

Гомология: живое учение или догма?

В.Г.Борхвардт

*Второе издание. Первая публикация в 1988**

Понятие гомологии почти полтора столетия занимает центральное место в сравнительной анатомии. Оно широко используется в практической деятельности и вместе с тем является постоянным объектом теоретических исследований. В научной литературе можно найти немало работ, прямо посвящённых этому понятию, где слово “гомология” даже вынесено в заглавие. Это свидетельствует о незатухающем интересе к проблеме, но также указывает на наличие в данной области нерешённых вопросов. Большое место в дискуссиях уделяют, в частности, критериям гомологии. Так, А. Ремане (Remane 1956) в своём большом теоретическом труде главу о гомологии начинает подзаголовком “Die methodischen Kriterien der Homologie”, а о существовании самого понятия говорит позднее и совсем немного. В отчёте о 2-м международном симпозиуме морфологов Э.И.Воробьёва и Т.Н.Глазова (1987, с. 429) пишут, что дискуссия, завязавшаяся после одного из докладов, “почти целиком касалась проблемы гомологии. Большинство её участников спорили о том, какие критерии гомологии более существенны...”.

Дискуссии о критериях могут быть плодотворными при условии, что они базируются на ясном и общепринятом представлении о содержании гомологии. Такого представления, однако, не существует. Различные мнения высказываются, например, относительно области применения понятия — некоторые авторы считают возможным “гомологизировать” не только структуры (органы), но также физиологические или поведенческие реакции (Hubbs 1944; Гиляров 1964). В рамках собственно морфологии основные противоборствующие точки зрения можно условно обозначить как “типологическую” и “филогенетическую” — одни авторы, характеризуя гомологию, оперируют только категорией структурного сходства, другие, их сейчас большинство, выдвигают на первый план категорию родства. Не вступая в традиционные споры, попробуем перенести дискуссию в иную плоскость.

Авторы теоретических работ обычно говорят об идее, принципе, концепции гомологии (Гриб 1937; Hubbs 1944; Boyden 1947, 1969; Szarski 1949; de Beer 1958; Remane 1961; Гиляров 1964; Jardine 1969; Rieppel 1980; и др.). Вот как высказался о гомологии У. Бок (Bock 1973, p. 386): “Гомология, без сомнений, — наиболее важный принцип во всей сравнительной биологии. Более того, возможно, что гомология — единственный метод сравнения признаков различных видов и что все другие методы сравнения сводятся к гомологии”. Л.Я.Бляхер (1956) одну из глав своего исторического обзора назвал “Гомологический метод сравнительной анатомии”. Число подобных примеров легко умножить.

* Борхвардт В.Г. 1988. Гомология: живое учение или догма? // *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.* 24: 3-7.

Концепция, являющаяся методологической основой целой науки, заслуживает, конечно, первостепенного внимания и многочисленных дискуссий. Но... существует ли “концепция гомологии” на самом деле? Практически никто из перечисленных авторов не разъяснил её суть. А.Бойден (Boyden 1947, p. 667) считал, что в гомологии выражается “великая идея структурного соответствия, которая является теперь и всегда была центральной концепцией сравнительной морфологии, а также таксономии и филогении”. Действительно, сходство между организмами всегда привлекало внимание биологов, однако слова “идея структурного соответствия” вряд ли заслуживают названия концепции. Трудно говорить о какой-либо теории и после таких слов: “Существует первичный смысл гомологии, который мы используем и н т у и т и в н о (выделено мной — В.Б.) и на котором основаны все более искажённые (more sophisticated) значения слова” (Woodger 1937 — цит. по: Jardine 1969, p. 328).

Сам по себе термин “гомологичный”, буквально означающий “одноимённый” (Owen 1843), никакого биологического смысла не имеет*. Краткое определение, которое дал ему Р.Оуэн (Owen 1843) в словаре терминов — тот же орган у разных животных при всём разнообразии формы и функции, — тоже по существу не несёт научной информации. Лишь через несколько лет после введения понятия Р.Оуэн опубликовал разъяснения к нему, которые с полным правом можно назвать концепцией (здесь они изложены по более позднему изданию: Owen 1866). Представления Р.Оуэна в значительной мере следует рассматривать как развитие идей Ж.Кювье. В центре внимания морфологов и систематиков всегда стояла проблема схождения, по-разному преломляемая в зависимости от конкретных целей исследователей. Ж.Кювье высказывал мнение, что сходство в строении органов животных определяется сходством выполняемых ими функций. Р.Оуэн принял это объяснение и назвал такие органы аналогичными. В качестве иллюстрации он приводил, например, крыло птицы и кожную складку планирующей ящерицы *Draco volans*.

Особенно большое внимание Р.Оуэн уделил другой категории схождения, которой дал имя “гомология”. Существование гомологичных органов он связывал с наличием единого плана, лежащего в основе строения животных тех или иных групп, например позвоночных; эти представления можно считать развитием идеи типов Ж.Кювье. Р.Оуэн делил гомологию на общую и специальную. В понятии общей гомологии он отразил соответствие частей конкретных животных элементам идеальной конструкции — архетипа. Отношения между органами разных животных, соответствующими одному и тому же идеальному элементу, Р.Оуэн характеризовал как специальную гомологию. Сами эти органы он называл просто гомологичными.

Итак, Р.Оуэн выделил особую категорию морфологического схождения, положив в основу выделения представления об идеальной конструкции-плане. Это была концепция, но... не гомологии. Это была теория архетипа.

Прошло немного времени, и Ч.Дарвин назвал ещё одну причину наличия схождения между организмами — их родство. В науку вошла новая

* Часто в слове “гомология” видят прямое указание на сходство. Однако Р.Оуэн (Owen 1843) совершенно ясно указал греческие корни: homos — like; logos — speech.

теория, но опять-таки не гомологии, а эволюции. Концепция Р. Оуэна уходила в прошлое, и в полном согласии с новыми идеями была сделана попытка ликвидировать связанную с ней терминологию. И.Ланкестер (Lankester 1870) предложил взамен понятия “гомология”, принадлежавшего, как он выразился, платоновой философии, два других — “гомогения” и “гомоплазия”. Гомогеничными он назвал структуры, которые “связаны генетически так, что они имеют один источник (representative) у общего предка...” (Там же, с. 36). Многие биологи приняли это новое содержание, по предпочли вкладывать его в старый термин и тем самым обрекли себя на многолетние и бесплодные дискуссии.

Таким образом, никакой идеи, концепции, теории, принципа гомологии не существует и никогда не существовало. Не существует и “гомологического метода” сравнительной анатомии. Методологической основой этой науки когда-то была теория архетипа, а теперь большинство биологов руководствуется в своей работе теорией эволюции. Вся “проблема гомологии” сформировалась вокруг всего лишь рабочего термина “гомологичный”, который в самом общем виде означает “тот же самый” (the same). В рассматриваемом случае, как и в ряде других, имело место явление, которое можно назвать “фетишизацией термина”. Фетишизация приводит к тому, что термин заслоняет понятие, встаёт над ним. “Отрыв” термина от теории (в данном случае — теории архетипа) создаёт вокруг него чувство неудовлетворённости, вызывающее дискуссии, попытки пересмыслить его содержание. Однако эти попытки часто превращаются, по сути дела, в подгонку понятий под термин, что ещё больше усложняет и запутывает ситуацию.

Сорок лет назад Х. Шарский (Szarski 1949, p. 127) писал: “Почти каждый анатом говорит о гомологичных органах и признаках, но, как правило, он не пытается определить, что такое гомология...”. Действительно, далеко не все морфологи задумываются о существовании гомологии, принимая её как нечто данное. Но немало и таких, которые по тем или иным причинам подвергают понятие критическому анализу. При этом авторы нередко вынуждены констатировать его несовершенство, противоречивость, нестрогость и т.д. И тем не менее эти же авторы неизменно подчёркивают первостепенное значение гомологии для сравнительной анатомии, систематики и даже биологии в целом. Гомология стала догмой.

Преращению гомологии в догму способствовали, наверное, разные причины, и одна из них — это наличие у морфологов потребности выразить в общей форме определённые отношения между структурами разных организмов. Эту потребность, раз она существует, надо удовлетворять, для чего можно было бы в принципе использовать привычные термины, сформировав предварительно единое мнение относительно их смысла. До сих пор, как мы видели, слово “гомологичный” употребляется в двух значениях: 1) морфологически сходный и 2) генетически близкий (родственный). Отсутствие в гомологии какого-либо глубокого содержания, а также явная неинформативность первичных определений Р. Оуэна (одноимённый, тот же самый) позволяет принять любую из двух формулировок, так что в выборе их можно руководствоваться лишь практическими интересами. При этом, однако, возникает вопрос — есть ли смысл в замене вполне понятных и конкретных

выражений на отвлечённый термин “гомологичный”? Это было бы оправданно, если бы мы могли чётко выделить какую-то особую степень сходства или родства. К сожалению, пока это сделать не удаётся.

“Гомологизация” при любом толковании есть классификация. Способы классификации частей животных и растений в принципе не должны отличаться от методов классификации целых организмов. Собственно говоря, систематики по существу и не работают с целыми организмами, а имеют дело с наборами признаков, часто совсем небольшими; особенно это характерно для палеонтологических исследований. Поэтому, обсуждая целесообразность сохранения термина “гомологичный”, можно опереться на опыт, накопленный в теории систематики, где многие вопросы, хотя и не нашли решения, поставлены достаточно чётко (см., например: Татаринов 1977).

Классификация живых организмов до сих пор в значительной мере базируется на линнеевской иерархической системе. Эта система является в основном искусственным сооружением, однако в ней есть одна градация — вид, которая, по крайней мере в применении к современной живой природе (бисексуальным формам), имеет теоретически вполне объективную границу; наличие такой “опорной” единицы, безусловно, облегчает задачу классификации организмов. Иерархическая система долгое время достаточно успешно справлялась с важнейшей задачей классификации, которая, пользуясь словами Л.П. Татаринова (1977), состоит в том, чтобы обеспечивать экономное описание многообразия форм органического мира. Однако обращение биологов к филогенетическим исследованиям создало дополнительные трудности в использовании традиционного иерархического принципа, что стало особенно ощутимо со времени широкого введения в зоологию и ботанику ископаемого материала. Попытки преодолеть эти трудности (“вертикальная” систематика, кладизм) не принесли в науку желанного единства.

Рядом с систематиками сравнительные анатомы выглядят необычайными оптимистами, пытаясь упорядочить (классифицировать) структурное многообразие с помощью всего двух “таксонов” — “гомологичный” и “негомологичный”. Такой оптимизм был оправдан в те времена, когда сравнительная анатомия, как и систематика, развивалась в рамках статических представлений, наиболее законченной формой которых явилась концепция архетипа. Убеждение в существовании единой и неизменной схемы в строении отдельных групп животных при относительно малом объёме имевшегося тогда сравнительного материала не вызывало сомнений в возможности строгого разграничения тех или иных структур. Именно в те времена и возник специальный абстрактный термин (“гомологичный”), абсолютизировавший положение органов в классификационной схеме. В настоящее время малопродуктивность такого “жёсткого” способа классификации органов представляется очевидной.

Применение термина “гомологичный” приводит и к более серьёзным отрицательным результатам. Поскольку в практической работе морфологов этот термин применяется в разных значениях, вокруг него неизбежно возникают споры, а между исследователями — непонимание. Видя эту несогласованность, некоторые авторы считали необходимым при использовании термина уточнять, о какой именно гомологии идёт речь. Х. Шарский (Szarski 1949), например, проанализировав используемые в литературе значения,

выделил три типа гомологии. Подобным образом пытались внести строгость в изложение и другие авторы, говоря о топографической и филогенетической (Jardine 1969; Patterson 1977) или анатомической, онтогенетической и филогенетической (Andrews 1977; Panchen 1977) гомологиях. Эти предложения, однако, не встретили поддержки, и виноваты в этом, как мне кажется, сами авторы. Когда мы говорим, допустим, о белом, синем и т.д. цветках, то мы знаем, что такое просто цветок, и можем определить его безотносительно цвета, размера, формы и т.п. В рассмотренных же случаях “базовый” термин “гомология” по существу был выведен из обсуждения. Авторы не объяснили, что такое гомология “в чистом виде”, а без этого все уточняющие формулировки не имеют смысла.

Улучшить взаимопонимание исследователей мог бы полный отказ от термина “гомологичный”. Для отражения отношений родства вместо него можно употреблять предложенный ещё И.Ланкестером (1870) термин “гомогеничный”. В отличие от бессодержательного слова “гомологичный” он включает в себе вполне определённый смысл, что ограничит возможность разных толкований. Можно, наконец, вообще отказаться от специальной терминологии и применять выражения “морфологическое сходство”, “генетическая близость”, “независимое возникновение” и т.п. непосредственно, так, как мы это нередко делаем, сравнивая целые организмы. Будучи заведомо нестрогими, эти выражения не создают иллюзии законченности классификационной системы, т.е. лучше отражают истинное положение дел.

В заключение необходимо отметить, что целью статьи не является, конечно, борьба с термином. Это лишь одно из практических следствий главного вывода, который можно сформулировать следующим образом: гомология не имеет никакого глубокого содержания и не может служить методологической основой ни сравнительной анатомии, ни других отраслей биологии.

Литература

- Бляхер Л.Я. 1965. Аналогия и гомология (Этюды по истории морфологии. 6) // *Идея развития в биологии*. М.
- Воробьёва Э.И., Глазова Т.Н. 1987. Второй Международный симпозиум по морфологии позвоночных // *Журн. общ. биол.* **48**, 3.
- Гиляров М.С. 1964. Современные представления о гомологии // *Успехи совр. биол.* **57**, 2.
- Гриб А.В. 1937. Идея гомологии в сравнительноанатомических исследованиях // *Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп.* **46**, 3.
- Татаринов Л.П. 1977. Классификация и филогения // *Журн. общ. биол.* **38**, 5.
- Andrews S.M. 1977. The axial skeleton of the coelaxanth, *Latimeria* // *Problems in Vertebrate Evolution*. Linn. Soc. Symp. Ser. 4. London.
- Beer G.R. de. 1958. *Embryos and Ancestor*. Oxford.
- Bock W.J. 1973. Philosophical foundation of classical evolutionary classification // *Syst. Zool.* **22**, 4.
- Boyden A. 1947. Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology // *Amer. Midland Naturalist* **37**, 3.
- Boyden A. 1969. Homology and analogy // *Science* **164**, 3878.
- Hubbs C.L. 1944. Concepts of homology and analogy // *Amer. Naturalist* **78**.
- Jardine H. 1969. The observational and theoretical components of homology: a study based on the morphology of the dermal skullroofs of rhipidistian fishes // *Biol. J. Linn. Soc.* **1**, 4.

- Lankester E.R. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic argeements // *Ann. Mag. Nat. Hist.* **6**, 31.
- Owen R. 1843. *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843*. London.
- Owen R. 1866. *The Anatomy of Vertebrates. Vol. 1. Fishes and Reptiles*. London.
- Panchen A.L. 1977. The origin and early evolution of tetrapod vertebrae // *Problems in Vertebrate Evolution*. Linn. Soc. Sympos. Ser. 4. London.
- Patterson C. 1977. Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton // *Problems in Vertebrate Evolution*. Linn. Soc. Sympos. Ser. 4. London.
- Remane A. 1956. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig.
- Remane A. 1961. Gedanken zum Problem Homologie and Analogie, Praeadaptation und Parallelität // *Zool. Anz.* **166**, 9/12.
- Rieppel O. 1980. Homology, a deductive concept? // *Z. zool. Syst. Evolutionsforschung* **18**, 4.
- Szarski H. 1949. The concept of homology in the light of the comparative anatomy of vertebrates // *Quart. Rev. Biol.* **24**, 2.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2004, Том 13, Экспресс-выпуск 260: 428-430

Асимметрия репродуктивной системы у самца малой шпорцевой кукушки *Centropus bengalensis*

Л.С.Степанян

Второе издание. Первая публикация в 1985*

Асимметрия репродуктивной системы самок — явление, характерное для подавляющего большинства современных птиц. Функционирующими оказываются левый яичник и левый яйцевод. Развитый правый яичник встречается лишь у некоторых групп, чаще в виде индивидуальных особенностей (Falconiformes, Strigiformes, Psittaciformes и др.). Эти особенности репродуктивной системы самок птиц достаточно подробно рассматриваются во всех основных руководствах по этому классу. Симметричность репродуктивной системы самцов (парность семенников и семяпроводов) — правило почти без исключений. Асимметрия здесь чаще всего проявляется лишь в степени развитости семенников, например в репродуктивный период: один из них может быть крупнее другого. Это явление носит характер индивидуальных особенностей.

Вместе с тем в литературе имеются данные, свидетельствующие о случаях резко выраженной асимметрии в строении репродуктивной системы самцов в пределах отряда Cuculiformes. Они относятся к одному из видов подсемейства Centropodinae — малой шпорцевой кукушке *Centropus bengalensis*. В статье, посвящённой гнездованию некоторых птиц на острове Ява,

* Степанян Л.С. 1985. Асимметрия репродуктивной системы у самца *Centropus bengalensis* (Centropodinae, Aves) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **90**, 2: 53-55.