, что, по мнению Б. Ренша, недостаточно рассмотрены два важных фактора: расширение освоения животными окружающих их условий существования и повышение пластичности строения и функции организмов.

В вышеприведенном прекрасном историческом очерке Б. Ренша о проблеме прогресса и регресса в эволюции воззрения А. Н. Северцова упоминаются лишь вскользь на основе немецкого издания 1931 года «Морфологические закономерности эволюции».

Книгу А. Н. Северцова «Главные направления эволюционного процесса» (1925, 1934), напечатанную на русском языке, и английский ее перевод «*Direction of evolution*» (1929) Б. Ренш не упоминает.

Моя задача состоит в том, чтобы разобрать, какой вклад в проблему прогресса и регресса в природе внес А. Н. Северцов (1925 и 1934) и какое значение имеют его теоретические взгляды на данную проблему в современной биологии.

Как было указано (см. «Предисловие редактора»), А. Н. Северцов начал обсуждение общих законов эволюции — прогресса,

регресса, схождения и расхождения признаков, монофилии и полифилии еще в 1914 г. в «Современных задачах, эволюционной теории» (гл. II). Предварительно в I главе при обсуждении исторических задач эволюционной теории им был выдвинут важный вопрос о большом значении индивидуальной приспособляемости. Северцов вместе с другими биологами называет приспособлением «всякое изменение строения и функции, полезное для поддержания и сохранения жизни данного индивидуума или вида». При анализе путей эволюции низших позвоночных А. Н. Северцов разобрал преобразования органов в течение эволюционного процесса, представляющие собой наследственные изменения органов, а также наследственные приспособления в их деятельности (рефлексы, инстинкты и т. д.). Вместе с тем он обратил внимание на другую группу приспособлений, названных им функциональными, когда данный орган изменяется приспособительно в течение индивидуальной жизни животного при длительном воздействии изменяющихся внешних условий на организм. Приобретение способности к функциональным приспособлениям делает организм более пластичным, благодаря этому он может адаптироваться и сохраняться в борьбе за существование при сравнительно быстром изменении условий.

Наконец, А. Н. Северцов здесь же указывает еще на значение индивидуальной приспособляемости в выживании наиболее приспособленных, которая осуществляется очень быстро и без изменения строения организма. Такая форма адаптации имеет особенно большое значение у позвоночных при высоком развитии деятельности нервной системы. У позвоночных встречаются сравнительно простые инстинкты, но зато у них прогрессивно развивается индивидуальная приспособляемость, т. е. «разумная деятельность».

Эта особенность дает им ту необыкновенную гибкость и пластичность в приспособлении к изменениям во внешней среде и именно она сделала главные группы позвоночных победителями в борьбе за существование на земле, в воде и в воздухе. Высшую степень подобной быстрой индивидуальной реакции на смену окружающих условий мы видим у человека.

Таким образом, А. Н. Северцов еще в 1914 г. придавал ведущее значение в процессе эволюции генотипической изменчивости, но в то же время он обращал внимание биологов на роль индивидуальной приспособляемости, то есть фенотипической изменчивости организмов как факторов выживания наиболее приспособленных организмов в процессе эволюции.

При обсуждении общих проблем эволюции А. Н. Северцов, в первую очередь, анализирует вопрос о соотношении между прогрессивной эволюцией, специализацией и регрессивной эволюцией. Он подчеркивает неправильность заключения, что эволюция бывает, главным образом, прогрессивная, т. е. что при эволюцион-

ных изменениях организмов преобладает процесс усложнения и дифференцировки, и потомки по своей организации всегда выше, сложнее и более дифференцированы, чем предки.

В настоящее время, пишет А. Н. Северцов, мы знаем, что эволюция может одинаково свободно идти в обоих направлениях, как в прогрессивном, так и в регрессивном. Между прогрессивными и регрессивными изменениями организации и переменами в условиях существования животных существуют определенные закономерные соотношения. Если изменения среды биологически важны, то организм к ним приспосабливается путем прогрессивных изменений тех органов, которые функционально связаны с изменяющимися условиями среды. Когда потребность в функции всего органа сохраняется, но несколько в измененном виде, то последний в целом развивается прогрессивно.

При значительных переменах в условиях существования некоторые части органа теряют свое биологическое значение и атрофируются, другие же, наоборот, развиваются прогрессивно. Происходит прогрессивная субституция органов, то есть взамен редуцирующихся, атрофирующихся органов развиваются другие, также сложные органы с аналогичными функциями. В этом случае процессы редукции и атрофии органов становятся полезными для организма, они избавляют его от ненужных органов, сохранение которых наряду с новыми приспособлениями мешало бы функциям последних.

Далее А. Н. Северцов разбирает явление специализации и указывает, что и в этом случае мы также не наблюдаем понижения уровня организации. При одностороннем развитии приспособлений к жизни в особых условиях происходит одностороннее прогрессивное развитие только тех органов, которые связаны с этими новыми особыми условиями существования. Другие особенности организации не редуцируются и сохраняются на прежнем уровне развития. При узкой специализации мы встречаемся с сочетанием очень древних черт организации с односторонним прогрессивным развитием отдельных приспособлений к новым условиям существования.

При изменении условий существования в сторону упрощения, когда сложность взаимоотношений организма со средой и их разнообразие уменьшаются, происходит понижение уровня организации. Одни органы атрофируются без замены их органами с аналогичной функцией; другие, потерявшие свое первоначальное биологическое значение, хотя частично атрофируются, но сохраняются, так как происходит процесс регрессивной субституции, т. е. замена сложной функции другой, более простой.

Резюмируя разбор соотношений прогресса, регресса и специализации в эволюции, А. Н. Северцов четко формулирует свой взгляд на эти процессы: «Явления регрессивной эволюции чрезвычайно распространены и происходят при каждом мало-мальски значительном эволюционном изменении организации. При этом про-

цессы частного и общего регресса никоим образом нельзя смешивать с явлениями вырождения, ибо во всех разобранных нами случаях эти процессы полезны для данной группы животных и повышают их приспособляемость к данным условиям существования: морфологический регресс является условием биологического прогресса»<sup>1</sup>.

Так, впервые Северцовым было осуществлено разграничение понятия прогресса в развитии живых существ на морфофизиологический прогресс в организации животных и биологический прогресс в жизни вида. В «Этюдах по теории эволюции», говоря о периодах индивидуальной жизни многоклеточных животных и их биологическом значении, А. Н. Северцов подчеркивал, что «вся жизнь особи со всеми ее изменениями есть лишь отдельная, и притом весьма кратковременная, стадия или фаза в жизни данного вида»<sup>2</sup>. В «Главных направлениях эволюционного процесса» дано обоснование разграничения общего понятия прогресса на морфофизиологический прогресс, т. е. усовершенствование организации животного по сравнению с состоянием организации родоначального предка, и биологический прогресс, как прогрессивного развития вида в целом «биологического расцвета вида» (Северцов, 1939, стр. 172).

Это разграничение понятий представляет центральный стержень, выделяющий мировоззрение А. Н. Северцова по этой проблеме из всех предыдущих и последующих высказываний других исследователей.

Как известно, существуют различные взгляды на выделение Северцовым биологического прогресса и на характеристику разных путей его проявления. Так, И. И. Шмальгаузен, анализируя значение внешних и внутренних факторов в определении направления эволюции (1939), поддерживает своего учителя А. Н. Северцова. Критикуя представление об ограниченности эволюционного процесса, Шмальгаузен определенно высказывается против принятия особых внутренних факторов, ограничивающих изменчивость и эволюцию филогенетических ветвей. Он пишет: «Наоборот, непрерывно возникающие все новые, в общем более совершенные формы, вытесняют все устаревшее, уже отжившее. Именно в этом устранении менее совершенных форм мы и видим условие возможности расцвета новых, более высоко стоящих форм. Только ценой уничтожения многочисленных ветвей, отстающих в своем развитии от все возрастающих требований среды, достигается возможность выдвижения более дифференцированных, более активных и более экономичных форм жизни»<sup>3</sup>.

Л. Ш. Давиташвили в «Очерках по истории учения об эволюционном прогрессе» (1956) считает выделение понятия «биологи-

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Собр. соч., т. III, 1948, стр. 246.

<sup>2</sup> Там же, стр. 74.

<sup>3</sup> И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, стр. 131.

ческий прогресс» излишним. По его мнению, биологический прогресс есть попросту процветание, преуспевание видов, а биологически регрессивная эволюция — не более как процесс вымирания. Л. Ш. Давиташвили указывает, что прогресс в развитии человеческого общества нельзя смешивать с прогрессом в историческом развитии органических форм, который он и предлагает называть биологическим прогрессом (стр. 89). В дальнейшем он пользуется термином Северцова «ароморфоз», как синонимом процесса прогрессивного эволюционного развития в живой природе (стр. 95).

К. М. Завадский дал интересный анализ понимания прогресса в органической природе в сборнике «Проблема развития в природе и обществе» (1958). Он считает, что исследование А. Н. Северцова послужило поворотным моментом в учении о прогрессе именно потому, что в нем впервые была предложена и основана новая система понятий, «во многом преодолевавшая те трудности, перед которыми был вынужден остановиться Дарвин»<sup>1</sup>. Разграничение прогресса на «морфофизиологический», «ароморфоз» и «биологический» было чрезвычайно важной операцией. Основные трудности, стоявшие перед Дарвином, заключались именно в том, что он не мог еще расчленить эти явления и смешивал их<sup>2</sup>.

К. М. Завадский не соглашается с призывом Л. Ш. Давиташвили отказаться от разграничения понятия прогресса, данного А. Н. Северцовым, и вернуться к той терминологической неопределенности, которая существовала во времена Дарвина, впервые поставившего всю проблему на научную почву. К. М. Завадский указывает, что подобное требование означает лишь отказ от всего сделанного наукой после Дарвина, т. е. шаг назад.

Как было сказано выше, и как я писал об этом (Матвеев, 1963), следует согласиться с К. М. Завадским, что установленное А. Н. Северцовым разграничение общего понятия прогресса на биологический, осуществляющийся разными путями, и морфофизиологический, выражающийся в повышении организации и функций организма, по сравнению с родоначальной формой, представляет крайне важный этап в учении о прогрессе в биологии. Именно дифференциация понятия дает возможность объяснить затруднения, которые до настоящего времени возникают при обсуждении проблемы прогресса и регресса в биологии.

Для обоснования сказанного надо вернуться к тем представлениям о прогрессе в эволюции, которые развивал Ч. Дарвин. В зарубежной литературе, посвященной проблеме прогресса в биологии, представления Ч. Дарвина, первого эволюциониста, стремившегося объяснить многообразие мира органических су-

---

<sup>1</sup> К. М. Завадский. К пониманию прогресса в органической природе. В сб.: «Проблема развития в природе и обществе». М., Изд-во АН СССР, 1958, стр. 94.

<sup>2</sup> Там же, стр. 97.

ществ с материалистических позиций, большинством авторов не анализируются. Не рассматривает воззрений Дарвина также и А. Н. Северцов. От своего отца Н. А. Северцова и своего учителя М. А. Мензбира он твердо принял эволюционные идеи Ч. Дарвина как собственное мировоззрение.

Еще в «Этюдах по теории эволюции» (1912) А. Н. Северцов сформулировал свое отношение к учению Дарвина и в последующих теоретических трудах неоднократно повторял то же самое. Он писал: «По моему мнению, единственный источник филогенетических изменений, происходящих в организмах, лежит в изменении окружающей среды: без принятия этого принципа, мы, как мне кажется, совершенно не в состоянии объяснить себе соответствия между организацией и средой, т. е. иными словами, приспособления. При этом я считаю, что косвенное влияние окружающей среды на животные организмы (дарвиновские факторы эволюции) при филогенетической эволюции имеет гораздо большее значение, чем результаты прямого воздействия среды и упражнение и неупражнение органов (факторы Бюффона и Ламарка)»<sup>1</sup>.

В книге «Главные направления эволюционного процесса» А. Н. Северцов главу о путях, которыми достигается биологический прогресс, начинает с утверждения, что филогенетическое развитие в целом представляет приспособительный процесс и что биологический прогресс определяется в итоге филогенетическим развитием отдельных приспособлений. Анализ проблемы адаптации он начинает с классификации приспособлений Л. Плате (1914) и снова не касается воззрений Дарвина.

Большинство авторов, говоря о взглядах Ч. Дарвина на прогресс, ссылаются на его указание, что вместе с К. М. Бэром он понимает под прогрессивным развитием более высокую степень дифференциации, связанную с разделением физиологического труда.

Более детальный разбор воззрений Ч. Дарвина дают советские авторы, обсуждающие их в связи с разноречивыми толкованиями понятия прогресса и регресса в эволюции (Шмидт, 1946; Давиташвили, 1948; Завадский, 1953, 1958).

Г. А. Шмидт приводит важную цитату из главы IV «Происхождения видов», где Дарвин рассматривает проблему усовершенствования организации, исходя из теории естественного отбора.

«Естественный отбор действует исключительно путем сохранения и накопления изменений, благоприятных при тех органических и неорганических условиях, которым каждое существо подвергается во все периоды жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более совершенным по отношению к окружающим его

---

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. М., Изд-во АН СССР, 1945.

условиям. Это усовершенствование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части существ во всем мире»<sup>1</sup>.

При этом надо вспомнить, что Дарвин резко возражал против утверждения Ж. Ламарка, что «теперешнее состояние животных есть, с одной стороны, результат нарастающей сложности организации, стремящейся к правильной градации, а с другой — след влияния весьма многочисленных и крайне разнообразных внешних обстоятельств, постоянно стремящихся нарушить правильный ход градаций в развитии организации»<sup>2</sup>. В письме к Гуккеру Ч. Дарвин писал: «Да сохранит меня небо от глупого ламарковского стремления к прогрессу»<sup>3</sup>. Он подчеркивает: «Естественный отбор или переживание наиболее приспособленного не предполагает необходимость прогрессивного развития — он только подхватывает изменения, благоприятные для обладающего его существа в сложных условиях его жизни»<sup>4</sup>.

Далее Г. А. Шмидт приводит важное высказывание Ч. Дарвина о значении регрессивных изменений. «Имея в виду стремление всех органических существ захватывать каждое свободное или плохо занятое место в экономии природы, мы легко поймем, что естественный отбор может приспособить организм к таким положениям, где некоторые органы оказались бы излишними или бесполезными, и в таких случаях его действие обнаруживается регрессивным движением на низшие ступени организации»<sup>5</sup>.

Повторяю еще раз, что именно эту мысль развил А. Н. Северцов в 1914 г., когда он говорил о явлении прогрессивной субституции органов.

Как указывают упомянутые авторы, Ч. Дарвин ясно сознавал трудность определения высокой и низкой организации.

«Знаю, — писал Дарвин, — что едва ли возможно определить ясно, что разумеется под более высокой или более низкой организацией. Это область очень запутанного вопроса, так как натуралисты до сих пор не предложили удовлетворяющего всех определения того, что следует разуметь под этим понятием»<sup>6</sup>.

Как мне кажется, хороший ответ на этот вопрос дал Р. Гессе в своей книге «Тело животного как самостоятельный организм» (1903).

Он указывал, что все ныне существующие животные, от простейшего одноклеточного организма до человека, могут существовать одновременно потому, что каждый из них приспособлен

---

<sup>1</sup> Ч. Дарвин. Происхождение видов, т. III. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 359.

<sup>2</sup> Ж. Ламарк. Философия зоологии, т. I. М., Биомедгиз, 1935, стр. 176.

<sup>3</sup> Ч. Дарвин. Происхождение видов, т. III. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 361.

<sup>4</sup> Там же.

<sup>5</sup> Там же, стр. 360.

<sup>6</sup> Там же, стр. 629.

к окружающим его условиям жизни, так как все неприспособленные гибнут под воздействием естественного отбора. Таким образом, с физиологической точки зрения, все одновременно живущие существа одинаково совершенны по отношению к свойственным им условиям жизни. Л. Ш. Давиташвили вспоминает высказывание по этому поводу профессора Московского университета Н. Ф. Рулье в статье, написанной в 1847 г. и посвященной ржаному червю, поедавшему озимь. Н. Ф. Рулье писал: «Главные деятели в природе — низшие, несовершеннейшие формы тех, которые именно по своей малосложности и быстрому происхождению (размножению. — Л. Д.) могут являться там, где нет нужных условий для более совершенного существа» (цитирую по Давиташвили, 1956).

Однако с морфологической точки зрения, т. е. по степени сложности организации и дифференциации функций организма, как указывает Р. Гессе, необходимо учитывать громадное разнообразие в мире животных, требующее распределения животных в ряды форм от низших к высшим.

Как кратко отмечает А. Н. Северцов в главе III «Пути, которыми достигается биологический прогресс» (стр. 62), естественный отбор, т. е. истребление недостаточно приспособленных особей, очень суров у низших форм и менее интенсивен у представителей высших классов позвоночных. У рыб процент гибели молоди очень велик, выживает 0,04%—0,015% народившихся особей, у амфибий процент выживания меньше единицы, у рептилий больше чем у амфибий, но меньше чем у птиц и млекопитающих, (у птиц — около 10%, а у млекопитающих 30—50%). Таким образом, и с биологической точки зрения для жизни вида в целом, более высокая степень организации животного дает преимущества в выживании наиболее приспособленных в борьбе за жизнь. Первым признаком биологического прогресса А. Н. Северцов выдвигает численное увеличение особей данной систематической группы.

Очень интересный анализ путей исторического развития различных групп мира животных дал в 1955 г. А. Мюллер (Arno H. Müller. Der Grossablauf des Stammesgeschichtliche Entwicklung, 1955).

По мнению этого автора, направление развития может быть в истории земли однофазным и многофазным. Встречаются три типа филогенетического развития животного мира: регрессивный — характерен для древних низших типов мира животных, когда в прошлой истории количество составляющих их родов было многообразным, а затем постепенно уменьшалось (однофазно или многофазно). Филогенетическое развитие таких групп животных нередко кончалось полным вымиранием. Противоположный тип — прогрессивный, когда группа впервые возникла в прошлые геологические эпохи и с течением исторического развития постепенно становилась многочисленней по количеству со-

ставляющих ее родов и более многообразной. Возможен и промежуточный тип, когда биологический прогресс в геологической летописи протекал отдельным расширением и сужением соответственно изменению количества видов, как это изображено на схеме А. Мюллера (рис. 1). Привожу также его схему исторического развития позвоночных животных (рис. 2), насчитывающих, по его исчислению, 5105 родов (1443 рода рыб, 237 амфибий, 1045 рептилий, 300 птиц, 2080 млекопитающих). Начиная с Готтланда происходит постепенное расширение ствола их исторического развития, идущего небольшими уступами. На прилагаемом

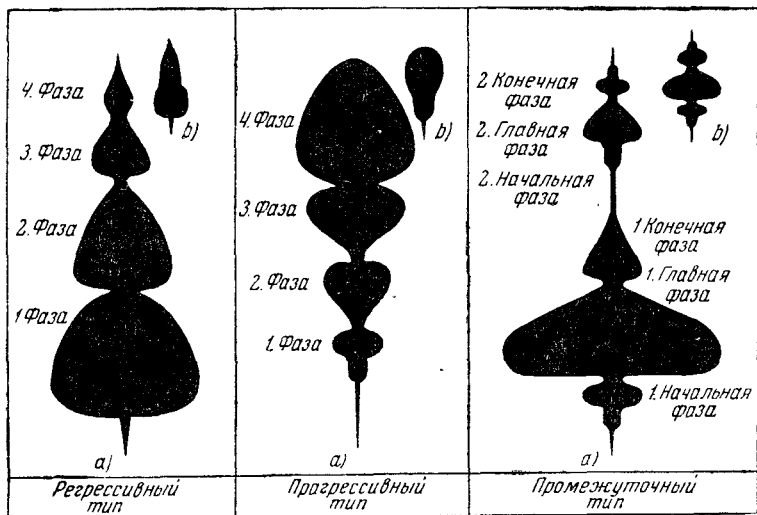


Рис. 1. Схематичное изображение трех главных типов, по которым протекает филогенетическое развитие животных:  
а) многофазное, б) однофазное (по А. Müller, 1955)

при схеме масштабе, можно видеть количественное выражение родов, отражающее многообразие позвоночных в различные геологические периоды. Еще более яркое выражение биологического прогресса имеет, по А. Мюллеру, схема развития млекопитающих, проявляющих основное увеличение своего многообразия в третичный период кайнозойской эры.

Совершенно другой тип имело историческое развитие амфибий (рис. 3). Начиная с девона на этой схеме можно видеть мощное расширение их ствола, отражающее рост многообразия; в карбоне оно уменьшается до тонкого перешейка и снова дает маленькое расширение в перми, быстро затухающее. Далее, в юрский и меловой и в начале третичного периода сохраняется лишь узенькая полоска, которая в половине третичного периода опять дает новый этап биологического прогресса современных земноводных за счет многообразия родов бесхвостых амфибий. Чрезвычайно,

сложна в таком же выражении у А. Г. Мюллера история филогенетического развития рептилий, там имеет место многофазный тип филогенетического развития с пятью фазами биологического прогресса и пятью фазами угасания. Интересный анализ структуры систематических групп позвоночных животных с позиций биологического прогресса дал недавно В. Г. Гептнер (1965). Он также применил подсчет родов и видов, составляющих по новейшим сводкам отряды, семейства и подсемейства некоторых клас-

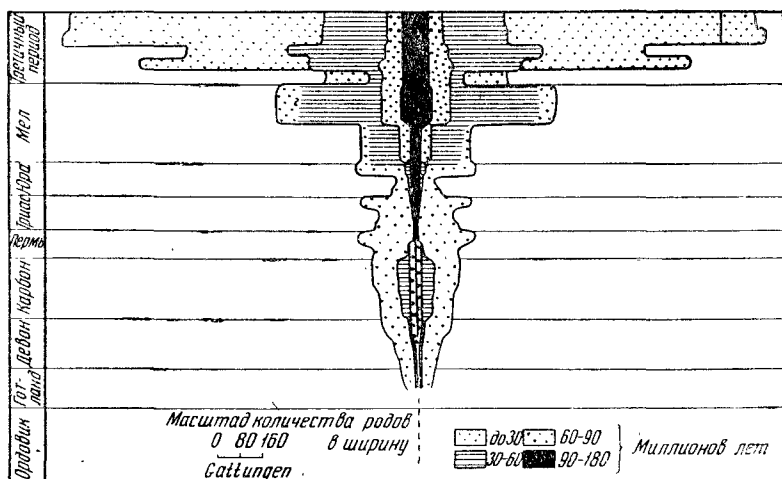


Рис. 2. Полусхематичное изображение примерного распределения по количеству видов и по времени 5105 родов позвоночных, принимая во внимание их предположительную продолжительность жизни. Общее число родов позвоночных разделяется следующим образом: 1443 — рыб, 237 — амфибий, 1045 — рептилий, 300 — птиц, 2080 — млекопитающих (по А. Müller, 1955)

сов позвоночных, а именно амфибий, рептилий, млекопитающих. Подтверждая Ч. Дарвина и А. Н. Северцова, Гептнер считает группы, богатые видами, биологически процветающими. При подсчете количества родов и видов, образующих более крупные систематические группы, им отмечена интересная закономерность. У большинства семейств, а также отрядов и других подразделений наблюдается асимметричное строение диаграмм, показывающих расположение числа составляющих их родов и видов. Такое асимметричное расположение количества видов характерно для большинства классов и типов мира животных. Совершенно правильно В. Г. Гептнер отмечает, что асимметрия свидетельствует о наличии в группе кладогенеза, т. е. дивергентной эволюции как показателя биологического прогресса, а господствующие роды, имеющие наибольшее число мелких систематических подразделений, указывают главное направление прогрессивного развития

данного класса или типа. Симметричное распределение количества родов и видов, показанное на диаграммах, свойственно архайческим, реликтовым, угасающим группам, а также специализированным.

А. Н. Северцов указывает в предисловии ко второму изданию данной книги, что в первом издании (1925) было установлено три главных направления эволюции: ароморфоз, адаптация и общая дегенерация, причем более подробно было разобрано направление ароморфоза. При дальнейшей разработке этой проблемы в «Морфологических закономерностях эволюции» (1931, 1939) и во втором издании «Главных направлений» было выделено еще четвертое направление — эмбриональных изменений или ценогенезов. Особое внимание было обращено на идиоадаптивный путь биологически прогрессивной эволюции, а также на эволюцию, идущую путем ценогенеза и общей дегенерации.

При дальнейшей разработке этой проблемы выяснилось, что установленные четыре направления биологического прогресса не равноценны и главными из них по существу остаются два пути эволюционного развития: ароморфоз и идиоадаптации.

Ароморфозы представляют такие адаптации к новым условиям существования, которые качественно повышают уровень приспособляемости вида на новую высшую ступень и открывают возможности расширения его приспособленности к разнообразным условиям жизнедеятельности.

Идиоадаптации имеют характер частных приспособлений количественного порядка к отдельным сторонам многообразных условий существования, за счет усиления или ослабления интенсивности деятельности отдельных органов, при сохранении общего уровня организации на той же качественной высоте.

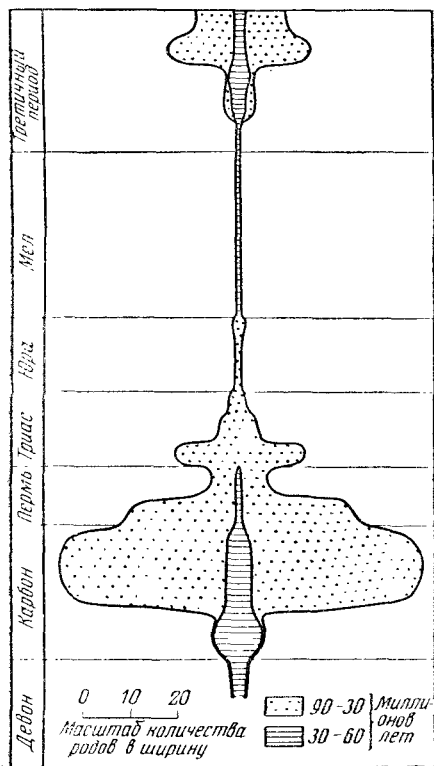


Рис. 3. Полусхематичное изображение примерного распределения по количеству видов и по времени 237 родов амфибий, принимая во внимание их предположительную продолжительность жизни. В основу положены данные А. Ромера (по А. Müller, 1955)

Регрессивное развитие, как это было отмечено А. Н. Северцовым еще в 1914 г., постоянно сопутствует всякому прогрессивному изменению в виде прогрессивной субституции органов или регрессивной субституции. Что касается явления общей дегенерации организации при приспособлении к сидячему образу жизни и паразитизму, то подобные направления эволюции являются боковыми ветвями исторического развития основных стволов мира животных.

Направление эмбриональных изменений — не самостоятельный путь эволюции. Согласно воззрению самого А. Н. Северцова, сформулированному им в теории филэмбриогенезов, эволюция совершается путем изменения хода онтогенеза. Эволюция каждой систематической группы животных по существу представляет эволюцию цепи поколений ее онтогенезов, а не только преобразования признаков взрослых форм. В эволюции онтогении мы встречаемся как с возникновением качественно новых адаптивных изменений типа ароморфозов, так и с появлением отдельных частных приспособлений типа идиоадаптации, нередко носящих характер даже более узкой специализации. При этом, как это мною было отмечено при изучении приспособления личинок рыб к пелагическому образу жизни (Матвеев, 1937, 1940), узкая специализация у личиночных форм не закрывает им возможности при дальнейшем развитии приобретать новые приспособления совершенно другого характера. Примером могут служить личинки и мальки морского черта (*Lophius piscatorius*), превращающиеся из пелагической формы, в виде парашюта, в донного малька плоской формы с присоской на брюхе (Северцов, 1927).

Таким образом по существу основными путями прогрессивного развития в мире животных, а по данным А. И. Толмачева (1951) и в филогении растений, остаются два главных направления прогрессивного развития в биологии: ароморфозы и идиоадаптации. Остальные адаптивные изменения, возникающие в процессах биологического прогресса и регресса, являются лишь частными преобразованиями этих двух<sup>1</sup>.

Интересно отметить, что ту же мысль (как это указывает Давиташвили, 1956) о существовании в животном мире «форм, не стоящих ни выше, ни ниже своих родичей», т. е. представление, близкое понятию идиоадаптации, высказывал еще в 1876 г.

---

<sup>1</sup> В. И. Стрелковский при анализе воззрений Ч. Дарвина, Ф. Мюллера, Э. Геккеля о биогенетическом законе (1964) дает интересную справку о воззрениях Э. Геккеля на прогресс в филогенезе. В «Естественной истории миротворения» (1868, 1908) Э. Геккель при разборе роли палеонтологии в «методе тройного параллелизма» восстановления исторического развития выделяет два закона: закон обособления или дивергенции, который приводит к многообразию форм при сохранении первоначальной ступени развития, и закон прогресса, ведущий к совершенствованию организации. Таким образом, предтечей учения А. Н. Северцова о путях прогресса и регресса мы должны считать не только И. И. Мечникова, но и Э. Геккеля. А. Н. Северцов пришел к этим выводам вполне самостоятельно на основании своих филогенетических исследований.

И. И. Мечников, говоря об эволюционных процессах «консервативного» характера, в «Очерке вопроса о происхождении видов» (1876, 1950), «Прогресс составляет только частный случай, так же как и регресс: кроме них существуют случаи, где нет ни того, ни другого, где развитие совершается, так сказать, в одной плоскости без повышения или понижения уровня и совершенства. Эти-то случаи, соответствующие «консервативным видам», составляют, как мы видели, очень большую долю»<sup>1</sup>. Однако А. Н. Северцов этих высказываний И. И. Мечникова не знал и развил свое положение самостоятельно. Такое понимание главных направлений эволюционного развития принималось многими авторами: И. М. Поляков (1936), Б. С. Матвеев (1933, 1963), Г. А. Шмидт (1946), К. М. Завадский (1953, 1959), А. И. Толмачев (1951), Н. А. Ливанов (1955).

При характеристике морфофизиологического прогресса или ароморфоза в «Морфологических закономерностях эволюции» (1939) А. Н. Северцов дал важное определение этих изменений. Он писал: «Напомним читателю о том, что все физиологические изменения, с которыми мы будем иметь дело в этом и в следующих отделах настоящей главы, являются прежде всего приспособлениями, то есть такими изменениями эволюирующей формы, которые имеют известное биологическое значение, иными словами, которые ей так или иначе полезны. Мы займемся при этом не теми мелкими изменениями структуры, которые генетики обозначают, как наследственные вариации или мутации, но теми крупными изменениями в строении и функции органов, которые имеют биологическое значение для вида. Эти изменения образуются, главным образом, путем постепенного суммирования упомянутых выше элементарных вариаций»<sup>2</sup>.

И. И. Шмальгаузен, анализируя воззрения А. Н. Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, в пятой главе своей книги «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) стремился развить дальше учение об адаптациоморфозе и его формах, как смену приспособлений, преобразованных применительно к изменениям внешней среды. Он установил шесть или даже семь форм адаптациоморфоза: алломорфозы (замена одних приспособлений другими), телеморфозы (специализация), гиперморфоз (переразвитие, инадаптивное изменение), катоморфоз (деспециализация, т. е. утеря приспособлений), гипоморфоз (недоразвитие при неотениях), ароморфоз (поднятие организации на высшую ступень и повышение жизнедеятельности), эпиморфоз (высшее развитие головного мозга, прямохождение, приобретение речи у человека).

При такой дробной классификации форм адаптациоморфоза,

<sup>1</sup> И. И. Мечников. Очерк вопроса о происхождении видов. М., Изд-во МГУ, 1950, стр. 211.

<sup>2</sup> А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 273.

как мне кажется, теряется основной стержень теоретических воззрений Северцова о наличии в историческом развитии органического мира последовательных смен периодов ароморфозов периодами идиоадаптаций.

А. Н. Северцов показал на примере исторического развития крупных систематических категорий (классов и подклассов типа хордовых животных), что все развитие есть последовательное чередование крупных узловых моментов — ароморфозов, как скачков в эволюции, с широкой адаптивной радиацией каждой систематической группы по пути идиоадаптации, как частных приспособлений к изменениям в условиях существования при сохранении того же уровня организации. Именно такой порядок эволюционного процесса изображен им графически на схеме в главе четвертой «Направление эволюции в отдельных типах животного мира» его книги. Сам А. Н. Северцов придавал большое значение этим переходам идиоадаптивной эволюции данной группы на путь ароморфоза, а затем вновь смене последнего периодами идиоадаптаций.

На своей схеме А. Н. Северцов показывает и третий тип эволюции — регрессивный, или достижение биологического прогресса путем общей дегенерации организации в случае приспособления к сидячему образу жизни или паразитизму. Подобное направление эволюционного развития он изобразил в противоположность подъему организации при ароморфозе понижением плоскости.

Несмотря на широкое распространение в животном мире приспособлений к сидячему образу жизни и, особенно приспособлений к паразитизму, все же мы имеем право высказать суждение, что данный путь эволюции, хотя и приводит к биологическому прогрессу, т. е. к широкому распространению этих форм, но в истории развития мира животных они являются боковыми ветвями.

При рассмотрении значения воззрений А. Н. Северцова на проблему прогресса и регресса в современной биологии мне особенно хочется подчеркнуть значение смены двух главных направлений эволюции: ароморфозов и идиоадаптаций. По моему мнению, значение этих последовательных смен недостаточно выделено предшествующими авторами. А. Н. Северцов подчеркивает в своей книге, что «вся организация животных во всякий данный период эволюции является адаптивной ... между двумя ароморфозами может пройти весьма значительный промежуток времени, так что процесс прогрессивной эволюции идет в большинстве случаев как бы уступами, причем периоды подъема организации чередуются с периодами, когда морфологической прогрессивной эволюции не происходит вовсе»<sup>1</sup>.

Однако это «вовсе не означает остановки эволюционного процесса вообще», указывает А. Н. Северцов. «Периоды аромор-

---

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 91—92.

фоза представляют собой как бы узловые точки эволюционного процесса, после которого начинается процесс усиленной адаптивной радиации и данная прогрессивная систематическая группа распадается на большое число дочерних групп адаптивного характера. Таким образом, обычно вслед за периодом ароморфозов следует период дивергентной идиоадаптации»<sup>1</sup>.

Далее А. Н. Северцов дает очень важное примечание: «Палеонтологи обыкновенно с некоторым удивлением подчеркивают доживание очень древних форм до настоящего времени (лигула, гаттерия, утконос, ехидна и т. д.) и объясняют это выживание тем, что среда, в которой жили данные формы, не менялась. Я подчеркиваю, — пишет далее А. Н. Северцов, — что такое выживание — не исключение, а правило для очень больших групп, которое объясняется не неизменностью условий существования, а тем, что эволюция данных больших групп шла не путем ароморфоза, — а по пути идиоадаптации. Таким путем дожили до настоящего времени все не вымершие, так называемые, низшие группы животных — от одноклеточных до млекопитающих»<sup>2</sup>.

Вместе с тем, я считаю необходимым еще отметить важную оговорку, сделанную А. Н. Северцовым при изложении учения об ароморфозах в сноске-примечании на стр. 81. Обычно указывается, что учение об ароморфозах применимо только к крупным систематическим категориям, типам, классам животных и не применимо к более мелким систематическим группам. Действительно, в своей книге А. Н. Северцов оперирует с крупными систематическими категориями: типами мира животных и классами в пределах хордовых животных. Но в вышеуказанной сноске, которой А. Н. Северцов кончает свой разбор морфофизиологического прогресса или ароморфоза, он пишет: «Отмечаем, что мы в предыдущем перечислили очень крупные изменения организации, которые

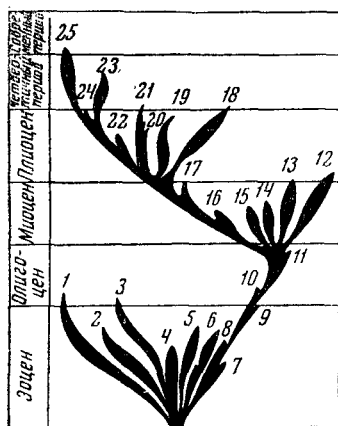


Рис. 4. Родословное дерево предков семейства лошадиных:

1 — Palaeotherium, 2 — Anchilophus, 3 — Plagiolophus, 4 — Propalaeotherium, 5 — Lophiotherium, 6 — Pachynolophus, 7 — Eohippus, 8 — Orohippus, 9 — Ephippus, 10 — Mesohippus, 11 — Miohippus, 12 — Anchitherium, 13 — Nyrohippus, 14 — Archaeohippus, 15 — Kalobahippus, 16 — Parahippus, 17 — Meryhippus, 18 — Hipparion, 19 — Protohippus, 20 — Neohipparion, 21 — Neohippus, 22 — Pliohippus, 23 — Hippidium, 24 — Plesippus, 25 — Equus (по А. А. Борисяку, 1951)

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 92.

<sup>2</sup> Там же, стр. 127.

ми отличаются друг от друга большие группы животных: задачей эволюционной морфологии является распространить это исследование и на отличия (главным образом физиолого-морфологические) и 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 задачи»<sup>1</sup>. Это примечание приводится также и во всех изданиях книги «Морфологические закономерности эволюции» (1931, 1939, 1955), что показывает большое значение, придаваемое ему Северцовым. Хорошей иллюстрацией этого положения Северцова может служить родословное древо исторического развития в кайнозойскую эру семейства лошадей (Equidae) в изображении его акад. А. А. Борисяком (1951) (рис. 4). Как известно, серия ископаемых остатков предков лошадиного рода, вместе с данными сравнительной анатомии современных непарнокопытных и реконструкций ряда стадий эмбрионального развития конечностей лошади, представляют классический пример косвенных доказательств справедливости учения Дарвина и достоверности метода тройного параллелизма Э. Геккеля в «Филогенетических исследованиях». При восстановлении исторического развития родов семейства Equidae А. А. Борисяк располагает их тремя веерами адаптивной радиации, отражающими их эволюцию уступами, узловыми точками эволюционного процесса с резким скачком вверх лишь одной из ветвей в букете адаптивной радиации, в то время как другие имели кратковременное существование. Одна из ветвей выделилась в эоцене, развивалась далее в олигоцене, а в миоцене дала новую вспышку адаптивной радиации пятью ветвями. Из этих пяти ветвей снова только одна перешла в плиоцен и дала новую вспышку адаптивной радиации, перешедшую в четвертичный период, когда уже выделился род лошадей Equus.

Отсюда вытекает важнейший вывод, что в учении о чередовании ароморфозов и идиоадаптаций А. Н. Северцов показал ступенчатость эволюционного развития, обусловленную не автогенетическим стремлением к совершенствованию, а различными формами взаимоотношений животных с условиями существования. Именно так объясняет он причины смен направлений эволюционного процесса.

Если это так, то мы имеем право сделать и еще другой важный вывод о направлениях эволюционного развития.

Как известно, Ч. Дарвин свою теорию происхождения видов путем естественного отбора изобразил в виде схемы расхождения признаков (глава IV) и на последней странице главы о естественном отборе дал красивую аллегорию развития жизни на земле в виде родословного древа. Эту аллегорию он заканчивает следующими словами: «Как почки в силу роста дают начало новым

---

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1935, стр. 86.

почкам, а эти, если только сильны, превращаются в побеги, которые, разветвляясь, покрывают и заглушают многие зачахнувшие ветви, так, полагаю, было в силу воспроизведения и с великим древом жизни, наполнившим своими мертвыми опавшими сучьями кору Земли и покрывающим ее поверхность вечно расходящимися прекрасными ветвями»<sup>1</sup>.

Схема расхождения признаков Дарвина графически выражена не линейной дивергенцией, а серией хвощеобразных мутовок в каждом из 14 ярусов, отделенными горизонтальными линиями, из которых каждая представляет одну тысячу поколений. Только одна из веточек этих мутовок переходит в следующий ярус. Иными словами, схема расхождения признаков при видообразовании построена Ч. Дарвином (без объяснения причин) также ступенчато со сменой качественно новых изменений, после которой протекает процесс адаптивной радиации. Интересный анализ представлений о путях эволюции позвоночных дает В. Гросс (Gross, 1964). В противовес представлениям сторонников полифилии, изображающим схему филогенетического развития в виде куста (рис. 5), расчлененного в своих ветвлениях на последовательные ступени — стадии или грады, — он дает графическое выражение тех же филогенетических взаимоотношений современных и ископаемых видов в виде схемы ракеты, где различные ступени отражают

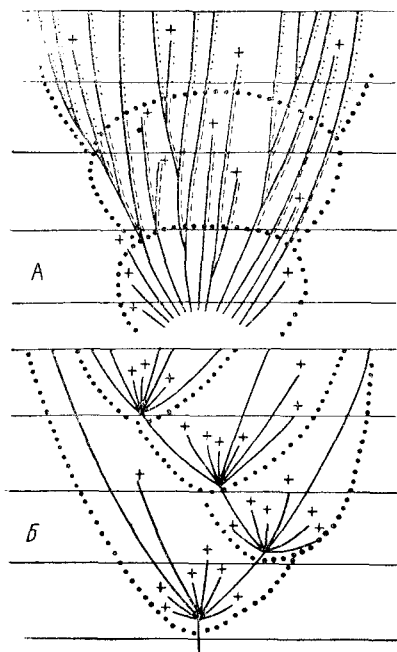


Рис. 5. Схемы родословных взаимоотношений монофилии и полифилии:

А. Схема Вейденрейха, представляющая полифилетическое возникновение стадий или град и параллельного развития признаков.

Б. Ракетная схема Гросса последовательных радиаций отдельными ступенями, построенная по принципу монофилии, где представлены некоторые современные ветви в их взаимоотношении с вымершими ветвями (отмечены крестами)

по существу чередование адаптивной радиации по типу идиоадаптации со скачками на новые более совершенные ступени организации, соответствующие морфофизиологическим изменениям типа ароморфозов. К сожалению, В. Гросс не делает сопоставления своих воззрений с идеями А. Н. Северцова, хотя «Direction of evolution» были напечатаны в шведском журнале «Acta Zoologica»

<sup>1</sup> Ч. Д а р в и н. Происхождение видов. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 392.

в 1929 г. Свое родословное древо в виде ракетных вспышек В. Гросс иллюстрирует многочисленными примерами из филогении различных групп позвоночных (*Actinopterygii*, *Crossopterygii*, *Amphibia*, *Reptilia*, *Mammalia*), наложенными на хронологическую лестницу геологических периодов.

Исходя из сказанного, мы в праве сделать вывод, что представления А. Н. Северцова о смене периодов ароморфозов и идиоадаптаций впервые в истории биологии дали материалистическое объяснение причин построения Ч. Дарвином схемы дивергентной эволюции при видообразовании в виде разветвлений, имеющих вид хвощеобразных мутовок, расположенных последовательными ступенями в историческом развитии. Однако, как я указывал выше, Северцов не упоминает воззрений Дарвина о биологическом прогрессе и его представлений о путях эволюционного развития. Он построил свою теорию путей биологического прогресса и регресса на основании собственных филогенетических исследований эволюционного развития различных классов позвоночных животных и низших групп типа хордовых. В своих исследованиях Северцов исходил из учения Дарвина, считая его наиболее правильно объясняющим законы развития органического мира, и стремился, как указано в предисловии редактора, всемерно развивать это учение.

Важным моментом в учении А. Н. Северцова о прогрессе в эволюции, кроме разграничения общего понятия «прогрессивное развитие» на морфофизиологический и биологический прогресс, по моему мнению, является его примечание (на стр. 81), что он разобрал изменения организации, которыми отличаются крупные систематические группы животных, а задача эволюционной морфологии заключается в распространении подобных исследований на отличия мелких систематических групп (роды, виды и т. д.). Это замечание затрагивает очень важный вопрос: имеются ли общие законы в приспособительной эволюции для возникновения особенностей организации мелких и крупных систематических групп или же здесь действуют разные законы.

Как известно, на этот вопрос даются разноречивые ответы. Для характеристики этих процессов введены разные понятия «микроэволюция», «макроэволюция», «мегаэволюция» (Дж. Симпсон, 1944, 1948).

Северцов категорически возражает в своих работах против признания особых, нематериальных сил при возникновении в историческом развитии крупных систематических групп, типов и классов животных. Он разбирает их происхождение исходя из взаимоотношения ароморфозов и идиоадаптаций. Нередко приходится слышать, что данные термины применимы лишь к анализу типов и классов, как это делал А. Н. Северцов, и не пригодны для изучения процессов видообразования, то есть возникновения видовых и родовых признаков.

Другие полагают, что, если приложить понятия ароморфоз и

идиоадаптация к процессам возникновения адаптивных особенностей на уровне мелких систематических групп, то тем самым уничтожится смысл такого разграничения, установленного А. Н. Северцовым. А ведь сам Северцов этому разграничению путей адаптивной эволюции придавал большое значение.

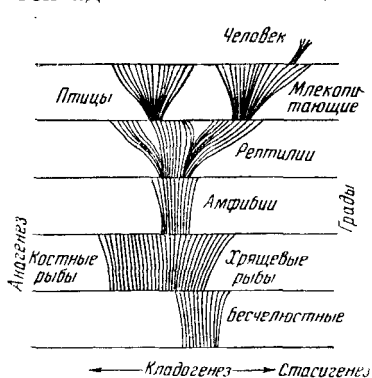


Рис. 6. Схематичное изображение соотношения анагенеза и кладогенеза в эволюционном развитии позвоночных по Дж. Хаксли (из Атласа эволюции De Beer, 1964)

Разберем этот вопрос на конкретном примере, приведенном Северцовым при анализе чередования процессов ароморфоза и идиоадаптаций при эволюции классов позвоночных. Происхождение млекопитающих от рептилиеобразных предков связано с формированием целого комплекса ароморфических изменений организации, которые подняли уровень их жизнедеятельности на высшую ступень по сравнению с уровнем организации класса рептилий. Дальнейшая эволюция млекопитающих характеризуется мощной адаптивной радиацией на многочисленные отряды (рис. 6). Среди них в дальнейшем путем нового ароморфоза в отряд приматов выделилась отдельная ветвь, давшая начало человечеству (эпиморфоз по И. И. Шмальгаузену). Можно ли назвать путь адап-

тивной радиации отрядов млекопитающих процессом идиоадаптации, то есть приспособительной эволюции на одном и том же уровне организации? При сопоставлении с другими классами позвоночных следует дать положительный ответ. Но при сравнении разных отрядов друг с другом мы видим среди них в свою очередь разные уровни организации, которые показывают, что эти отряды достигли биологического прогресса различными путями. Так, например, грызуны остались на низкой ступени дифференциации высшей нервной деятельности, но биологически прогрессировали за счет приспособления к растительной пище и повышения плодовитости, обеспечивших им высокую численность. Другим путем был получен биологический прогресс в отряде хищных, приспособившихся к питанию мясной пищей. Насекомоядные сохранили древнейший способ питания насекомыми и другой животной пищей и вместе с тем самую низкую ступень дифференциации головного мозга. Отряды копытных млекопитающих перешли к растительной пище совершенно самостоятельными путями.

Таким образом, при сопоставлении уровней морфофизиологической дифференциации организации разных отрядов млекопитающих мы видим, что они весьма различны. Одни отряды стоят на высоком уровне морфофизиологической организации, другие —

на более низком. Это дает право говорить о самостоятельных ароморфозах в пределах отрядов внутри класса млекопитающих. Особенно ярко видна неравноценность уровня организации у отрядов современных и ископаемых древних классов позвоночных. При обсуждении причин изменения путей эволюционного процесса (гл. V) А. Н. Северцов выделил три фактора, играющих, по его мнению, ведущее значение, первый — характер организации, т. е. уровень строения и функций органов животного, второй — перемены во внешней среде, третий — соотношение между характером и интенсивностью изменения среды и строением изменяющегося животного. Эти факторы одинаково приложимы как при сравнении друг с другом типов или классов животных, так и мелких систематических групп — семейств, родов, видов. В процессе видообразования адаптивные особенности могут носить частный характер, не затрагивая ведущих качественных особенностей вида, рода, семейств и т. д., но может возникать новое качественное изменение строения и функций органов животного, повышающее уровень его жизнедеятельности на высшую ступень. В первом случае мы вправе называть эти частные изменения идиоадаптациями, во втором — ароморфозами.

Следовательно, мы имеем полное основание говорить о видо-  
вых ароморфозах и идиоадаптациях при сравнении друг с дру-  
гом уровней организации видов одного рода, о родовых  
ароморфозах и идиоадаптациях при сопоставлении уровней жиз-  
недеятельности разных родов одного семейства и, наконец, об  
ароморфозах среди семейств каждого отряда. Ч. Дарвин  
назвал свою теорию эволюции происхождением видов и, как было  
указано выше, в схеме дивергенции видов в виде хвоща с мутов-  
ками он отразил эти два основных направления приспособитель-  
ной эволюции: адаптивную радиацию на одном и том же уровне  
организации и новообразование вида, как новую ступень в про-  
цессе развития органического мира. В учении о чередовании про-  
цессов ароморфозов и идиоадаптаций А. Н. Северцов впервые дал  
биологическое объяснение принципа построения схемы расхожде-  
ния признаков Дарвина в виде последовательных этапов — адап-  
тивной радиации внутри вида, сменяемой качественными скачка-  
ми и подъемом организации при прогрессивных морфофизиологи-  
ческих изменениях по пути ароморфоза. Процесс изменчивости  
в историческом развитии непрерывен, но процесс видообразова-  
ния происходит ступенчато, скачкообразно. Также качественными  
особенностями отличаются друг от друга и высшие систематиче-  
ские категории. Дж. Симпсон (1944, 1948) при анализе темпов и  
форм эволюции на основании палеонтологических данных указы-  
вал: «Факты говорят о том, что многие, даже большинство видов  
и родов появляются внезапно, обнаруживая резкие и многочислен-  
ные отличия от всех более ранних групп»<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Дж. Симпсон. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1948, стр. 157.

Исходя из выдвинутых Северцовым трех факторов, изменяющих направление эволюционного процесса, можно видеть, что один и тот же новый орган, возникший у разных животных, может носить различный характер в зависимости от соотношения животного со средой. Так, например, легкое у двоякодышащих рыб имеет характер частного приспособления от засухи, а легкое у предков наземных позвоночных, возникшее как орган дыхания при переходе к наземному образу жизни, носило характер ароморфического изменения, открывавшее возможность существования в новых условиях среды. Следовательно, одна и та же особенность организации животного при сопоставлении разных систематических групп может получить различную оценку в зависимости от масштаба сравнения. Так, Северцов в своей книге разобрал чередование ароморфозов и идиоадаптаций среди классов позвоночных животных и выделил ароморфозы, характеризующие возникновение каждого высшего класса. При сравнении главных типов организации всего мира животных он отметил ароморфозы каждого из них. При этом сопоставлении классовые различия в пределах типа кишечнорастворимых были охарактеризованы как идиоадаптация при радиации первичных двуслойных животных.

Таким образом, перед зоологами-систематиками возникает насущная задача дать качественную оценку с позиций путем биологического прогресса всех систематических категорий, составляющих животный мир. Для этого должен быть применен метод А. Н. Северцова — эволюционно-морфологического, сравнительного исследования физиолого-морфологических отличий равноценных систематических категорий, т. е. среди видов одного рода, или родов одного семейства и т. д. Напомню, что Северцов в упомянутом примечании писал: «Поэтому мы подчеркиваем, что наше исследование является только первым приближением, неполным и неточным, к решению поставленной задачи»<sup>1</sup>.

При оценке воззрений А. Н. Северцова на прогресс и регресс в эволюции, мне кажется необходимо подчеркнуть положение об изменениях направлений эволюционного процесса, разобранных в пятой главе его книги. Во-первых, следует отметить его замечание, что для различных животных в зависимости от высоты их организации сложность и разнообразие отношений со средой различны. У высокоразвитых и свободно подвижных организмов отношения с биологической средой многообразнее, чем у животных низкоорганизованных, малоподвижных и специализованных. Во-вторых, направление изменений зависит от соотношения между интенсивностью и скоростью изменения среды, а также от характера организации и интенсивности функций изменяющегося животного. При медленных изменениях того или иного фактора среды в ряде поколений происходит постепенное приспособление органа

---

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 86.

к измененному функционированию путем усиления или ослабления функции. При быстрой, внезапной перемене условий существования орган теряет свое биологическое значение, так как его функции оказываются ненужными. В результате этот орган редуцируется и замещается другим. Например, у подземных животных глаза редуцируются и ориентировка в пространстве осуществляется другими органами чувств. Эти соображения имеют важное значение при обсуждении вопроса о существовании нематериальных сил, направляющих развитие по намеченному пути вне влияния среды.

При подведении итогов рассмотрения воззрений А. Н. Северцова на прогресс и регресс в эволюции становится ясным, что он развивал дарвинистическое толкование этих явлений, как приспособлений к изменяющимся условиям существования. Направление исторического развития таких приспособлений регулируется естественным отбором, т. е. выживанием наиболее приспособленных организмов.

Самостоятельными путями и совершенно иначе развивалось учение о прогрессе и регрессе в зарубежных странах.

К. М. Завадский (1953) отметил, что объяснение Ч. Дарвином идеи восходящего развития в природе воздействием естественного отбора вызвало атаку на материалистические основы его учения со стороны биологов телеологического направления (Келликер, 1864; Бэр, 1876, Нэгелли, 1888 и др.)<sup>1</sup>, которые выдвинули теорию о внутреннем стремлении организмов к усложнению и идею о независимости «организационных» признаков от «приспособительных». Проблема «прогресс в эволюции» стала одним из узловых пунктов ожесточенной идеологической борьбы в биологии в конце XIX и начале XX в.

В настоящее время в зарубежной литературе широко распространено учение об анагенезе как направлении прогрессивного развития и кладогенезе как процессе адаптивной радиации или филогенетического ветвления.

Б. Ренш (Rensch, 1954) при рассмотрении современных проблем эволюции установил, что «при причинном анализе надвидовой эволюции мы имеем дело с двумя существенно различными группами проблем. Попеременно исследуются причины ветвления филогенетических рядов и их закономерностей, а также проблема прогрессивного развития в развитии родословного древа в целом и его главных ветвлений... Чтобы эти оба гетерогенные явления ясно разделить, я обозначил их двумя различными терминами: процесс ветвления ствола — кладогенез и процесс повышающегося развития, т. е. совершенствование строения и функций (анагенез)»<sup>2</sup>.

---

<sup>1</sup> Цит. указанных авторов по К. М. Завадскому (1953).

<sup>2</sup> B. Rensch. Neue Probleme Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution 2 Aufl. Stuttgart, 1954, S. 103. (перевод наш. — Б. М.).

Эти оба термина развивает дальше в своей известной книге «*Evolution the Modern Synthesis*» (1942—1945) Дж. Хаксли, который в 1957 г. добавил еще третий термин — стасигенез, которым определяется явление постоянства и стабилизации уровня организации. Для обозначения различий между отдельными ветвями в процессе адаптивной радиации при сохранении того же уровня организации введен термин — клады (clades), а для разных уровней организации, возникающих при прогрессивном развитии по пути усовершенствования организации, — термин ступени-грады (grades).

В зарубежной литературе, посвященной проблемам эволюции, эти главные направления эволюционного процесса получили широкое признание. Широко признано также графическое выражение взаимоотношений этих процессов. Размах адаптивной радиации при кладогенезе обозначается толщиной стволов, соответственно количеству, входящих в них родов и видов. Отрезки этих стволов располагаются этажами, отделенными горизонтальными чертами. Подобные ступени-грады отображают последовательное повышение уровня совершенства организации в процессе анагенеза.

В виде такой схемы изображает этапы эволюции наземных позвоночных Кун-Шнидер (Kuhn-Schnyder, 1963). Подобной же схемой (рис. 6) иллюстрирует картину эволюции позвоночных животных Гэвин де Беер в своем «Атласе эволюции». Он пишет: «Эволюция включает в себе пять фаз: 1) дивергенция при кладогенезе показана на верхней диаграмме при расщеплении в ширину; 2) процесс анагенеза приводит к прогрессивной более высокой ступени организации; 3) адаптивная радиация как результат кладогенеза применяется при овладении незанятых ниш во вновь освоенные условия среды; 4) постоянство или стасигенез встречается при сохранении постоянных условий у устойчивых типов, и, наконец, 5) заканчивается вымиранием»<sup>1</sup>.

Термины «анагенез» и «кладогенез», введенные зарубежными эволюционистами для определения направлений эволюционного процесса, не новые. Расчленение явлений жизни на анагенетические и катагенетические было введено известным американским палеонтологом Э. Копом (Cope, 1896, 1904), прекрасный анализ воззрений которого дает Л. Ш. Давиташвили (1948). Явления жизни — рост и эволюция Коп называет анагенетическими, а явления физические и химические — катагенетическими. «Анагенетический класс стремится к восходящему прогрессу в органическом смысле, т. е. к увеличивающейся власти организации над окружающей его средой и к прогрессивному развитию сознания и разума. Катагенетическая же энергия стремится к созданию в веществе стойкого равновесия, при котором молярное движение не вызывается изнутри, а ощущение невозможно. Говоря простым языком, один класс стремится к жизни, а другой — к смерти»<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> G. R. De Beer. *Atlas of Evolution*. Nelson, 1964 (перевод иаш. — Б. М.).

<sup>2</sup> E. D. Cope. *The primary factors of organic Evolution*. Chicago, 1904, p. 475.

Как указывает Л. Ш. Давиташвили, эти термины были введены палеонтологом А. Гайетом (A. Hyatt, 1866—1869) при рассмотрении им, и одновременно Э. Копом, законов акцелерации (ускорение) и ретардации (замедление), сыгравших большую роль в палеонтологии. История типа, прошедшего «полный жизненный цикл» от возникновения до вымирания, делится, по Гайету, на три стадии: 1) анаплазис — стадия восхождения; 2) метаплазис — стадия расцвета, выражающегося в сильной изменчивости и многочисленности особей; 3) катаплазис — стадия упадка. Первую стадию Э. Коп называл анагенезисом, а последнюю — катагенезисом. Согласно воззрениям Э. Копы в животном мире наблюдается восходящая лестница развития интеллекта. Исходя из этого, он так объясняет причину анагенезиса: «Не может быть сомнений, что в конечном итоге выживали наиболее одаренные в интеллектуальном отношении. Они выживали потому, что были способны к наиболее выгодным преднамеренным актам, направляя, таким образом, свои движения к наиболее полезным целям. Эти движения в конечном счете изменяли их строение в полезном направлении»<sup>1</sup>. Э. Коп говорил: «Катагенезис есть эквивалент регенерации и играл важную роль в органической эволюции»<sup>2</sup>. Соответственно эпохе, когда эти понятия были введены в биологию, прогрессивному развитию — восхождению придавалось телеологическое толкование, как проявление особой силы — батмизма, направляющей развитие.

На этом основании Э. Коп формулирует особую теорию архестемизма, согласно которой «состояние сознания предшествовало организмам по времени и по эволюции». Отсюда его заключение: «Я считаю возможным показать, что по правильному определению жизнь есть энергия, управляемая чувствительностью или механизмом, который возник под управлением чувствительности. Если это правильно, то суждения, что жизнь предшествовала организму и что сознание предшествовало организму, являются равнозначущими выражениями»<sup>3</sup>.

Если откинуть в сторону телеологическое объяснение процесса анагенезиса в представлении Э. Копы и А. Гайета, то можно увидеть, что сущность этого понятия очень близка к термину анагенез, введенному ныне Б. Реншем и Дж. Хаксли для определения главных направлений эволюционного процесса.

Б. Ренш (Rensch, 1959) перечисляет следующие шесть критериев анагенеза: 1) накапливающиеся усложнения; 2) рационализация структур и функций (при этом она понимается часто как устанавливающаяся централизация); 3) специальное усложнение и рационализация нервной системы; 4) возрастающая пластичность

<sup>1</sup> E. D. Cope. The primary factors of organic Evolution. Chicago, 1904, p. 510.

<sup>2</sup> Ibid., p. 202.

<sup>3</sup> Ibid., p. 513.

структур и функций; 5) совершенствование, допускающее дальнейшее совершенствование; 6) возрастающая независимость организма от окружающей среды и возрастающее овладение внешним миром (прогрессивная автономность).

Дж. Хаксли (Huxley, 1942—1945) при обсуждении проблемы, есть ли эволюционный прогресс научная концепция, не разграничивает, как это делал А. Н. Северцов, различие в понимании морфофизиологического и биологического прогресса в эволюции. Он их идентифицирует и говорит: «Вопрос об эволюционном или биологическом прогрессе остается»<sup>1</sup>.

Как было указано выше, Дж. Хаксли определяет эволюционный прогресс следующими признаками: возрастающее усложнение организации, развитие доминантных типов, которые получают способность ветвления на многие новые формы, обладающие большой независимостью от изменений окружающей среды, и это преимущество может быть принято как критерий биологического прогресса, наконец, общее повышение жизнедеятельности.

Если мы сопоставим эти определения анагенеза, данные Б. Реншем и Дж. Хаксли, с характеристикой морфофизиологического прогресса, которому А. Н. Северцов дал наименование ароморфоза, то окажется, что эти исследователи разными словами говорят об одном и том же процессе. А. Н. Северцов писал: «Морфофизиологический прогресс, как мы его иначе называем, ароморфоз, достигается повышением, дифференцировкой и усложнением функций органов животных и соответствующими изменениями строения этих органов, в результате чего поднимается общая энергия жизнедеятельности организма животных»<sup>2</sup>. Затем он перечисляет эти изменения: 1) прогрессивные гистологические; 2) прогрессивные изменения величины и формы; 3) дифференцировка органов на разнообразные по функции части; 4) увеличение числа органов; 5) изменения распределения и расположения многократно повторяющихся органов; 6) процессы срастания и вторичного разделения частей. Далее А. Н. Северцов заключает: «При прогрессивной эволюции все эти разнообразные типы изменения строения органов приводят к повышению интенсивности, разнообразия и сложности функций органов, т. е. к подъему общей энергии жизнедеятельности организма»<sup>3</sup>.

Как было указано выше, А. Н. Северцов при анализе главных направлений эволюционного процесса стоял на позициях учения Ч. Дарвина и еще в «Этюдах по теории эволюции» (1912) отмечал, что «единственный источник филогенетических изменений, происходящих в организмах, лежит в изменениях окружающей среды».

---

<sup>1</sup> J. Huxley. Evolution the modern Synthesis. London, 1942—1945, p. 556 (перевод наш. — Б. М.).

<sup>2</sup> А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного прогресса. М., Биомедгиз, 1934, стр. 70—71.

<sup>3</sup> Там же.

Еще раз повторяю, что он был чужд признания существования нематериального стремления к совершенствованию.

Если мы примем концепцию А. Н. Северцова, то у нас не возникает необходимости расчленять процесс эволюционного развития на разные понятия, как делает это Дж. Симпсон (1944, 1948) и другие, на микроэволюцию, макроэволюцию и мегаэволюцию; т. е. на изменения в пределах непрерывной популяции на процесс расхождения отграниченных друг от друга групп (виды, роды) и эволюцию крупного масштаба.

Эволюция, по нашим представлениям, есть единый процесс приспособительных изменений, закрепляемых естественным отбором в последовательном чередовании поколений. На каждом из уровней систематических подразделений мира животных, эти изменения могут иметь значение частных приспособлений, носящих только количественный характер, при сохранении общего уровня организации, что приводит к адаптивной радиации. При соответствующих изменениях условий существования среди них выделяются новые качественные преобразования организации, открывающие возможности отдельным ветвям на каждом из уровней систематического подразделения подняться на новую более высокую ступень.

Такие прогрессивные морфофизиологические изменения, поднимающие жизнедеятельность на высшую ступень, могут возникать внутри одного вида с выделением прогрессивной популяции в новый вид. Подобные изменения могут возникнуть и среди видов одного рода, родов одного семейства, семейств одного отряда, среди отрядов каждого класса. Можно, как это сделал А. Н. Северцов, выделять ароморфозы и среди классов каждого типа мира животных на основании уровня совершенствования организации и жизнедеятельности в отношении к окружающей среде.

Перед биологами стоят задачи отыскивать среди многообразия приспособительных особенностей, характеризующих каждую систематическую категорию, такие прогрессивные черты строения и функций, которые могут направить развитие некоторых из входящих в эту категорию подчиненных групп по пути биологического прогресса. Объективным критерием биологического прогресса может служить количество видов и родов, составляющих каждую из рассматриваемых групп. Именно таким путем сравнительного анализа приспособительных особенностей строения и функций организмов биолог сможет определить движущие силы эволюционного развития мира животных.

Возникает вопрос, почему же воззрения А. Н. Северцова не получили широкого признания в зарубежных странах, где крупнейшие деятели эволюционной теории (Б. Ренш, Дж. Хаксли, сэр Гэвин де Беер и др.) также развивают учение о прогрессе и регрессе в биологии, исходя из теории Ч. Дарвина. Ведь они были высказаны значительно раньше, чем понятия анагенеза и кладогенеза в толковании Ренша и Хаксли. Если в отношении работ

Северцова 1912 и 1914 гг., напечатанных по-русски, это можно объяснить незнанием языка, то ведь книга «*Directions of Evolution*» напечатана в 1929 г., а «*Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*» — в 1931 г.

Я, как представитель старшего поколения русских эволюционных морфологов, был свидетелем международного единения между учеными до первой мировой войны. Но с тех пор начался разрыв в научных контактах между представителями разных стран. Ученые Америки оперируют литературными источниками своего континента, лишь частично используя работы исследователей с других континентов. В странах Европы также односторонне используются исследования, главным образом своих соотечественников. Это особенно бросается в глаза, когда имеешь перед собой капитальные сводки по близкой области знания, составленные коллективами ученых разных стран. И это не может не вызвать разочарования и чувства глубокого сожаления.

При оценке воззрений А. Н. Северцова на проблему прогресса и регресса в современной биологии, я, как гражданин своего отечества, считаю своим долгом сделать следующее заключение. Основные положения Северцова о прогрессивных и регрессивных изменениях организации животных и их роли в эволюции, изложенные им в теоретических трудах, опубликованных в 1912, 1914, 1925, 1929, 1931, 1934 гг., соответствуют по своему значению наиболее передовым взглядам в современной биологии на эти проблемы представителей мировой науки, стремящихся вскрыть движущие силы развития органического мира.

#### ЛИТЕРАТУРА<sup>1</sup>

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, изд. 2. М., ГИС, 1952; изд. 3. М., «Наука», 1965.
- Берг Л. С. Система рыб. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Борисяк А. А. Палеонтология и дарвинизм. «Журн. общей биологии». 1940, т. I.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. В сб.: «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Воробьева Э. И. Ризодонтные кистеперые рыбы Главного Девонского поля. «Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР», т. 94. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Гептнер В. Г. Структура систематических групп и биологический прогресс. «Зоол. журн.», 1965, вып. 8, т. 4.
- Гессе Р. Тело животных как самостоятельный организм. М., Изд. Девриена, 1903.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Давиташвили Л. Ш. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Дарвин Ч. Собр. соч., т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии, т. 6. Птицы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936.
- Ефремов И. А. О подклассе *Batrachosauria*, группе форм промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1946, № 6.

<sup>1</sup> Список литературы к двум статьям Б. С. Матвеева.

- Завадский К. М. Об учении академика А. Н. Северцова, «Вестн. ЛГУ», сер. биол., 1953, № 7.
- Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе. В сб.: «Проблема развития в природе и обществе». М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Иванов А. В. Фауна СССР. Погонофоры. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», нов. сер., т. 75. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960.
- Ливанов Н. А. Пути развития животного мира. М., «Сов. наука», 1955.
- Ливанов Н. А. и Порфирьева Н. А. Об аннелидной гипотезе происхождения погонофор. «Зоол. журн.», 1965, т. 44, вып. 2.
- Матвеев Б. С. Достижения эволюционной морфологии за 15 лет. «Природа», 1933, № 3—4.
- Матвеев Б. С. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса. «Зоол. журн.», 1940, т. 19, вып. 4.
- Матвеев Б. С. А. Н. Северцов и учение Дарвина. «Изв. АН СССР», сер. биол., № 3. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Матвеев Б. С. Роль морфологии в разрешении очередных проблем биологии. «Зоол. журн.», 1954, т. 33, вып. 4.
- Матвеев Б. С. О преобразовании функции в индивидуальном развитии животных. «Зоол. журн.», 1957, т. 31, вып. 1.
- Матвеев Б. С. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции. «Зоол. журн.», 1947, т. 26, вып. 5.
- Матвеев Б. С. Роль работ А. Н. Северцова в развитии эволюционной морфологии за последние 25 лет (1936—1961). «Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова», т. 38. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Матвеев Б. С. О происхождении гетеродонтной зубной системы млекопитающих по данным онтогенеза. «Тр. МОИП», т. 10. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Мечников И. И. Очерк вопроса о происхождении видов. М., Изд-во МГУ, 1950.
- Обручев Д. В. Эволюция агнат. «Зоол. журн.», 1945, т. 24, вып. 3.
- Обручев Д. В. Основы палеонтологии. Беспчелюстные. Рыбы. М., «Наука», 1964.
- Поляков И. М. Проблемы классификации адаптаций. «Уч. зап. Харьковского ун-та», вып. 5, 1936.
- Северцов А. Н. Эмбриология и эволюция. Речь на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей 3-го янв. 1910 г. М., 1910.
- Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция, Киев, 1912; Берлин, 1922; Собр. соч., т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1945.
- Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. М., Изд-во Бюос, 1914. Собр. соч., т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1945.
- Северцов А. Н. Исследования по эволюции низших позвоночных. I. Морфология скелета и мускулатуры циклостом. «Русск. арх. анат., гистол. и эмбриол.», т. 1, 1916. II. Организация ближайших предков современных позвоночных. «Русск. арх. анат., гистол., и эмбриол.», т. 2, 1917. III. Первичное строение висцерального скелета эласмобранхий. «Русск. арх. анат., гистол. и эмбриол.», т. 3, 1925. Собр. соч., т. 4. М., Изд-во АН СССР, 1945.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса, М., Изд. Думнова, 1925; изд. 2. М., Биомедгиз, 1934.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1939. Собр. соч., т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1949.
- Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза. «Зоол. журн.», 1935, т. 14, вып. 1; Собр. соч., т. 3. М. Изд-во АН СССР, 1945.
- Северцов А. Н. Общие вопросы эволюции. Собр. соч., т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1945.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1944, 1948.
- Стрелковский В. И. Дарвин, Мюллер, Геккель и создание биогенетического закона. В кн.: «Общие вопросы эволюционной палеонтологии», Тбилиси, 1964.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938, изд. 2, 1942.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.

- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., «Наука», 1964.
- Шмидт Г. А. О явлении прогрессивного развития в эволюции. «Природа», 1943, № 6.
- De Beer G. R. Embryos and Ancestors. Oxford, 1958.
- De Beer G. R. Atlas of Evolution. Nelson, 1964.
- Сопе E. D. The primary factors of organic Evolution. Chicago, 1896, 1904.
- Grassé P. Traité de Zoologie. «Z. Daget», 1958, Bd. 13, Fasc. 3.
- Gross W. Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere? «Zoolog. Anzeiger», 1964, Bd. 173, H. 1.
- Huxley J. Evolution the modern Synthesis. London, 1942—1945.
- Huxley J. Three types of Evolution «Nature», 1957, vol. 180, No. 4584.
- Huene E. Phylogenie der niederen Tetrapoden. G. Fischer, Jena, 1959.
- Jarvik E. Theories de l'Evolution des Vertébrés. Paris. Masson, 1960.
- Kuhn-Sknyder E. Wege der Reptilier Systematik. «Palaeont. Zeitsch», 1963, Bd. 37.
- Müller Arno H. Der Grossablauf der Stammesgeschichtlichen Entwicklung. V. G. Fischer, Jena, 1955.
- Rensch B. Neuere Probleme Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 2 Aufl. Stuttgart, 1954.
- Rensch B. Evolution above the species level. London, 1959.
- Romer A. S. Herpetichthyes, Amphioidei Choanichthyes or Sarcopterygii? Nature, vol. 176, p. 126.
- Säve-Söderbergh G. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and classification of this group. «Arkiv. f. Zool.», 1934, vol. 26, A, No. 17.
- Sewertzoff A. N. Directions of evolution Acta Zoologica. Bd. 10, 1929.
- Sewertzoff A. N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Verl. G. Fischer, Jena, 1931.
- Stensio E. The Downtonian and Devonian. Vertebrates of Spitzbergen fam. Cephalaspidae, 1927.
- Stensio E. Les Cyclostomes fossil ou Ostracoderm in Grassé P. «Traité de Zoologie», 1958, vol. 13, Fasc. 1.
- Stensio E. Anatomical Studies ou the Arthrodiren head. Part. 1. «Stockholm K. Vet. Acad.» Haud. 1963. S. IV, vol. 9, No. 2.
- Thenius E. und Hofer H. Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, 1960.
-

**Н. П. НАУМОВ**

## **А. Н. СЕВЕРЦОВ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ПРОГРЕССЕ**

Одной из наиболее крупных заслуг акад. А. Н. Северцова в развитии теории органической эволюции бесспорно следует считать доказательство неравномерности эволюционного процесса, особенно отчетливо выражающейся в смене форм и направлений эволюционных изменений. Убедительно показанная им на примере филогенеза позвоночных животных, эта неравномерность потребовала критического анализа самого общего понятия в биологии — понятия прогрессивного развития или биологического прогресса. Разбирая это понятие, А. Н. Северцов (1934, 1939) обратил внимание на недопустимость смешения биологической и морфофизиологической стороны эволюционного процесса и подчеркнул необходимость различения прогресса биологического, т. е. изменения образа жизни и положения вида животных в биосфере и прогресса морфофизиологического, или изменений строения и функций тела (организма) животных (1934, стр. 59).

Будучи бесспорно взаимосвязанными, обе стороны в известной мере и независимы друг от друга, так как не всякое изменение строения ведет к смене образа жизни и один и тот же биологический результат может достигаться с помощью различных морфофизиологических преобразований.

Особенно важным с этой точки зрения было доказательство того, что биологический прогресс, характеризуемый, по А. Н. Северцову (1934, стр. 147), «увеличением числа составляющих данную группу животных особей, затем расширением занимаемой ею географической площади (расселение) и, наконец, распадением данной группы на большее или меньшее число подчиненных систематических групп», может достигаться разными способами, при разных формах и путях эволюционных изменений организма.

Как известно, А. Н. Северцов различал четыре основных пути морфофизиологических изменений, ведущих к биологическому про-

грессу: а) морфофизиологический прогресс или ароморфоз, обеспечивающий общий подъем энергии жизнедеятельности данной группы животных; б) приспособления в узком смысле слова, или идиоадаптации, представляющие приспособления к частным условиям существования и не усложняющие общую организацию; в) эмбриональные приспособления (ценогенезы), или адаптивные изменения зародышей и личинок, и наконец, г) морфофизиологический регресс или общая дегенерация, выражающаяся в упрощении организации (например, у паразитов). Эти представления А. Н. Северцова в дальнейшем детализировались и развивались И. И. Шмальгаузен (1939, 1946), но сохранили свое основное значение и до настоящего времени. Объективным критерием второго пути прогресса (идеоадаптаций) В. Г. Гептнер (1965) предложил считать число видов в группе, определяя тем самым степень ее прогрессивности.

Определяя эволюцию, как адаптациогенез или приспособление к окружающей среде, А. Н. Северцов рассматривал биологический прогресс, как изменение взаимоотношений организмов со средой, открывающее для них новые возможности размножения и расселения или, по крайней мере, упрочения своего положения в биосфере. Процесс эволюции у животных А. Н. Северцов представлял в виде цепи последовательных изменений их отношений со средой, начинающихся «с появлением новых физиологических признаков, с изменения функций и инстинктов эволюирующего животного. У новой расы появляются наряду с морфологическими признаками новые функциональные адаптации, которые позволяют ей приспособиться к новым биологическим условиям существования и занять те места в природе, которые не были заняты видом — родоначальником» (Северцов, см. выше стр. 65; см. также, Северцов, 1922; Sewertzoff, 1931).

В приведенных определениях и замечаниях отчетливо выступает понимание необходимости детального и глубокого рассмотрения самого процесса взаимодействия животных со средой, обуславливающего распределение их в пространстве, численность и ее динамику во времени. Эти общие экологические проблемы широко поставлены во всех основных работах А. Н. Северцова и развивались в специальных исследованиях его сына, С. А. Северцова (1941), заложившего у нас основы эволюционной экологии. Итоги работ С. А. Северцова (1930, 1936) в последние годы жизни широко использовал А. Н. Северцов (1934, 1939). Он видел, в частности, подтверждение своей теории филэмбриогенезов в существовании высокой детской смертности, во много раз превышающей гибель взрослых особей. По его мнению, это свидетельствует о том, что основная элиминация (отбор) падает на неполовозрелые стадии. В действительности картина оказалась более сложной и в разных группах животных величина гибели (общий процент гибнущих особей или  $d_x$ ) и интенсивность гибели (процент гибнущих в единицу времени или  $q_x$ ) неодинаковы и зависят от их образа

жизни. Так, у млекопитающих (особенно у грызунов) смертность в раннем детском возрасте невелика, но усиливается во время распада семей и расселения молодняка. Смертность взрослых оказывается примерно в 2 раза меньшей, чем смертность молодых (Наумов, 1963). Сходный характер имеет отмирание поколений у некоторых насекомых, например пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Bodenheimer, 1958).

В то же время у других насекомых продолжительны личиночные фазы (особенно у видов со сложным метаморфозом), тогда как взрослое животное недолговечно, а иногда — эфемерно (поденки, некоторые бабочки). Выяснилось также неодинаковое значение отдельных (весенних, летних, осенних) поколений у повторно размножающихся видов насекомых, мелких млекопитающих и птиц.

Многообразие ландшафта, даже на малом участке земной поверхности, как правило, представляющего сложный комплекс элементов макро- и микрорельефа, микроклиматов, растительных группировок и других особенностей, создает возможность отдельным возрастным фазам животных существовать по соседству, но в неодинаковых условиях, что изменяет нормы их гибели, условия существования, неодинаковые для разных видов, обуславливает с помощью естественного отбора различную среднюю продолжительность их жизни и плодовитость. Так складываются наследственно закрепленные тип развития, плодовитость вида и соответствующая ей смертность особей. То и другое, в свою очередь, воздействует на скорость оборота населения, т. е. общий характер или тип динамики численности, представляющий своеобразное групповое (популяционное) приспособление. Это положение, получившее в настоящее время широкое признание, впервые, насколько я знаю, было сформулировано знаменитым русским путешественником и зоологом Николаем Алексеевичем Северцовым, отцом акад. А. Н. Северцова. В своем классическом исследовании «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) он писал: «Тут мы видим полярность между питанием, поддержанием организма, с одной стороны, и линяннем и деторождением — с другой; и смотря по перевесу того или другого отправления, порода поддерживается или быстрым размножением или долговечностью особей, но никогда обеими вместе»<sup>1</sup>.

Позднее те же идеи были высказаны А. Вейсманном (1902). Наконец, в тридцатых годах нашего века это положение было детализировано и иллюстрировано примерами, взятыми из разных классов позвоночных, внуком Николая Алексеевича — С. А. Северцовым (1930, 1936, 1941), показавшим достаточно отчетливые количественные зависимости между плодовитостью вида (популяции) и продолжительностью (средней и предельной) жизни его

<sup>1</sup> Н. А. Северцов. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М., Изд-во АН СССР, 1950, стр. 216.

особей. Оказалось, что это универсальное правило справедливо для всех многоклеточных животных, но в каждом типе и классе определяется специфическими коэффициентами, отражающими разные типы отношений со средой и свидетельствующими о поступательной эволюции этой зависимости.

К близким взглядам, независимо от С. А. Северцова, пришел и Р. Чэпман (Chapman, 1928, 1931), сформулировавший широко известное понятие биотического потенциала вида, соответствующего «сопротивлению» его среды.

В течение сравнительно долгого времени соответствие средней плодовитости и продолжительности жизни средним нормам смертности особей вида не подвергалось сомнению и рассматривалось как следствие естественного отбора, направленного на поддержание известной стабильности популяций и относительной устойчивости границ ареалов. На этой основе строились и классификации типов динамики численности (Seton Thopson, 1911; Северцов, 1941; Наумов, 1948).

Однако тщательно проанализировав обширные материалы, полученные преимущественно с помощью мечения птиц, Д. Лэк (Lack, 1954) смог убедительно показать, что в отдельно взятых популяциях этого соотношения обнаружить нельзя, как не удастся установить и связи величины кладок яиц (выводка) с физиологическим состоянием птиц, обеспеченностью их пищей и другими условиями. Оказалось, что редки как минимальные, так и максимальные кладки, а подавляющее большинство приходится на кладки, из которых ко времени полового созревания доживает наибольшее число животных. Тот же характер изменчивости величины выводка установлен и для широкого круга хорошо изученных млекопитающих. Отбор в этих случаях, следовательно, идет на максимально эффективное размножение, т. е. на все большее увеличение численности популяций. Такой тип отбора можно представить себе как борьбу за пищу и другие средства существования между разными видами, но она чревата опасностью перенаселения и обострения внутривидовой конкуренции, как известно, не способствующей, а осложняющей прогрессивное развитие вида (Шмальгаузен, 1939). Это заставляет предполагать существование особых механизмов популяционной регуляции, устраняющих или уменьшающих указанную опасность.

В настоящее время такие механизмы действительно открыты и внимательно изучаются. Подавляющее большинство их у животных представляют те или иные особенности поведения, обеспечивающие ориентировку особей в пространстве, образование внутрипопуляционных группировок, их согласованные действия и, наконец, регуляцию метаболизма и таких основных жизненных явлений, как размножение, передвижение особей и др.

Многие из этих механизмов предугадывались А. Н. Северцовым, уделявшим в своих исследованиях большое внимание действиям и поведению животных. Но фактический материал по этим

вопросам в его время был невелик, а такие проблемы, как ориентация животных в пространстве, их отношение к территории, внутрипопуляционная структура и организация даже не были как следует поставлены. Сейчас становится ясным, что в ходе эволюции изменялись и перестраивались не только морфологические особенности (строение) особей, но возникала, складывалась и усложнялась внутрипопуляционная организация (структура), а одновременно обогащались и укреплялись межвидовые отношения, лежащие в основе существования биоценозов. В становлении и историческом преобразовании подобных биологических макросистем также выражался биологический прогресс в органическом мире. Так складывался механизм биологического круговорота веществ, лежащего в основе всех явлений жизни на Земле.

Внутривидовая и межвидовая организация возникали и развивались на основе образования и функционирования специфических особенностей строения и поведения организмов. Эти особенности можно сгруппировать следующим образом: а) средства общей ориентации в окружающей среде преимущественно путем рецепции сигналов-раздражителей физической и химической природы абиогенного и биогенного происхождения (зрительные, слуховые, тактильные и термические восприятия, обоняние, восприятие магнитного и электрического поля; эхолокационные устройства); б) специфические средства внутривидового и межвидового общения (морфологические и этологические приспособления); в) внутривидовая структура, организация и ее регуляторные механизмы (территориальность и миграции); г) механизмы регуляции размножения; д) межвидовые связи и стабилизация динамики популяций на основе биогенного круговорота веществ.

Все это — область действия биологических макросистем (популяций и их сообществ), а перечисленные выше группы адаптаций отражают отдельные стороны структуры и функций этих систем (Наумов, 1956). В последние десятилетия здесь быстро накапливаются факты, показывающие высокую степень сложности и одновременно слаженности подобных систем, обеспечивающих регуляцию и устойчивость биологического круговорота веществ в биосфере. Однако вопросам происхождения и эволюции макросистем различного ранга пока уделяется еще незаслуженно мало внимания. В то же время накопленные сведения уже сейчас позволяют сделать некоторые сопоставления и предположения (Ильичев, 1965; Симкин и Ильичев, 1965).

Средства общей ориентации у животных оказались исключительно разнообразными и во многих случаях с инженерной точки зрения высоко совершенными (малые габариты, высокая скорость и надежность работы рецепторных систем). Доказана возможность не только ближней, но и дальней ориентации, обеспечивающей надежную навигацию птиц и млекопитающих на расстояния в тысячи и более километров (Мантейфель, Наумов и Якоби, 1965). Открыты и изучены сложные эхолокационные устройства, рабо-

тающие на основе звуковой, ультразвуковой и электромагнитной сигнализации (Galambos, Griffin, 1942, Griffin, 1953; Гриффин 1961 и многие др.). Способности к дальней ориентации обычно соответствуют величине миграций и в этом отношении трудно обнаружить принципиальные различия между, скажем, хрящевыми и костными рыбами, рептилиями, птицами и млекопитающими. Степень совершенства и разнообразие средств ближней ориентации также существенно не отличаются в различных классах, а иногда и типах животных. Уровень ориентационных способностей и здесь соответствует экологическим особенностям видов и степени их подвижности. Однако сам характер рецепции существенно меняется. По мере усложнения нервной системы становятся более сложными анализаторные части рецепторных систем, в связи с чем совершенствуется обработка получаемой информации (образное зрение, слух, обоняние) и достигается большая степень адекватности отражения среды. В то же время «датчики» органов чувств в смысле их «технических» возможностей часто не отличаются у животных, стоящих на разных уровнях развития. Поэтому точность и тонкость различения и выделения отдельных элементов среды у членистоногих и даже ниже организованных типов животных может не отличаться, а в отдельных случаях и превышать уровень, свойственный позвоночным (например, зрение, обоняние, тактильное чувство). Экологически это понятно, так как в соответствии с условиями обитания совершенствовались и достигали высокой чувствительности то одни, то другие рецепторные системы. Высокая степень их чувствительности соответствует образу жизни и в этом смысле биологически равно необходима для всех групп животных.

Общение животных одного и разных видов осуществляется с помощью широкого круга средств. Работающими органами и в этом случае являются преимущественно рецепторные системы. Многие другие особенности строения, отдельные органы и их системы обеспечивают необходимые внутривидовые и межвидовые связи, взаимодействие и согласованное поведение. Для простейших и кишечнополостных, как и для растений, важнейшее значение имеют выделяемые во внешнюю среду вещества (телергоны), изменяющие окружающую химическую среду в отношении, благоприятном для одних и неблагоприятном для других организмов. В связи с органами чувств находятся многие детали строения и окраски (форма тела, сигнальные цветные пятна и узоры животных, ведущих стайную или семейную жизнь), звукопроизводящие органы, пахучие железы, электрические органы и другие подобные образования, а также органы размножения, вторичные половые признаки и т. п. Такие взаимные приспособления особей одного вида С. А. Северцов (1951) предложил называть «конгруэнциями», тогда как приспособления, связывающие различные виды, принято называть «коадаптациями».

Развитие обоих типов средств общения у животных, бесспорно,

претерпевало исторические изменения. В низших группах преобладающую роль играют прямые физические и химические влияния друг на друга путем изменений внешней среды. На более высоком уровне возникают и развиваются все усложняющиеся системы звуковой (в диапазоне от инфра- до ультразвуков), зрительной, обонятельной, сейсмосенсорной и электрической сигнализации. Степень чувствительности рецепторов и здесь отвечает особенностям образа жизни, подвижности и мест обитания. «Острота чувств» может быть обнаружена как у высоко, так и у относительно низко организованных животных. Однако вся система сигнализации последовательно усложняется и совершенствуется по мере развития нервной системы, нервной деятельности и связанной с ней внутривидовой организации. В группах животных со стадным, колониальным или семейным образом жизни она достигает наибольшей сложности, вплоть до появления сложных форм звукового, зрительного и обонятельного внутривидового и межвидового общения (у птиц, млекопитающих, многих рыб и ряда насекомых). Сотни звуковых и иных сигналов служат для передачи информации и представляют «языки» животных, достигающие у многих видов значительной сложности.

С помощью средств общения и многочисленных конгруэнций обеспечивается присущая виду внутренняя организация, обуславливающая его «образ жизни» — одиночный, стадный, колониальный или семейный (Наумов, 1956, 1963). Возникающая при этом внутривидовая структура служит специфическим для каждого вида приспособлением, обеспечивающим использование территории с ее жизненными ресурсами (Alle, 1938, 1951; Calhoun and Christian, 1963; D. Davis, F. Golley, 1963). Так достигается известная упорядоченность в использовании территории, что служит одним из важнейших приспособлений, регулирующих численность и плотность популяций (Howard, 1920; M. Nice, 1964). «Территориальность» животных, интенсивно изучаемая в настоящее время, известна еще недостаточно. Мало внимания обращено на ее становление и развитие у разных групп животных. Однако становится все более очевидным, что это популяционное свойство эволюционировало параллельно общему развитию животного мира.

Среди низших животных (простейшие, кишечнополостные, черви, планктонные ракообразные), других беспозвоночных и даже насекомых лишь в редких случаях можно наблюдать сколько-нибудь упорядоченное «землепользование» и тем более — отчетливую «территориальность», а их скопления («выводки», стаи и колонии<sup>1</sup>) лишены отчетливой и слаженной организации. Соответственно в средствах общения преобладают пассивные химические и физические воздействия.

У ряда насекомых, некоторых ракообразных и особенно среди позвоночных (рыб, птиц и млекопитающих) преобладают подчас

---

<sup>1</sup> Кроме колониальных организмов и общественных насекомых.

сложные и очень детерминированные формы использования территории, включая широкое маркирование и активную защиту занятых участков. Этому отвечает сложная внутрипопуляционная структура, включающая пожизненное существование пар и семей, стад, стад и колоний, отличающихся высокой степенью согласованности поведения входящих в их состав особей.

Отдельные популяции, обладающие сложной или относительно простой внутренней организацией, как правило, находятся в закономерном взаимодействии друг с другом. Это последнее осуществляется с помощью одностороннего или взаимного обмена особями во время миграций и, особенно, при расселении молодняка. Показано, что часть популяций («поселений») животных устойчива и существует неопределенно долгое время, тогда как другие представляют непостоянные образования, возникающие во временно благоприятных местах обитания на сезон или отдельные годы. Установлено, что взаимодействие временных и постоянных популяций обеспечивает большую стойкость и повышает общий уровень численности вида, будучи, таким образом, механизмом ее стабилизации (Наумов, 1954, 1965; Frank, 1957; Беклемишев, 1960).

Стабилизации численности вида (его отдельных популяций) служат и специальные механизмы, регулирующие размножение в зависимости от внешних условий (факторов среды) и уровня численности животных, т. е. плотности популяций. Последнее явление часто называют авторегуляцией. Оно сопровождается изменениями территориальных отношений животных при возрастании или падении плотности популяций. Сейчас накопились точные данные, показывающие ее существование у многих водных и сухопутных животных (Северцов, 1941; Наумов, 1948; Никольский, 1953, 1963). Для млекопитающих вскрыт механизм регуляции, в основе которого лежат определенные перестройки метаболизма в ответ на повышение или понижение численности, изменения территориальных связей и структуры популяций (Lack, 1954; Chitty, 1957; Petruszewicz, 1957, 1963). Важнейшая роль при этом принадлежит гуморальному фактору (эндокринной системе), меняющемуся под влиянием нервных импульсов (Calhoun and Christian, 1963). Пока эти механизмы описаны лишь для высших позвоночных, хотя внешне сходные колебания плодовитости популяций экспериментально воспроизведены у насекомых (мучные хрущaki) и даже простейших (Grebecki, Petruszewicz, 1963).

Наконец, стабилизация и регуляция численности отдельных популяций и вида, в целом, связана с межвидовыми отношениями в биоценозах и, прежде всего, с пищевыми связями (взаимоотношения пищи и потребителей). Они давно обратили на себя внимание и служили объектом эксперимента и математического анализа (Lotka, 1925, 1934; Volterra, 1928; Nicholson, 1933, 1958; Gause, 1934; С. Северцов, 1941). Показана огромная сложность этих взаимосвязей, развертывающихся в обстановке периодически и непериодически меняющейся среды, неодинаково воздействующей

на разные виды, входящие в пищевые цепи и циклы, и даже на различные фазы развития одного вида. Однако становится все очевиднее ведущее значение пищевых связей в динамике популяций отдельных видов и их комплексов (биоценозов). Относительная устойчивость популяций отдельных видов, как правило, наблюдается в сложных, многоярусных сообществах, состоящих из большого количества видов растений, животных и микроорганизмов, образующих множество параллельных цепей питания с перекрестными связями между ними. Только подобная сложная система, представляющая «биологическую сеть» с широкими возможностями взаимозамены видов, обеспечивает устойчиво напряженный поток веществ — их биологический круговорот в данном участке земной поверхности. Именно таковы необычайно устойчивые сообщества сложных тропических и субтропических лесов, включающие тысячи видов только одних животных. Им противостоят бедные видами сообщества так называемых «открытых» ландшафтов (тундры, некоторые пустыни, часть степи), где связи между немногочисленными видами часто рвутся и все сообщество временами испытывает глубокие депрессии. Во многих случаях такие биоценозы оказываются относительно молодыми, тогда как сложные биоценозы с уравновешенными связями — плод длительного развития и образования весьма тонких и многочисленных коадаптаций между видами — партнерами.

Не должен удивлять факт, что основные механизмы стабилизации и регуляции численности популяций (видов) работают на уровне межвидовых связей, так как выражающие эти отношения естественные сообщества видов (биоценозы) исторически возникали и складывались как механизмы биологического круговорота веществ. Именно этот последний — обязательное условие существования и эволюции отдельных видов и целостного органического мира — определяет как направления, так и возможности исторического развития живых систем. Эволюция в целом — это развитие, т. е. расширение и углубление биогенного круговорота веществ в биосфере, как единого и целостного процесса. С этой точки зрения любая особенность строения или функций животного должна быть подчинена его обеспечению. Естественный отбор действует прежде всего на этой общей основе, создавая все большее многообразие путей и способов круговорота, применительно к местным особенностям того или иного участка биосферы и их изменениям под влиянием космических, планетарных и локальных факторов, в том числе и биогенных.

Таким образом, эволюция органического мира включает не только исторические изменения строения и функций организмов, что прежде всего было в центре внимания А. Н. Северцова, но также преобразования так называемых «биологических макросистем»: внутривидовой (популяционной) структуры и биоценозов. Эволюция биологических макросистем конечно совершается при помощи изменений организмов, но это не одно и то же. Не всякие

изменения организмов обязательно и синхронно сопровождаются переменами внутривидовой организации и биоценозов, так же как и перестройка макросистем необязательно вызывает изменения морфофизиологических особенностей видов.

Биологический прогресс может, следовательно, достигаться в результате разного типа морфофункциональных изменений, но он может быть и следствием перестройки внутривидовой структуры и сообществ. Взаимозависимость изменений организмов и макросистем, так же как и историческое взаимодействие эволюции молекулярных систем и эволюции организмов еще мало привлекают внимание. В то же время эти зависимости, очевидно, не так просты. Бурное развитие молекулярной биологии и существенные успехи биологии популяций ставят на очередь проблемы их исторического взаимодействия. Идеи А. Н. Северцова о биологическом прогрессе и о способах и путях его достижения сейчас приобретают для нас особую ценность и с этой точки зрения должны привлечь внимание всех биологов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций. «Бюлл. МОИП», сер. биол., 1960, № 2.
- Гелтнер В. Г. Структура систематических групп и биологический прогресс. «Зоол. журн.», 1965, № 9.
- Гриффин Д. Эхо в жизни людей и животных. М., Физматгиз, 1961.
- Ильичев В. Д. Биоакустические механизмы дивергенции и их роль в эволюции. «Успехи совр. биол.», 1965, № 3.
- Мантейфель Б. П., Наумов Н. П., Якоби В. Э. Ориентация и навигация в мире животных. В сб.: «Бионика», М., «Наука», 1965.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Наумов Н. П. Типы поселений грызунов и их экологическое значение. «Зоол. журн.», 1954, № 2.
- Наумов Н. П. Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных). «Успехи совр. биол.», 1956, № 1.
- Наумов Н. П. Экология рыб. хоз-ва», М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных. «Журн. общ. биол.», 1965, № 6.
- Никольский Г. В. О теоретических основах работ по динамике, численности рыб. «Тр. конф. вопр. рыб. хоз-ва», М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., «Высшая школа», 1963.
- Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М., Биомедгиз, 1934.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Северцов Н. А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М., 1855; М., Изд-во АН СССР, 1950.
- Северцов С. А. О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих. «Изв. АН СССР», сер. физ.-мат., 1930, вып. 8—9.
- Северцов С. А. Морфологический прогресс и борьба за существование. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1936, вып. 5.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Изд-во АН СССР, 1941.
- Северцов С. А. Проблемы экологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1951.

- Симкин Г. Н., Ильичев В. Д. Географическая изменчивость голоса животных как экологическая и эволюционная проблема. «Зоол. журн.», 1965, № 4.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Allee W. The social life of animals, New York, 1938; Cooperation among animals, New York, 1951.
- Bodenheimer F. Ecology to-day. Den Haag, 1958.
- Calhoun J., Christian J. Mammalian population. In: «Physiological Mammology», ed; Mayer—Gelder), 1963, vol. 1.
- Chapman R. The quantitative analysis of environmental factors; «Ecolog.», 1928, vol. 9.
- Chapman R. Animal ecology with special reference to insects, New York, 1931.
- Chitty D. Self regulation of numbers through changes in viability; «Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biology», 1957, vol. 22.
- Davis D., Golley F. Principles in mammology. New York, 1963.
- Frank F. The causality of Microtine cycles in Germany. «J. Wildl. Manag.», 1957, vol. 21.
- Galambos R., Griffin D. Obstacle avoidance by flying bats. «J. exp. Zool.», 1942, vol. 89.
- Gause G. F., The struggle for existence. Baltimore, 1934.
- Griffin D. Sensory physiology and orientation of animals. «Am. Scient.», 1953, vol. 41.
- Howard H. Territory in bird life. London, 1920;
- Lack D. The natural regulation of animal numbers. Oxford, 1954;
- Lotka A. Elements of physical biology, Baltimore, 1925.
- Lotka A. Theorie analytique des associations biologiques. «Act. Sci. e. Ind. ust.», 1934, vol. 187.
- Grebecki A., Petruszewicz K. Density and size of medium in populations of *Paramecium caudatum*, «Ekol. Polska», 1963, vol. 11.
- Nice M. Studies in the life history of the song sparrow. New York, 1964.
- Nicholson A. The balance of animal populations. «J. Anim. Ecol.», 1933, vol. 2.
- Nicholson A. Dynamics of insect populations. «Ann. Rev. Entom.», 1958.
- Petruszewicz K. Investigation of experimentally induced population. «Ekol. Polska», 1957, Ser. A, vol. 5, No 5.
- Petruszewicz K. Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population: «Ekol. Polska», 1963, Ser. A, vol. 11, No 3.
- Seton Thompson E. The arctic prairies. 1911.
- Sewertzoff A. N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, 1931.
- Volterra V. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. «J. Comm», 1928, vol. 3.
- Weismann A. Vortrage uber Descendenztheorie. Jena, 1902.
-

**Б. С. МАТВЕЕВ**

## **ОБЗОР НОВЫХ ДАННЫХ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ПУТЯХ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

В предисловии к книге «Главные направления эволюционного процесса» А. Н. Северцов писал: «Вдумываясь в эту задачу (каким методом можно изучить закономерность эволюционного процесса), я пришел к выводу, что для изучения законов эволюции надо, прежде всего, хорошо узнать ход этой эволюции, т. е. на основании своих и чужих палеонтологических, сравнительноанатомических и эмбриологических исследований восстановить филогенез возможно большего числа органов у представителей какого-нибудь типа животных и затем, путем сравнения, попытаться воссоздать общие для всех правила эволюционного изменения, т. е. воссоздать эмпирические законы эволюции»<sup>1</sup>.

Первая часть названной книги и представляла изложение проблемы происхождения и эволюции низших позвоночных на основании собственных исследований А. Н. Северцова и работ учеников его школы. Этот анализ завершался схематичным изображением родословного древа низших позвоночных (см. стр. 50, рис. 25).

Как известно, идея изображения взаимоотношения современных представителей фауны и флоры друг с другом и ее вымершими родоначальными формами в виде дерева с расходящимися крупными и мелкими ветвями принадлежит Ч. Дарвину («Происхождение видов», гл. IV). Его последователь Э. Геккель первым построил на основании учения Ч. Дарвина родословное древо животных, растений и человека. Геккель же установил наименование «филогенез» для процесса исторического развития ствола животных, растений и человека и термины «монофилия», т. е. происхождение организмов от единого корня, и «полифилия», т. е. независимое друг от друга происхождение современных групп животных подобно кустам злаков.

Вопросы монофилии и полифилии и поныне являются одними из самых спорных в теории происхождения органического мира.

<sup>1</sup> А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса (1925). Настоящее издание, стр. 6.

Исходя из этого, попытаемся в краткой форме осветить современное представление о происхождении и эволюции позвоночных животных и иллюстрировать (рис. 1) в сопоставлении с воззрениями А. Н. Северцова, изложенными в первой части его книги.

А. Н. Северцов, соответственно воззрениям Ч. Дарвина и Э. Геккеля, был сторонником монофилетического развития всего

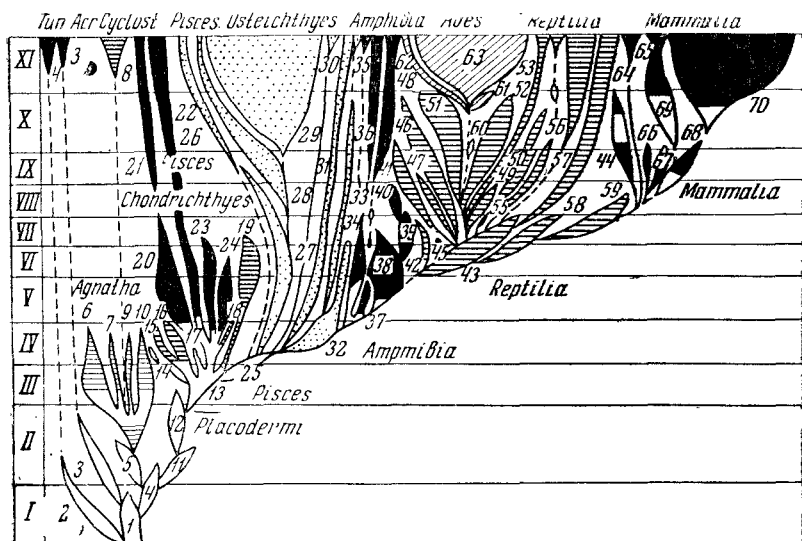


Рис. 1. Родословное дерево всех классов позвоночных, наложенное на геологическую летопись периодов истории земли, где восстановленные А. Н. Северцовым предковые группы изображены белыми языками, а зачерченные представляют ископаемые и современные ветви позвоночных.

I — кембрий, II — ордовик, III — верхний силур, IV — девон, V — нижний карбон, VI — верхний карбон, VII — пермь, VIII — триас, IX — юра, X — мел, XI — кайнозойская эра (третичный, четвертичный и современный периоды).

1 — первичные бесчерепные; 2 — оболочники; 3 — бесчерепные; 4 — первичные черепные; 5 — энтобранхиаты; 6, 7, 9, 10 — щитковые, остракодермы; 8 — круглоротые; 11, 12 — эктобранхиаты и первичные челюстноротые; 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19 — панцирные рыбы; 20, 21, 22, 23, 24 — хрящевые рыбы; 25 — первичные костные рыбы; 26, 27, 28, 29 — лучеперые костные рыбы (26, 27 — хрящевые ганоиды, 28 — костные ганоиды; 29 — костистые рыбы); 30 — многоперовые рыбы; 31, 32, 33, 34 — мясистоплавниковые, или хоанодышащие рыбы (31 — двойкодышащие, 32, 33 — кистеперые); 34, 37, 38, 39, 40 — ископаемые амфибии, стегоцефалы; 35, 36, 41 — безногие, хвостатые, бесхвостые земноводные; 42, 43, 44 — котилозавры, черепахи; 45, 46, 47, 48 — морские ящеры (плезиозавры и ихтиозавры), 49, 51, 52, 53 — архозавры (динозавры и крокодилы); 50 — летающие ящеры, 55, 56, 57 — чешуйчатые пресмыкающиеся (гаттерия, ящерицы, змеи); 58, 59 — зверообразные ящеры; 60, 61, 62, 63 — археоптерикс и птицы; 64, 65, 66, 67, 68 — первозвери (65 — клоачные млекопитающие, 69 — сумчатые млекопитающие); 70 — плацентарные млекопитающие (из Б. С. Матвеева, 1966)

типа хордовых животных. Ведь еще А. О. Ковалевскому и И. И. Мечникову на основании изучения развития ланцетника и асцидий удалось доказать сродство разных типов животного мира, в противовес теории независимости их развития, защищаемой Ж. Кювье и К. М. Бэр. После работ А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова большинство филогенетиков в корень родословного древа позвоночных животных помещали ланцетника как родоначальную форму типа хордовых животных.

В очерке о происхождении низших позвоночных и их родословном древе А. Н. Северцов обосновал важное теоретическое обобщение, что современные низшие группы животных не представляют формы, остановившиеся в своем развитии на низших ступенях по отношению к высшим представителям той же систематической группы, как говорили сторонники теории направленного развития — ортогенеза.

А. Н. Северцов доказал, что ланцетники, как современные представители подтипа *Acrania* (бесчерепных), составляют вместе с другими видами и родами бесчерепных семейство *Branchiostomata*, являющееся боковой ветвью первичных бесчерепных, приспособленных к обитанию на дне моря, где они живут, зарываясь в песок. Именно эта особенность их образа жизни определила наименование класса головохордовых (*Cephalochordata*) в отличие от свободноплавающих первичных бесчерепных — *Acrania primitiva* (А. Н. Северцов, 1916, 1917).

Воссоздание на основании сравнительноэмбриологического изучения исходных родоначальных групп хордовых животных — важнейший теоретический вывод из филогенетического исследования А. Н. Северцова и учеников его школы. Этот первичный этап в филогенезе позвоночных оставался белым пятном, так как бесчерепные не имели никаких твердых скелетных образований, могущих сохраниться в ископаемом состоянии.

Предковые формы вымерли, не выдержав конкуренции со своими более совершенными потомками — высшими позвоночными животными. Но некоторые из низших групп сохранились, приспособившись к жизни в особых условиях существования, где они не сталкивались со своими более приспособленными потомками. В их организации выработались самостоятельно новые приспособления типа идиоадаптации к этим условиям, которые позволили им сохраниться до настоящего времени, оставаясь в систематическом ряду на низших ступенях организации.

Крупным событием в филогенетической литературе явилось открытие погонофор (*Pogonophora*), которых в настоящее время В. Н. Беклемишев (1952, 1963) и А. В. Иванов (1960) выделили в самостоятельный тип, занимающий промежуточное положение между иглокожими и хордовыми животными. Однако последние открытия заднего нитевидного отдела в теле у погонофор (Вебб, 1963 и Иванов, 1963) дают основания для поддержки аннелидной

теории происхождения этих животных, сближая их с полихатами, обитающими в трубках (Ливанов, 1965).

Кроме примитивных бесчерепных (*Acrania primitiva*) Северцовым была восстановлена организация последующих ступеней в эволюционном развитии предков позвоночных животных, не сохранившихся в ископаемом состоянии. К таким формам, прежде всего, относится группа первично-черепных (*Protocraniata*) как свободноплавающих потомков бесчерепных с обособившимся головным отделом, где концентрировались органы чувств и началось прогрессивное развитие головного мозга, — т. е. процесс цефализации. Их потомки дали начало расчленению на два ствола позвоночных животных: наружножаберных (*Ectobranchiata*) как предков настоящих рыб, и внутреннежаберных (*Entobranchiata*) — предков особого ствола позвоночных, носящего название бесчелюстных (*Agnatha*). В родословном древе Северцова и в его исследовании происхождения и эволюции низших позвоночных выделены еще и промежуточные группы в обоих этих стволах, не сохранившиеся в ископаемом состоянии и восстановленные на основании сравнительноэмбриологических исследований современных круглоротых и хрящевых рыб; это первичные круглоротые (*Protocyclostomata*) и первичные челюстноротые (*Protognathostomata*).

Блестящие исследования скандинавских и советских палеонтологов И. Кiera (Kiaer, 1924), Э. Стеншио (Stensio, 1927, 1958, 1963), Д. В. Обручева (1940) новых ископаемых находок агнат, известных начиная с Х. Пандера и Л. Агасица под названием панцирных-щитковых рыб (*Ostracodermi*), неопровержимо доказали правильность выделения бесчелюстных в совершенно самостоятельный ствол позвоночных животных. Они были широко распространены в девоне и вымерли в его конце, за исключением одной ветви безщитковых (*Anaspida*), давшей начало современным круглоротым — миногам и миксинам.

Прекрасные реконструкции Стеншио не только наружного скелета, но и многих внутренних органов (нервной системы, органов чувств, кровеносных сосудов и нервов) послужили убедительным доказательством родства ископаемых щитковых-остракодерм с современными круглоротыми (*Cyclostomata*), как это было показано Северцовым (1916, 1917), путем сравнительноэмбриологических исследований, легших в основу его графических реконструкций зародышей и личинок.

Д. В. Обручев (1946) на основании материалов из новых советских палеонтологических раскопок девонского плато в Прибалтике, а затем в Сибири при сопоставлении с литературными данными скандинавских палеонтологов получил возможность восстановить многообразную фауну бесчелюстных агнат. Это совершенно особая группа древнейших донных панцирных позвоночных питалась всасыванием со дна водоемов разложившихся органических веществ — детрита, так же как теперь питаются личинки современных миног — пескоройки. От этих древнейших по-

звоночных осталась лишь одна ветвь агнат — круглоротые, приспособившиеся к полупаразитическому питанию трупами рыб.

Происхождение современных круглоротых — миног и миксин и их отношение к ископаемым остракодермам остается спорным до настоящего времени. А. Н. Северцов считал их генетически единой группой агнат, приспособившихся к полупаразитическому питанию. Это вызвало коренное преобразование их висцерального аппарата в присасывательную воронку, а дыхательного аппарата в систему жаберных мешков. Последнее служит поводом для их объединения в группу мешкожаберных (*Marsipobranchii*).

Э. Стеншио еще в 1927 г. на основании изучения панцирных остракодерм считал миног и миксин двумя самостоятельными ветвями потомков разных панцирных щитковых, параллельно пошедших по пути редукции наружного панциря и приспособления к полупаразитическому питанию. Миноги произошли от широко распространенной в девоне группы (по Стеншио — класса) *Cephalaspidomorphi*, а миксины от более специализированной группы (по Стеншио — класса) *Pteraspidomorphi*. В своих позднейших исследованиях недавних находок ископаемых остракодерм Стеншио (1958, 1963) подтвердил эту теорию происхождения миног и миксин новыми реконструкциями птераспид (*Simopteraspis*) из нижнего девона Шпицбергена, а также данными Т. Орвига (Т. Orvig) об ордовичских позвоночных Северной Америки. К ним примкнул также и Э. Ярвик (Jarvik, 1948, 1960).

Различное происхождение миног и миксин обосновывается скандинавскими палеонтологами сходством многих особенностей строения скелета головы миксин и группы разнощитковых агнат (*Heterostraci*) и общими чертами в строении скелета миног с костнощитковыми агнатами (*Osteostraci*).

Советские палеонтологи (Д. В. Обручев и его ученики), изучавшие новые находки ископаемых остракодерм в СССР, продолжают оспаривать теорию самостоятельного происхождения миног и миксин.

Пополнив систематический ряд остракодерм новыми 30 видами. Д. В. Обручеву удалось восстановить истинную хронологическую последовательность ископаемых видов и родов, противоречащую представлениям сторонников дегенеративной теории. В историческом развитии агнат не наблюдается процесса распада сплошных панцирей на отдельные пластинки, ведущего к редукции. Наоборот, происходит сначала образование отдельных чешуй, которые постепенно сливаются в комплексные пластинки, формирующие наружные панцири, как описывал это при изучении онтогенеза рыб А. Н. Северцов. Костнощитковые и разнощитковые, которые достигали крупных размеров, были специализированными формами древних агнат, приспособленными к придонному образу жизни в полупресных лагунах. Предков круглоротых, согласно Северцову и Обручеву, следует искать среди лишенных костного панциря мелких свободноплавающих безщитковых форм

Anaspida или Coelolepidae. Серьезным аргументом в пользу происхождения беспанцирных агнат от общего корня служит различие в строении и функции дыхательной системы, что было отмечено А. Н. Северцовым терминами «энто»- и «эктобраниаты». Наличие у современных круглоротых жаберных мешков с энтодермальными жаберными лепестками (вследствие чего их жаберный скелет располагается кнаружи от жаберных мешков) указывает на генетическое родство миног и миксин. Э. Стеншио такое строение жаберных мешков со скелетом, лежащим кнаружи от жаберных лепестков, находит также у Cephalaspidomorphi. Это коренное отличие всех агнат от рыб, имеющих эктодермальные жаберные лепестки (кнаружи от висцерального скелета), служит весьма важным аргументом в пользу принадлежности цикlostом и агнат к единому древнейшему стволу позвоночных животных, широко распространенных в палеозое. После девона они были вытеснены челюстноротыми (Gnathostomata), приспособленными к активному питанию при помощи подвижного челюстного аппарата и обладающими быстрыми организованными движениями благодаря наличию парных плавников.

Таким образом, с биологической точки зрения (учитывая признаки сходства и различия в индивидуальном развитии круглоротых и рыб) у нас нет основания принимать полифилетическую теорию происхождения миног и миксин от разных групп агнат. Советские морфологи и палеонтологи продолжают поддерживать и в настоящее время воззрения А. Н. Северцова о происхождении всех современных круглоротых от общего корня (Anaspida Coelolepidae). Именно такой взгляд защищает в обзоре филогении позвоночных И. И. Шмальгаузен (1964). Однако среди палеонтологов и ихтиологов не мало сторонников дифилетического происхождения цикlostом, согласно воззрениям Э. Стеншио и Э. Ярвика.

Рыбы представляют новую ступень в прогрессивной эволюции позвоночных, отмечаемую как важное преобразование в их организации — ароморфоз. Более высокий уровень их жизнедеятельности выражается в переходе к активному захватыванию пищи подвижным челюстным аппаратом и активным передвижением в водной среде с помощью парных плавников. Все эти черты повышения активности взаимоотношения организмов с внешней средой вызвали прогрессивное развитие системы рецепторов, превратившихся в сложные органы чувств; вместе с тем происходило прогрессивное развитие и дифференциация центральной и периферической нервной системы. Как показал в своих исследованиях А. Н. Северцов, эти прогрессивные черты организации возникали не сразу, а развивались последовательно. Первым моментом было возникновение эктодермальных жаберных лепестков и подвижности в системе элементов, слагающих жаберный аппарат. Это повысило дыхательный коэффициент поглощения кислорода и общую активность жизнедеятельности. Дальнейшим этапом послужило преобразование передних жаберных дуг в аппарат захватывания

пищи — челюстной аппарат, а также переход к активному движению с помощью парных плавников.

Весь этот комплекс прогрессивных черт организации вызвал широкий расцвет древних хрящевых и панцирных рыб (*Chondrichthyes* и *Placodermi*) и захват ими водоемов нашей планеты, что привело к вытеснению в конце девона многообразной фауны бесчелюстных. Это хорошо видно на родословном древе позвоночных, наложенном на геологическую шкалу (рис. 1). Только два подкласса хрящевых рыб сохранились до настоящего времени — акулы и скаты (*Elasmobranchi*) и химеровые рыбы (*Holocerphala*), приспособившиеся к хищному образу жизни и (конвергентно с высшими наземными позвоночными) к размножению крупными яйцами и живорождению при внутреннем оплодотворении. Стеншио (1963) считает акул и скатов потомками хрящевых рыб, а химер потомками панцирных рыб.

Филогения рыб за последние десятилетия подверглась коренной перестройке, благодаря применению новых методов исследования палеонтологических материалов, введенных Э. Стеншио, и богатству находок ископаемых рыб. Еще Л. С. Берг, наш крупнейший ихтиолог, в 1940 г. в своей «Системе рыб» объединил всех первичноводных хордовых животных под наименованием рыбы, включая туда и ланцетника и всех агнат, и разделил их на 12 самостоятельных классов, противопоставляя их классам наземных позвоночных. Л. С. Берг был противником учения Ч. Дарвина и защищал полифилетическое происхождение различных групп позвоночных животных. Несмотря на высокий авторитет, каким пользовался Л. С. Берг среди зоологов и морфологов, его воззрения о независимом происхождении разных групп рыб не встретили поддержки среди зоологов-эволюционистов. Однако представление, что наименование рыбы — *Pisces* не соответствует по своему систематическому положению классам наземных позвоночных, а является сборным понятием, постепенно укрепилось среди палеонтологов, распространилось среди зоологов и ихтиологов и теперь уже вошло в учебную литературу. Рыб (*Pisces*) в настоящее время именуют надклассом, объединяющим современных и ископаемых первичноводных позвоночных, так же как классы наземных позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие) объединяются в надкласс наземных четвероногих (*Tetrapoda* или *Quadrupeda*).

Относительно расчленения надкласса *Pisces* на составляющие его классы существуют различные точки зрения. Как было указано выше, Л. С. Берг в «Систему рыб» ввел не только агнат, но даже и бесчерепных. Некоторые авторы (например, А. Ромер) включают в надкласс рыб также агнат, а самих рыб разделяют на три класса: панцирные (*Placodermi*), хрящевые (*Chondrichthyes*) и костные рыбы (*Osteichthyes*). Наконец, в последнее время некоторые палеонтологи (Стеншио, 1963; Обручев и Воробьева, 1964) выделяют акантодий (*Acanthodii*), так как они имеют челюстной

аппарат из одной челюстной дуги без участия подъязычной дуги, которая у них сохраняет жаберную функцию (Yomcon, Watson). Остается также много спорных вопросов о подразделении на подклассы, подотряды и отряды костных рыб (Osteichthyes).

Некоторые ихтиологи продолжают выделять из них один только подкласс двоякодышащих рыб (Dipnoi), а остальных костных рыб объединяют под названием конечноротых телеостом (Teleostomi). Другие ихтиологи, начиная с Саве Содерберга (Säve Söderberg 1934), объединяют двоякодышащих (Dipnoi) и кистеперых (Crossopterygii) в один общий подкласс хоановых (Choanichthyes), по наличию у них хоан, или Sarcopterygii мясистопастных (Romer, 1955; Обручев, Воробьева, 1964). Остается спорным положение в системе африканских многоперых рыб (Polypteri). После выделения их из кистеперых они большинством ихтиологов были причислены к лучеперым рыбам как современные потомки палеонисцид (Paleoniscoidei). Однако, помимо ганоидных чешуй и сходства с палеонисцидами по строению черепа, у полиптеруса имеется много особенностей в строении внутренних органов, которые сближают их все же с предками кистеперых и двоякодышащих рыб. Поэтому в новейших сводках (Grasse т. XIII, F. 3 1958, Daget) многоперые снова выделяются в самостоятельный подкласс брахиоптеригий Brachiopterygii. Наконец, имеются серьезные разногласия среди морфологов, палеонтологов и ихтиологов в толковании положения в системе рыб современных осетровых, именуемых хрящевыми ганоидами (Chondrostei). Начиная с А. Н. Северцова (1926), считавшего осетровых потомками древних костных рыб, сохраняющих промежуточное положение между хрящевыми и костными рыбами, имеется два толкования об их происхождении. Одни, как и А. Н. Северцов, рассматривают наличие у них хрящевого черепа, спинной струны-хорды во взрослом состоянии, костного панциря из покровных костей, сходных с туловищными чешуями, и других особенностей во внутренних органах как свидетельство древности их происхождения. А это дает основание смотреть на них как на промежуточную группу между хрящевыми и костными рыбами. Другие, главным образом палеонтологи, считают все эти, так называемые примитивные признаки, вторично приобретенными вследствие утери под влиянием вторичной редукции более совершенного костного скелета, существовавшего у их предков — палеонисцид. Такая точка зрения отражает два представления о путях эволюционного развития позвоночных животных, которые касаются и других низших позвоночных.

Среди противников учения Дарвина, сторонников автогенетических концепций, распространено представление, что главным направлением эволюционного процесса нужно считать постепенное использование жизненной энергии, заложенной воздействием внутренних факторов при видообразовании, которое ведет развитие видов к вымиранию.

Исходя из этих теоретических воззрений о дегенеративном направлении эволюции, различные группы позвоночных, имеющие хрящевой скелет (современные круглоротые, современные хрящевые рыбы, осетровые рыбы, современные хвостатые и бесхвостые амфибии и т. д.), считаются потомками предков, имевших более совершенный костный скелет и утеравших его вторичным путем. В обоснование такой точки зрения палеонтологи приводят примеры нахождения в древних слоях костных скелетов, в то время как современные представители разбираемых систематических групп имеют хрящевой скелет.

С точки зрения биологов-эволюционистов, как было указано выше, существование в современной фауне групп животных, стоящих на низкой ступени организации, объясняется прохождением их эволюции по пути кладогенеза или идиоадаптации, характеризующимся весьма широким размахом адаптивной радиации в частных признаках при относительном сохранении прежнего уровня организации. Однако современные низшие группы животных отличаются от древних предков высших групп новыми приспособлениями к современным условиям их существования. Это в большинстве случаев уклонившиеся боковые ветви древней группы, не вымершие вследствие приспособления к особым специфическим условиям существования. Представитель бесчерепных — ланцетник приспособился к жизни на дне моря, зарываясь в песок. Круглоротые остались существовать благодаря приспособлению к полупаразитическому питанию. Современные акулы и скаты сохранили хрящевой скелет, но перешли к современной форме биологии размножения путем внутреннего оплодотворения, а некоторые и к живорождению. Осетровые рыбы, как указывает Н. Л. Гербильский (1964), также характеризуются прогрессивными чертами в их биологии размножения и питания. Очень сложны и своеобразны также особенности в организации современных амфибий, по сравнению с ископаемыми стегоцефалами и первыми предками наземных позвоночных (Шмальгаузен, 1964).

Как показывает детальный анализ палеонтологических материалов, из низших типов и классов до нас дошли лишь те, которые обладали твердым скелетом; это было свойственно лишь боковым, узкоспециализированным ветвям, приспособившимся к малоподвижному образу жизни. В то же время общее направление прогрессивной эволюции определялось повышением энергии жизнедеятельности, выражавшейся в активной подвижности при высоком развитии нервной системы и органов чувств. Боковыми ветвями среди агнат были донные панцирные агнаты (*Ostracodermi*), из хрящевых рыб — панцирные рыбы (*Placodermi*). Среди первых наземных позвоночных стегоцефалы отличались крайне малой подвижностью по сравнению с широко распространившимися по земному шару бесхвостыми земноводными (*Salientia*).

Я не имею возможности в данном очерке происхождения и эволюции позвоночных разбирать все эти спорные вопросы. Они при-

ведены для того, чтобы показать, что проблемы филогении и путей эволюции современных животных еще остаются нерешенными. и призыв А. Н. Северцова (см. стр. 184) остается живым и актуальным как перед настоящими, так и перед будущими биологами.

Костные рыбы (*Osteichthyes*), выделяемые ныне в самостоятельный класс, характеризуются чрезвычайно мощной адаптивной радиацией и овладением всей водной стихии земного шара, что служит ярким доказательством их биологического прогресса. При этом в их филогенетической истории (как это видно на рис. 1) можно отметить три таких ракетных взрыва адаптивной радиации: один в палеозое (древние кистеперые и двоякодышащие и древние лучеперые), второй — в середине мезозоя (хрящевые и костные — ганоиды), третий — начиная с мелового периода до настоящего времени, — период расцвета современных костистых рыб. Как известно, костные рыбы, самый многочисленный по количеству видов класс позвоночных, имеет более 20 тысяч видов, из которых около 19 500 принадлежат надотряду костистых рыб, заселяющих всевозможные водоемы на всей нашей планете.

Спрашивается, какие же черты организации определяют такой мощный биологический прогресс костных рыб? Несмотря на то, что костный скелет завоевал в дальнейшей эволюции позвоночных животных главенствующее положение, мы можем сказать, что не он имел у костных рыб первенствующее значение в их дальнейшей прогрессивной эволюции. Ведь костные панцири были и у бесчелюстных и у панцирных хрящевых рыб, однако все эти формы уступили место костным рыбам. Учитывая данные экологии и физиологии, мы можем сказать, что ведущими чертами, определившими биологический прогресс костных рыб, были следующие черты их организации: общий для них более совершенный оперкулярный тип акта дыхания, образование плавательного пузыря как гидростатического аппарата, регулирующего взвешенное состояние рыбы в воде, активная подвижность в воде при плавании, благодаря дифференциации мускулатуры плавников, мощное развитие органов чувств сейсмочувствительной системы. Все эти черты характерны для высших лучеперых рыб (*Actinopterygii*), ставших хозяевами всех водоемов суши, морей и океанов.

Другое направление наблюдается в преобразовании организации у кистеперых и двоякодышащих рыб (*Crossopterygii*, *Dipnoi*), как изначально пресноводных рыб, живущих в зарослях подводной растительности. Они вели придонный образ жизни, ползали по дну, опираясь своими массивными грудными и брюшными плавниками, жили в условиях недостаточного кислородного режима, почему у них развились дополнительные органы дыхания кислородом воздуха. Именно эта ветвь костных рыб явилась родоначальной для перехода позвоночных к наземному образу жизни, почему их наименование под названием мясистолапастных (*Sarcopterygii*) вполне оправдано (Ромер, 1955; Обручев, Воробьева, 1964).

Проблема происхождения наземных позвоночных от рыбообразных предков и первого класса четвероногих земноводных или амфибий также служит объектом дискуссии о монофилетическом и дифилетическом их происхождении. Как известно, представление первых эволюционистов (Ч. Дарвин, Э. Геккель) о происхождении наземных позвоночных от двоякодышащих рыб, имеющих настоящие легкие, было оставлено, и предками наземных позвоночных стали считать кистеперых рыб (*Crossopterygii*). Новые палеонтологические находки ископаемых кистеперых (*Eustenopteron*, *Panderichthys*) и др., а также древнейших стегоцефалов (*Ichthyostegaliai*) дали неопровержимые доказательства этому представлению.

Однако некоторые палеонтологи (Winterbert, 1910, Holmgren, 1934, Save-Soderberg, 1934) снова заговорили о двойственном происхождении амфибий: хвостатых земноводных — от двоякодышащих рыб, а бесхвостых и всех других наземных позвоночных — от кистеперых рыб. Представление о самостоятельном происхождении хвостатых амфибий (*Urodela*), отличным от бесхвостых (*Апуга*) и других позвоночных, защищается также современным скандинавским палеонтологом Э. Ярвиком (Jarvik, 1942—1960). На основании изучения скелета ископаемых кистеперых и стегоцефалов, найденных на Шпицбергене, Ярвик доказывает происхождение хвостатых амфибий от отдельного отряда кистеперых рыб *Porolepiformes*, а рыбообразных предков бесхвостых амфибий и всех других наземных позвоночных находит среди другого отряда кистеперых рыб *Osteolepiformes*. Такое толкование встретило поддержку среди зарубежных биологов.

В последние годы теория двойственного происхождения наземных позвоночных Ярвика была снова подвергнута пересмотру на основании изучения как новых палеонтологических данных (Kulczyński, 1960; Воробьева, 1962; Gross, 1964), так и организации и развития современных амфибий (Шмальгаузен, 1953—1964). Э. И. Воробьева в результате изучения новых советских палеонтологических материалов по ископаемым кистеперым очень убедительно показала, что особенности строения обонятельной капсулы, расчленение сошника и широкий парасфеноид, отмеченные Ярвиком для хвостатых амфибий и отряда *Porolepiformes*, встречаются и у отряда *Osteolepiformes*. В этом отношении особый интерес представляет род *Panderichthys*, наиболее близко стоящий к наземным позвоночным среди других родов отряда *Osteolepiformes*. Однако как у *Panderichthys* так и у *Eustenopteron* имеются особенности строения, которые затрудняют считать их непосредственными предковыми группами. Они убедительно показывают, что хвостатые амфибии произошли вместе с бесхвостыми от общей родоначальной группы кистеперых, относящихся к отряду *Osteolepiformes*. Наконец, последняя монография И. И. Шмальгаузена «Происхождение наземных позвоночных» (1964), вышедшая в свет уже после его смерти, блестяще подтверждает монофилетическое происхождение предков наземных позвоночных от общего предка,

принадлежащего к кистеперым рыбам и относящегося к отряду Osteolepiformes. Такой вывод И. И. Шмальгаузен делает на основании данных по индивидуальному развитию представителей древнего семейства Hupobiidae, которые он очень детально сопоставляет с новейшими материалами по палеонтологии. Что касается современных отрядов амфибий, то они, конечно, происходят от разных групп ископаемых земноводных: бесхвостые произошли от лабиринтодонтов, а хвостатые и безногие — от лепоспондилейных стегоцефалов.

Что касается безногих червяг (Apoda), то они представляют очень древнюю специализированную ветвь земноводных, приспособленную к подземному роющему образу жизни на суше.

Пресмыкающиеся составляют первый класс амниот, заселивший территорию суши, поскольку первый класс наземных позвоночных — земноводные могли существовать только в прибрежной зоне пресноводных водоемов. Эволюция рептилий характеризуется (см. рис. 1) чрезвычайно мощной адаптивной радиацией на всем земном шаре, с охватом всех возможных стаций обитания не только на суше, но и с возвратом к жизни в водоемах и к передвижению в воздухе. А. Н. Северцов отметил большое число прогрессивных морфофизиологических изменений их организации, повышающих энергию жизнедеятельности и активность на высшую ступень, т. е. аромофозов. К ним относятся: изменения в сердце и кровеносных сосудах, увеличение дыхательной поверхности легких и новый тип дыхания при помощи движения грудной клетки, прогрессивные изменения в скелете и мускулатуре в нервной системе и органах чувств, резко повысившие активность их жизнедеятельности.

Нельзя согласиться с А. Н. Северцовым, что ороговение кожных покровов, давший возможность животным расселиться по суше, и размножение на суше откладкой крупных яиц с запасом желтка, защищенных яйцевыми оболочками, относятся к частным приспособлениям типа идиоадаптаций и ценогенезов. Размножение на суше стало возможным не только благодаря появлению зародышевых органов (амниона и аллантоиса), но и вследствие перестройки всей биологии размножения, затрагивающей организацию и зародышей и взрослых животных — самцов и самок. Возникновение инстинкта спаривания и формирования органов для внутреннего оплодотворения, образование запаса желтка и яйцевых оболочек в половых железах и выводных протоках самок и другие приспособления к размножению на суше — все эти изменения представляют одно из основных морфофизиологических изменений, характерных для всего класса рептилий, благодаря которым они достигли биологического прогресса.

Возникает вопрос: представляют ли рептилии стадию (grades), вышедшую широким фронтом из отдельных ветвей (рис. 2) амфибий, как это дано в схеме взаимоотношения анагенеза и кладогенеза в развитии амниота у палеонтолога Кун-Шнидера (Kuhn-Schnyder), или они отделились единым стволом, который скоро разде-

лился на многие подклассы и отряды? По этому поводу существуют различные мнения (Westoll, Olson, Татаринов, цит. по Gross, 1964) уже на стадии земноводных выделяют два ствола амфибии, приобретших независимо друг от друга все прогрессивные черты организации рептилий (рис. 3).

Большинство палеонтологов считало исходной группой для класса рептилий отряд котилозавров в составе трех подотрядов: *Seymouriamorpha*, *Diadectomorpha* и *Captorhinomorpha* (Ромер, 1956). Однако велись

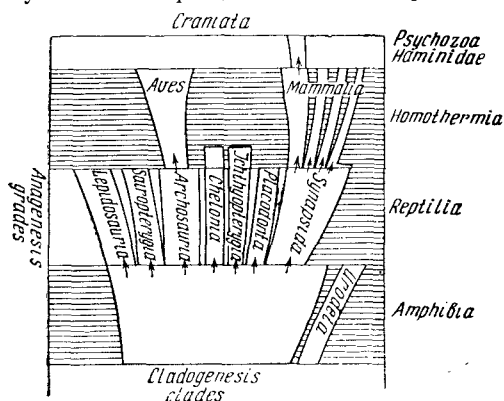


Рис. 2. Анагенез и кладогенез в развитии амниот. Класс рептилий — новая полифилетическая ступень (из Е. Kuhn-Schnyder, 1963)

большие споры по поводу того, принадлежат ли сеймурии к амфибиям или рептилиям. Советский крупнейший специалист по палеонтологии амфибий и рептилий — И. А. Ефремов (1947) описал несколько новых видов и родов из Монголии, относящихся к *Seymouriamorpha* и выделил их в виде самостоятельного подкласса батрахиозавров (*Batrachosauria*), занимающих промежуточное положение между земноводными и пресмыкающимися (см. рис. 1). По-

видимо, эта группа и была родоначальной для рептилий и дала широкую радиацию различных котилозавров. Ветви этой радиации, соответствующие подклассам рептилий, распались в свою очередь на отряды в пределах каждого подкласса рептилий, объединяемых общим наименованием ящерицеобразных (*Sauromorpha*).

Отдельная боковая ветвь непосредственно от первой радиации котилозавров представляет собой группу зверообразных (*Theromorphia*), ставшую родоначальной для выделения отрядов, лежащих в основании происхождения млекопитающих.

Таким образом, согласно последним данным В. Гроссе (1964), можно сделать вывод, что происхождение и эволюция пресмыкающихся от общего корня земноводных имели несколько ступеней, соответствующих кладам зарубежных авторов, или идиоадаптациям А. Н. Северцова (см. рис. 5).

Радиация основных стволов в карбоне соответствует разделению класса на подклассы, а в мезозойскую эру каждый из этих стволов дал радиацию отрядов. По А. Ромеру (1956), таких отрядов было десять в группе *Sauropsida* и шесть в группе *Therapsida*, а по О. Куну (Kuhn, 1959), в класс *Reptiliomorpha* входило 26 отрядов, а в *Theromorphia* — 6 отрядов.

Класс птиц занимает в филогенетическом древе позвоночных животных такое же место, как костистые рыбы среди рыб. Однако последних мы называем только надотрядом костных рыб, в то время как птиц — самостоятельным классом. Несмотря на общие черты в организации рептилий и птиц, как единой группы *Sauropsida*, имеются достаточно убедительные данные для выделения птиц как новой высшей ступени среди позвоночных, соответствующей категории класса. Птицы характеризуются многими крупными ароморфозами, указывающими на их положение высшего класса позвоночных, возникшего из рептилий параллельно млекопитающим. Можно с уверенностью назвать организацию птиц качественным скачком в прогрессивной эволюции позвоночных, позволившим им стать хозяевами воздушной стихии. Совершенствование организации птиц шло другими путями, чем у млекопитающих. Общая черта представлена лишь гомойотермностью, то есть постоянной высокой температурой тела, позволившей им широко расселиться по всему земному шару. Развитие же органов чувств, головного мозга и высшей нервной деятельности у птиц и млекопитающих шло разными путями. У птиц главную роль играет зрение и развитие высших центров нервной деятельности за счет прогрессивного развития стриатных центров полушарий головного мозга. У млекопитающих же ведущими были органы обоняния и развитие высшей нервной деятельности за счет вторичной коры полушарий головного мозга.

Важной и во многих отношениях специфической особенностью птиц является наличие у них голосового аппарата и прогрессивное развитие органов слуха, позволившие развиться сложным формам звукового общения птиц друг с другом (В. Д. Ильичев, 1961—1963). Вся система органов обмена веществ у птиц по сравнению с рептилиями также характеризует высокую степень их жизнедеятельности.

Что касается происхождения птиц от рептилиеобразных предков, то отсутствие палеонтологических данных, кроме остатков археоптерикса, принуждает строить лишь гипотезы. Существуют три направления в построении таких гипотез. Первое — предположение Марша (1880), Пайкрафта (1910), Бибэ (1915) о том, что предки

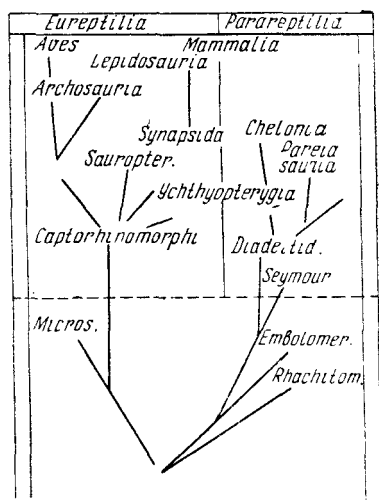


Рис. 3. Графическая схема филогении амфибий и рептилий. Комбинация представлений Олсона, Паррингтона и Уэстолла (из Олсона 6, 1963, по W. Gross, 1964)

птиц были четырехногими древесными рептилиями, лазавшими по деревьям и перешедшими к полету с помощью крыльев через планирование на всех четырех конечностях. Второе — гипотеза палеонтолога Нопша (1907, 1923), согласно которой предки птиц были наземные двуногие, бегавшие на задних ногах рептилии, которые перешли к полету, минуя древесный образ жизни. И, наконец, третье направление представлено гипотезой Штейнера (1915) и Хельмана (1926), Такера (1938), Пивето (1950), по которой предками птиц были бегающие рептилии, у которых одновременно развивалось приспособление как к лазанию по деревьям, так и преобразование передних конечностей в крылья.

Г. П. Дементьев (1936) считает возможным примирить эти различные точки зрения, предполагая, что древние предки эозухии были бегающими на задних ногах наземными рептилиями, которые перешли к лазающему образу жизни, а потом уже и к полету, сначала планирующему, а затем машущему.

Происхождение млекопитающих изучено наиболее полно благодаря богатым палеонтологическим находкам мезозойской фауны древних млекопитающих и рептилий в России (Сев. Двина), Африке и Монголии. Несомненно, предками млекопитающих надо считать звероподобных рептилий (Theromorpha) как самостоятельной ветви древнейших котилозавров. Уже в пермский период возникла радиация зверозубных рептилий (Theriodontia), которая достигла широкой степени в триасе, когда развились три группы зверообразных рептилий (Therapsida): Bauriomorpha, Tritilodonta и Synodonta. У всех этих групп найдены признаки, общие с млекопитающими: дифференциация зубной системы (гетеродонтность), начало образования вторичного сочленения нижней челюсти через непосредственное сочленение зубной кости с черепом и обособления слуховых косточек в звукопроводящий аппарат среднего уха. Наиболее близкой к млекопитающим палеонтологами признается ветвь зверообразных ящеров Ictidosauria, но по вопросу о дальнейшем происхождении млекопитающих мнения расходятся.

Как указывалось выше, среди палеонтологов имеются защитники теории происхождения млекопитающих прямо от земноводных Microsauria, которые, по их мнению, были непосредственными предками Captorhinomorpha — исходной группы для большинства современных рептилий, птиц и млекопитающих (Wesstoll, Olson, Parrington, 1962, Татаринов, 1962).

Большинство же палеонтологов (Romer, 1950; Thenius und Hofer, 1960; Kuhne, 1963; Kermack, 1962; Gross, 1960 и др.) держатся представлений о едином происхождении млекопитающих от звероящеров. Первым морфофизиологическим изменением в организации пресмыкающихся на пути прогрессивного развития к млекопитающим была дифференциация зубной системы и челюстного аппарата; эти морфофизиологические изменения играли роль важного приспособления в питании, путем размельчения пищи в ротовой полости, и повысили энергию их жизнедеятельности на новую



Недавние исследования формирования зубной системы разнообразных млекопитающих в индивидуальном развитии (Матвеев, 1953, 1962, 1965) подтвердили теорию конкресценции Розе-Кюкенталя (1892—1894), что сложные коренные зубы млекопитающих в их эволюционном развитии образовались путем срастания нескольких рядов конических зубов в комплексы, а не путем дифференциации отдельных конических зубов. У зародышей млекопитающих сохраняются потенции многорядности зубной системы, как у рептилий. Первичным строением зубной системы надо считать не три-

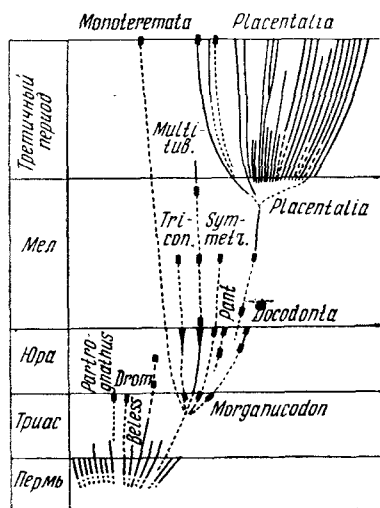


Рис. 5. Родословное дерево млекопитающих по Гроссу (1964), построенное по ракетной схеме. В перми показана адаптивная радиация зверозубых рептилий

босфенический зуб пантотериев, а зубную систему из комплекса нескольких рядов сросшихся зубов. Эти данные по онтогенезу зубной системы дают возможность высказать гипотезу, что исходной группой для происхождения млекопитающих были формы с многорядной зубной системой Multiserialia, пока еще не найденные в ископаемом состоянии. Эта исходная форма объединяет юрских млекопитающих в единую генетическую группу. В меловой период ветвь древних млекопитающих испытала новый морфофизиологический скачок в эволюции, выразившийся в том, что эти мелкие зверьки, покрытые шерстью и имевшие уже способность выкармливать детенышей молоком (как у клоачных млекопитающих), перешли к живорождению. Донашивание детенышей до рождения в матке самки потребовало серьезной морфофизиологической

перестройки всей биологии размножения. Живорождение содействовало резкому повышению энергии жизнедеятельности млекопитающих и поднятию их на еще более высокую ступень биологического прогресса. В конце мелового периода наступает новая фаза интенсивной адаптивной радиации и происходит расселение млекопитающих на этапе появления плацентарных, которые при дальнейшей радиации распространились по всему земному шару. Это оказалось возможным только в третичное время, когда в процессе приспособления к разным условиям существования и разнообразному образу жизни осуществилось прогрессивное развитие высшей нервной деятельности за счет сложной дифференциации новых мозговых центров во вторичной коре полушарий головного мозга.

Иенский профессор палеонтологии А. Мюллер (1955), разбирая главные направления филогенетического развития путем ко-

личественного учета числа родов и видов животных в разные геологические эпохи, графически отразил эти три периода вспышки адаптивной радиации млекопитающих (рис. 4) в триасе, юре и в кайнозое (Симпсона и А. Ромара). Также и тюбингенский профессор палеонтологии В. Гросс на симпозиуме в Марбурге-Лане 30 ноября и 1 декабря 1963 г. представил родословное дерево млекопитающих, построенное по ракетной схеме, где также отражена адаптивная радиация зверозубых рептилий (Therapsida) в перми, далее древних ископаемых млекопитающих в юрский период и современных млекопитающих, начиная с конца мелового периода (рис. 5).

Сходно построено и родословное дерево млекопитающих палеонтологами Е. Тениусом и Х. Хофером (1960).

Подводя итоги современным данным о происхождении и эволюции позвоночных, можно сказать, что главным направлением филогенетического развития было прогрессивное преобразование их организации, как это представлено Ч. Дарвином в его аллегории родословного древа. При этом необходимо подчеркнуть, что такое преобразование шло неравномерно, уступами, имело место чередование моментов качественных морфофизиологических изменений организации позвоночных, приводивших к существенному повышению уровня их жизнедеятельности и с периодами широкой радиации видообразования, путем возникновения частных приспособлений к разнообразным условиям существования. В зарубежной литературе этим двум главным направлениям эволюционного процесса даны наименования анагенеза и кладогенеза (Rensch, 1939, 1954, Huxley, 1942, 1957). В советской литературе А. Н. Северцовым, начиная с 1925 г., этим главным путям эволюционного развития были даны наименования ароморфоза и идиоадаптации, и на большом фактическом материале намечено последовательное их чередование.

---

## СОДЕРЖАНИЕ

А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса (морфобиологическая теория эволюции). . . . .	6
<i>Приложение</i>	
Б. С. Матвеев. Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии .	140
Н. П. Наумов. А. Н. Северцов и современные представления о биологическом прогрессе . . . . .	173
Б. С. Матвеев. Обзор новых данных о происхождении и путях эволюции позвоночных животных . . . . .	184

Алексей Николаевич Северцов

## ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА (МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ)

Тематический план 1966 г. № 35

Редактор *Н. М. Глазкова*  
Технический редактор *Г. И. Георгиева*  
Переплет художника  
*Е. А. Михельсона*

Корректоры:  
*М. М. Петкевич, Е. П. Утанина*

Сдано в набор 2. VIII 1966 г.

Подписано к печати 18. I 1967 г.

Л-41575 Формат 60×90/16.

Бумага типогр. № 1

Физ. печ. л. 12,75 Уч.-изд. л. 14,29

Изд. № 113 Заказ 249

Тираж 3.000 Цена 1 р. 10 к.

Издательство  
Московского университета  
Москва, Ленинские горы,  
Административный корпус  
Типография Изд-ва МГУ. Москва,  
Ленинские горы