

Понятие сравнительной анатомии

А.А.Любищев

*Третье издание. Первая публикация в 1962**

§ 1

Сравнительная анатомия, возникшая ещё до Дарвина, приобрела огромную популярность после торжества эволюционного учения, но к концу XIX в. её репутация очень упала. Внутренние причины этого — накопление противоречий во всей теоретической работе — привели к тому, что многие изложения сравнительной анатомии в большей своей части приобрели характер простого описания; вся разница от обычной, конкретной зоологии сводилась к тому, что порядок изложения был иной. Внешними причинами были: 1) развитие экспериментальных отделов биологии; 2) проникновение методов точных наук (математика, физика, химия) в биологию; 3) сильное развитие прикладных отраслей биологии как в агрономии, так и особенно в медицине.

Вспышка интереса к сравнительной анатомии в середине XIX в. имела основанием то, что эволюция давала как будто “причинное” истолкование органических форм. Положение Геккеля: “Филогенез есть механическая причина онтогенеза” — некоторое время удовлетворяло биологов, но потом наиболее вдумчивые из них поняли, что здесь слово “механический” значит совсем не то, что в точной науке, механике. Там это — подчинение явления строгим математическим законам, допускающим точное описание, прогноз и в конечном счёте управление явлениями. У Геккеля же слово “механический” имеет чисто негативный смысл: отрицание конечных причин, и поэтому оно носит чисто мировоззренческий, а не методологический характер. Это только расплывчатое “объяснение”, но не руководство к действию. Законно было возникновение экспериментальной эмбриологии, стремящейся выяснить законы явлений, протекающих на наших глазах. Притупился интерес к сравнительной анатомии, не пользующейся (за очень редкими исключениями) экспериментом, методами точных наук и не связанной с запросами практики.

Но биологи, склонные отрицать всякую перспективность сравнительной анатомии, не заметили огромной работы, проделанной “описательными” отделами биологии за последние десятилетия, и того, что возрождающаяся на наших глазах сравнительная анатомия вовсе не является простым расширением и дополнением сравнительной анатомии XIX в. Это непонимание и объясняет недостаток внимания и противоречивость суждений в отношении многих интересных работ. Например, книга В.Н.Беклемишева “Основы сравнительной анатомии беспозвоночных” получила очень высокую оценку и у нас (Государственная премия), и за границей (ряд блестящих отзывов в немецких научных журналах), и вместе с тем я не знаю ни одной работы, которая бы не ограничилась простой похвалой этой книги и критикой некоторых несущественных расхождений. Полезно разобрать специфичность этой книги.

* Публикуется по 2-му изданию: Любищев А.А. 1982. Понятие сравнительной анатомии // *Проблемы формы, систематики и эволюции организмов* / А.А.Любищев. М.: 199-218.

§ 2

Для этого необходимо оглянуться на путь, проделанный сравнительной анатомией. История биологических теорий получила оригинальное освещение в книге Радля (Radl 1905-1909). Хорошо освещена проблематика в книге Ремане (Remane 1956). Добросовестная классификация современных направлений дана в посмертном произведении Г.Вебера (Weber 1958). Много высказываний взято мною из этих источников.

Сравнительная анатомия и близко связанное с ней учение об естественной системе возникли как ответ на необходимость навести порядок в огромном разнообразии окружающих нас органических форм. Многие учёные, особенно физиологи, тяготятся этим разнообразием — лишним источником изменчивости явлений. Систематиков и морфологов поражает, но вместе с тем восхищает это многообразие, и они не жалеют сил, чтобы найти ключ к нему.

Известно великолепное четверостишие Гёте, цитируемое охотно, например, Гельмгольцем и К.А.Тимиразевым (1940, с. 386). Оба они считали, что Дарвин нашёл ключ к тайне, разрешающие её слова “эволюция” и “отбор”. По мнению очень многих современных биологов, надо добавить третье слово: ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота). Однако у Гёте говорится не только о тайне, но и о законе. Но раскрытие тайны — объяснение, формулировка естественно-научного закона, т.е. возможно точное, полное и краткое описание, часто, впрочем, вовсе не претендующее на объяснение. Гёте, несомненно, ставил перед морфологией (этот термин, как известно, принадлежит ему) задачу раскрытия законов органических форм. Удовлетворённость расплывчатым объяснением притупляет желание искать законы природы, что и случилось.

§ 3

Беклемишев (с. 7) указывает, что объяснение организма или органа может быть со следующих точек зрения: конструктивно-морфологической, физиологической, экологической и исторической. Все они законны, необходимы и незаменимы, ни одна не имеет права не только на монополию, но и на гегемонию. Возьмём такой орган, как глаз. Развитые глаза всех животных, могущие воспринимать не только свет, но и форму, имеют общие черты — следствие их физиологической роли. Глаза водных отличаются от глаз наземных — следствие экологических различий.

А почему фасеточные глаза отличаются от глаз позвоночных? Можно ответить трояко: 1) с исторической точки зрения потому, что организмы с фасеточными глазами произошли от общего предка, который по сложным и потому недоступным для исследования причинам когда-то приобрёл фасеточный глаз, а у позвоночных предок имел глаз другого типа; 2) с экологической точки зрения — условия жизни насекомых требуют различать поляризованный свет (это могут делать фасеточные глаза), а для позвоночных это не требуется; 3) с конструктивно-морфологической точки зрения — различие законов формообразования, могущее иметь самое разное основание, например существенно различный химический состав тканей.

§ 4

Если сравнить додарвиновскую сравнительную анатомию (которую часто называют идеалистической, что неправильно, так как философские воззрения учёных того времени были весьма разнообразны) с последарвиновской (которой придерживались, как правило, не только дарвинисты, но и большинство

ламаркистов), то общим для обеих будет то, что они не отрицали физиологического и экологического подхода. Но до Дарвина историческая точка зрения только зарождалась, главное же значение имел конструктивный подход, а после Дарвина возобладала историческая точка зрения, конструктивную же перестали понимать. Удобнее поэтому называть додарвиновскую морфологию конструктивной (термин, см.: Weber 1958), последарвиновскую — исторической. Это вполне устроило бы, например, Тимирязева, который одно из важнейших сочинений, написанных со свойственным ему блеском, назвал “Исторический метод в биологии” (1949). На с. 567 он пишет, парируя то возражение, что естественный отбор может объяснить происхождение только полезных признаков: “...где нет вопроса, нет надобности и в ответе. Та или иная форма организма сама по себе не представляется вопросом, так же как и форма кристалла. Никогда не возникало вопроса, для чего служат кристаллу рёбра и углы. Вопрос возникает только тогда, когда обнаруживается служебное значение органов...”.

Тимирязев в своём увлечении историческим подходом упустил из виду, что в кристаллографии проблему составляет не то, для чего служат кристаллу рёбра и углы, а чем обусловлена ограниченность многообразия кристаллических форм, их симметрия. Эта проблема в значительной степени разрешена математической кристаллографией на основе дискретного строения кристаллов. И там задача не исчерпана: насколько мне известно, нет законченной теории многообразия форм снежинок, где наряду с конструктивным (главным) подходом имеет место и экологический подход (условия образования). Применимость конструктивной точки зрения к организмам принимал О.П.Декандоль (по аналогии с кристаллами, см.: Weber 1958). Кювье считал, что все части взаимосвязаны и ни одна из них не может существенно измениться без изменения остальных. Кювье не отрицал важности физиологического подхода, и известный постулат об единстве формы и функции защищался именно им, но он принимал ограниченность возможного многообразия и возможность того, что естественная история станет точной наукой. Ряд принципов взаимной связи установил Жоффруа Сент-Илер. Уверенность в конструктивных принципах придавала смелось в прогнозах, ряд которых оправдался: реконструкция скелета аноплотерия Кювье, прогноз наличия зубов у *Archaeopteryx*, сделанный Оуэном.

§ 5

В силу определённого принципа инерции, имеющего место не только в механике, идеи конструктивной морфологии продолжали развитие и после торжества исторической морфологии. Ученик И.Мюллера Э.Геккель в своём выдающемся произведении “*Generelle Morphologie*” (Haeckel 1866) посвятил значительную часть (200 с.) общей проморфологии (сам термин принадлежит ему), где пытался развить рациональную, близкую к геометрической морфологию организмов. Но потом, увлечшись историческим толкованием многообразия форм, он сам перестал ценить своё лучшее произведение. Через сорок лет, в 1906 г., появилось сокращённое издание “*Prinzipien*”, где проморфологии отведено всего пятнадцать страниц и всё наиболее оригинальное выброшено; историческая морфология пожрала конструктивную. Многим казалось, что наука от этого только выиграла; старые термины приобрели новый смысл, прибавилось научное объяснение. Однако радикально изменились основные постулаты морфологии. Можно их выделить семь, не претендуя на

полноту. 1. **Историзм**: сходство животных есть в основном следствие общего происхождения. Противоположный постулат (К.Э. фон Бэра): оно обусловлено сходством формообразующих сил. 2. **Униформизм** или **актуализм** (Ляйелль): формы образуются и всегда образовывались под действием причин, действующих и в настоящее время; противоположность, например, теория катастроф Кювье. 3. **Монизм** в таксономии: решение проблемы происхождения видов даёт ключ к решению проблемы происхождения всех таксонов; противоположный постулат: проблема происхождения таксонов разного порядка качественно различна (например, Коп — Соре 1895). 4. **Методологический телеологизм**: все органы, части и даже признаки получают рациональное объяснение через указание их служебной роли. 5. **Аддитивный характер корреляции органов**: не в силу внутренней необходимости или взаимосвязи, а в силу постепенного накопления в ходе эволюции; противоположный постулат высказан Кювье (см. § 4). 6. **Пассивный характер эволюции**: не в силу определённых законов, а в силу случайной изменчивости, регулируемой отбором и внешними факторами. 7. **Неповторяемость эволюции**. Противники этого постулата не допускают, конечно, полного повторения организмов на различных путях эволюции, но допускают независимую выработку очень сходных органов и параллельное возникновение сходств. Независимое возникновение существ, могущих давать потомство, не допускается, насколько мне известно, ни одним образованным биологом. Такую точку зрения развивают только некоторые писатели фантастических романов (например, А.Н.Толстой и А.А.Богданов), у них марсиан можно смешать с людьми.

§ 6

Попытаемся разобрать некоторые понятия сравнительной анатомии и при этом подвергнем критическому разбору и перечисленные постулаты. Важнейшие в сравнительной анатомии понятия *гомологии* и *анalogии* установлены Р.Оуэном: гомология — сходство по положению, аналогия — по функции. Историческая морфология заменила сходство по положению сходством в силу общего происхождения. Но историческое понимание гомологии суживает объём понятия. Сериальные гомологии (сходство органов последовательных сегментов или антимер радиальных животных) подходят под определение Р.Оуэна, но не подходят под понимание эволюционистов, так как сериальные органы не происходят от общего органа. Эти сходства приходится объяснять действием законов развития в пределах организма. Поэтому Рей Ланкастер ещё в 1870 г. (см.: Remane 1956) предложил избегать термин “гомология” и называть филогенетически связанные структуры *гомoгенетическими*, а остальные — *гомoпластическими*. Граница между гомологией и негомологией переместилась, но не осталась неподвижной. Как правильно указывает Ремане, понимание гомологии как гомогении является объяснением, теорией гомологии, но не критерием гомологии, так как, как правило, не на основе филогении устанавливается гомогения, а, напротив, руководствуясь органами, признаваемыми за гомогенетические, строится филогения. Можно назвать семь главных критериев, независимых от, как правило, нам неизвестного происхождения: 1) положение в общем плане организма; 2) положение по отношению к соседним органам; 3) состав из подчинённых частей; 4) строение; 5) непрерывная связь в системе или палеонтологии; 6) онтогенез; 7) генетическая (хромосомальная) обусловленность. Самым важным, конечно, является

пятый: если можно установить достаточно непрерывную цепь переходов, то даже при огромном различии крайних членов они считаются гомологичными. Этот критерий привёл к многим блестящим достижениям, в особенности у позвоночных, но он в связи с другими критериями показал негомогеничность (иной термин — “негомофилетичность”) многих органов, считавшихся гомотилетическими. Например, трахеи и мальпигиевы сосуды у всех членистоногих раньше считались гомотилетическими, сейчас ясно, что оба органа возникли в разных стволах членистоногих совершенно независимо (например, см.: Гиляров 1959, с. 122-126). М.С.Гиляров, пользуясь терминологией исторической морфологии, считает трахеи разных групп негомологичными, но справедливо указывает, что значение их от этого не ослабело, а, напротив, возросло, так как послужит к выяснению закономерностей эволюции. Трахеи и мальпигиевы сосуды возникают не случайно (в аристотелевском понимании слова “случай”: “то, что может и не быть”, следовательно, имеет малую вероятность возникновения), а закономерно (возникновение в данных условиях обязательно), они указывают на действие номогенетических, а не тихогенетических факторов эволюции (см.: Берг 1922). Этими факторами являются факторы экологические (переход на сушу), но имеются и конструктивные (сходные потенции; Гиляров 1959, с. 131).

§ 7

Остальные критерии гомологии также далеки от того, чтобы претендовать на абсолютное значение. Онтогенетический критерий, т.е. происхождение от того же зародышевого листка или состав из тех же частиц (те же сегменты или те же позвонки), оказался шатким. Обнаружилось явление перемещения границ (*меторизис* Шимкевича или *гетеробластия* Заленского). В книге Ремане (Remane 1956) приведено много великолепных примеров. Получается известное ещё Гегенбауру понятие *неполной гомологии*. Экспериментальный метод регенерации, приложенный к глазу хвостатых амфибий, привёл к удивительному результату. Нормальный и регенерированный глаза возникают из совершенно различных источников, что вызвало резонное замечание Ремане (Remane 1956). Если признать нормальный и регенерированный глаза гомологичными, удовлетворяем первому, второму и четвёртому критериям. Если признать приоритет принципа происхождения, то придётся считать негомологичными совершенно одинаковые органы на двух сторонах одного экземпляра животного. По-моему, это приведение понятия к абсурду, но, как известно, в абсурды верили и верят многие осуждающие Тертуллиана за приписываемое ему изречение. Седьмой критерий хорошо критикуется Ремане (с. 69-70).

§ 8

Беклемишев не приводит определения гомологии в начале книги, и, поскольку книга пронизана эволюционным подходом, может показаться, что он понимает гомологию в историческом смысле. Внимательное чтение показывает, что это не так. Он различает четыре понятия: 1) *гомофилию* — сходство, унаследованное от общих предков (с. 504, 517); 2) *гомоплазию* — морфологическое соответствие, результат сходной дифференцировки гомологического исходного материала (с. 504, 507, 508, 516, 517); *гомотипию* (с. 155, примеч.): “Под гомотипными частями я разумею такие части одного и того же или разных организмов, которые построены по одному общему плану, принадлежат к

одному и тому же типу частей”; 4) *гомологию* (с. 504): “...в понятие гомологии, помимо гомотипии двух частей, входят и одинаковые связи, топографические и онтогенетические, с остальными частями организма”. Понятие гомологии распадается на понятия гомофилии и гомоплазии (с. 504, 516, 517): это сходство со взглядами Рей Ланкастера. Понятие гомоплазии, видимо, идентично с понятиями *гомологической аналогии* Майварта (1870, см.: Remane 1956) и *гомойологии* Плате (1922, см.: Remane 1956).

Гомофилия оказывается частью гомологии, а эта, в свою очередь, лишь частью гомотипии. Провести границу между гомофилией и гомоплазией часто чрезвычайно трудно, и область гомофилии всё время сужается. Суждения приобретают вероятностный характер. Путём комбинирования разных критериев иногда удаётся чрезвычайно повысить надёжность выводов (см.: Смирнов 1959, с. 68), и этот путь весьма перспективен, но только начинает разрабатываться.

§ 9

Подведём *итоги по вопросу гомологии* (§§ 6-8). Из перечисленных в § 5 семи постулатов серьёзной критике подвергались первый (историзм), пятый (аддитивность) и седьмой (неповторяемость). Исторический момент не упраздняется, но должен сильно потесниться. Взгляды Бэра (см. антитезу к первому постулату) возрождаются на повышенном основании. Понятие гомологии как антитезы аналогии оказалось чрезвычайно гетерогенным. Приходится вспомнить Майварта, который в 1870 г. различал 21 вид гомологий. Его забыли, но в 1922 г. Плате вновь ввёл как новое понятие гомойологии, идентичное майвартовской гомологичной аналогии (см.: Remane 1956, с. 53).

Удивительно, что, несмотря на всё суживающееся применение понятия гомофилии, Ремане, чрезвычайно объективно изложив всю сложность понятия гомологии и несводимость её к гомофилии, продолжает утверждать, что филетическое объяснение гомологии обосновано до тех пор, пока не будет найдено иное, более вероятное объяснение (Remane 1956, с. 62).

§ 10

Немало консервативных биологов и сейчас отождествляют “истинную” гомологию с гомофилией, а для филогенеза широко использовали данные эмбриологии, биогенетический закон, сформулированный Геккелем: “Онтогенез есть краткое повторение филогенеза”. Огромная работа по критике биогенетического закона хорошо резюмирована в книге Ремане, а также в небольшой книжке де Беера (de Beeg 1930), давшего очень интересную классификацию явлений гетерохронии (с. 37-38). Результаты этой критической работы могут быть сведены к следующим положениям.

1. Значение биогенетического закона крайне ограничено.

2. Факты, могущие быть истолкованными в пользу биогенетического закона (анаболия А.Н.Северцова), относятся, по терминологии де Беера, к *геронтоморфозу*, т.е. старческой эволюции медленного непластичного характера, не приводящей к серьёзному прогрессу в эволюции.

3. Приспособительными к эмбриональному и личиночному состояниям можно считать лишь *девиации* Северцова, выравнивающиеся до достижения взрослого состояния. Напротив, огромное значение для эволюции могут иметь эмбриональные отклонения или *архаллакисы*, не имеющие приспособительного значения в эмбриональный период.

4. Явления *архаллаксиса*, *неотении*, *педогенеза* и *фетализации*, гармонирующие с обширным палеонтологическим материалом, являются проявлением не повторения, а предварения филогенеза. Не филогенез является причиной онтогенеза, а наоборот, в этих случаях онтогенез — “причина” филогенеза.

5. Все эти явления — указания на возможность “тайной эволюции”, приводящей к скачку без переходов при сравнении имагинальных форм. Эта форма эволюции — *педоморфоз* — может быть гораздо более быстрой, пластичной и сопровождаться “омоложением” филогенетических стволов. Законы К.Э. фон Бэра вновь выдвигаются, конечно, в пересмотренном виде.

Всё это подрывает ценность перечисленных в § 5 постулатов: первого (историчность), третьего (монизм) и четвёртого (телеологизм): изменения происходят раньше, чем может проявиться их приспособительное значение.

§ 11

Из трёх классических методов построения филогений два — сравнительно-анатомический и эмбриологический — подверглись очень суровой критике. Естествен вывод, что единственно надёжный метод — палеонтологический. Ценность его невозможно отрицать, но это не значит, что безусловно справедливы два положения: 1) при наличии подробных палеонтологических данных мы всегда можем установить филогению; 2) при отсутствии таковых научная филогения невозможна. Первое положение не оправдывается при наличии педоморфоза (см. предыдущий параграф). Второе опровергается несомненным прогрессом научной филогении, которая строится не на основе изолированных “достоверных” сведений, а на объединении в комплексе ряда показаний, каждое из которых может обладать сравнительно небольшой вероятностью, но при объединении давать показания, близкие к достоверности. Это принципиально тот же путь, которым идут точные науки. Известный математик Дж. Нейман даже опубликовал работу “Вероятностная логика и синтез надёжных организмов из ненадёжных компонентов”. Р. Фишер разработал дискриминантный анализ, дающий из ряда ненадёжных признаков комплексный признак очень высокой надёжности (см.: Любичев 1959).

Филогенетика геккелевского направления переоценивала надёжность отдельных показаний и недооценивала взаимосвязь их (злоупотребление постулатом пятым и седьмым, § 5). Всякое крупное приобретение организма считалось неповторимым (нефридии, метамерия, кровеносная система, целом и т.д.), и самый низший организм, обладающий ими, считался предком всех высших (Беклемишев, с. 618). Поэтому, например, нефридии играли огромную роль в обосновании гипотезы происхождения позвоночных от кольчатых червей. Сейчас даже такое сходство с позвоночными, как строение нефридиальной системы у олигохеты *Allobophora antipae*, считается конвергенцией, так как — особенно после работ Гудрича — стало ясно, что то, что считали нефридиями у позвоночных, ни в каком смысле не гомологично нефридиям олигохет (Беклемишев, с. 603).

§ 12

Кризис старой филогенетики и возник потому, что работая её методами приходили к совершенно различным выводам. Позвоночных производили от аннелид, немертин, трилобитов, хелицероидов, кишечножаберных, иглокожих. Ряд фантастических теорий были разработаны даже, по мнению критиков, с “дьявольским остроумием” или с большой эрудицией (Беклемишев, с. 301).

Без сильного воображения, конечно, нельзя обойтись, но современные теории оперируют совсем иными чертами сходства, чем старые. С современной точки зрения гипотеза Гарстанга (см.: de Beer 1930) о происхождении хордовых от неотенических личинок предков иглокожих вызывает меньше возражений, чем использование чисто структурного сходства, что, к удивлению, делают и Ремане, и Беклемишев (с. 511). Как в своё время показал лучший знаток кишечножаберных Шпенгель (Spengel 1893), сходство вовсе не так велико, а всё окружение радикально отлично.

Так называемые переходные формы, которые раньше рассматривались как блестящее доказательство филогенетических построений, сейчас, как правило, называются “сборными типами” или относятся к области конвергенций. Сюда относятся: однопроходные (“птицезвери”), сипункулиды, двоякодышащие рыбы, первичнотрахейные, сольпуги, плоские гребневики, *Symphyla*, *Kinorhyncha* (см.: Беклемишев, с. 102, 126, 164, 246) и пр. Все они как “переходные формы” значат немногим более, чем таковые времён “лестницы природы”, где переходными формами между растениями и животными значились такие организмы, как зелёная гидра, кораллы, стыдливая мимоза, орхидея *Ophrys insectifera* (сейчас она фигурирует в арсенале теории мимикрии) и даже галловые насекомые (Remane 1956, с. 398).

§ 13

Крушение огромного количества филогенетических гипотез и большая помощь палеонтологов привели к созданию иных принципов построения филогений. Иллюстрирую это двумя примерами.

Пиявки долгое время многими считались “переходными формами” между плоскими червями и олигохетами. Существует и переходная форма между пиявками и олигохетами. Возникли две гипотезы: одна производила олигохет через пиявок от плоских червей, другая, наоборот, — пиявок от олигохет, причём все сходства пиявок с олигохетами считались чисто конвергентными. Спор решился, как это не часто бывает в вопросах филогении, полной победой второй гипотезы. Что же решило вопрос? Не структурные сходства, а архитектурные соображения: взаимное расположение целома, кровеносной системы и нервной цепочки. Первая гипотеза приводила к совершенно неприемлемым предположениям: внутри “кровеносных сосудов” возникают другие кровеносные сосуды, нервная цепочка лежит в “кровеносном сосуде”. Вторая гипотеза целиком разъясняет эти отношения, руководствуясь хорошо обоснованным принципом субституции органов (Беклемишев, с. 524, 525, рис. 269); вопрос решается без помощи палеонтологии.

Другой пример — возникновение диссимметрии брюхоногих (Беклемишев, с. 274-284). Старые гипотезы рассматривали возникновение диссимметрии как единый непрерывный процесс. При этом наблюдалась несогласованность в развитии диссимметрии у четырёх систем или наборов органов: 1) раковина, 2) мантийный набор, 3) нервная система и 4) печень, половой аппарат и пр. Новая гипотеза Нефа различает три процесса: а) быстро идущий торзионный процесс, вызывающий только закручивание кишечника и перекрёст нервов; б) медленно идущий деторзионный процесс, связанный с трохойдным закручиванием раковины, обусловившим диссимметрию мантийного комплекса; в) восстановление симметрии нервной системы. Огромное количество изолированных фактов укладывается в такую стройную систему, что гипотеза полностью вытеснила старые представления и почти без помощи палеонтологии.

Палеонтологи сделали очень много для усовершенствования методов филогении. Абель (Abel 1911) различает: 1) ряды приспособлений, иллюстрирующие возможные связи; 2) ряды ступеней отдельных групп органов: здесь часто при использовании различных систем на том же материале получаются различные филогении; ряд предков — подлинные филогении, где показания всех систем органов совпадают. При такой строгости требований бесспорные филогении устанавливаются очень редко, большинство являются приближёнными. Не исключена возможность, что многие авторы впали в противоположную крайность и переоценивают такие два полезных принципа, как “наличие перекрёста специализации” и закон Долло о необратимости эволюции. Ряд соображений, в частности явления пedomорфоза (§ 10), предостерегают от чрезмерной их абсолютизации.

§ 14

Можно прийти к выводу, что при оценке филогенетической близости таксонов высокого ранга имеют особое значение не столько структурные признаки, сколько тектологические и архитектурные (см.: Беклемишев, с. 19): “Разделение целого на части и описание их взаимной связи составляет предмет *тектологии*; синтез целого, обратное его построение из частей, составляет предмет *архитектоники*”. Оба термина предложены Э.Геккелем. Используя математические термины, можно сказать, что оба раздела составляют, так сказать, биологическую топологию. Многие её идеи были развиты ещё Ж.Сент-Илером.

Среди методов архитектуры к наиболее точным относятся методы *проморфологии*, или учения о симметрии (с. 19, 21) (термин Геккеля). К сожалению, сам Беклемишев не вполне последовательно применяет эти термины, и первая часть книги названа “Проморфология”, хотя правильнее её назвать “Архитектоника”. Такая же неясность имеется и на с. 308.

Можно дать такую примерную классификацию сходств, имеющих разное значение при построении филогений. 1. *Формальные*: не имеющие никакого отношения к исторической морфологии и сомнительное — к конструктивной. Например, сходство пирозом и губок (Беклемишев, с. 360): колониальность, много входных, одно выходное отверстие; долиолум и сифонофор (Там же). Мне думается, что и сходство сифонант и дискокант (резкое разделение, предложенное Э.Геккелем, потом почти забытое, восстановлено Беклемишевым, с. 83, 84) является чисто формальным, почему и нельзя говорить об единой теории происхождения сифонофор. 2. *Габитуальные*, основанные на внешнем облике, большей частью на конвергенции: киты и рыбы, коловратки и трохофоры, пелагические немертины, сагитты и ископаемые *Amiskwia* (Беклемишев, с. 307, 560). 3. *Структурные*. Этими сходствами злоупотребляли, но, потеряв прежнее значение для построения филогений, они ставят нас перед новыми проблемами. 4. *Тектонические*. 5. *Архитектонические*. Различие показано на с. 368: тектологическое понятие — система органов, т.е. совокупность органов одинаковой или сходной функции и строения (зубная система млекопитающих); архитектурное понятие — аппарат, т.е. совокупность органов, сходных или несходных, образующих единое планомерно построенное целое (например, пищеварительный аппарат). Но архитектурным признаком является, например, и судьба бластопора, характер дифференцировки целомов в онтогенезе и пр. Эти сходства имеют первоклассное значение

для установления высших таксономических категорий. Беклемишев прекрасно пользуется ими для критики гипотезы Ланга о происхождении плоских червей и для установления двух больших надтипов *Protrochozoa* и *Trochozoa*. Само собой разумеется, что даже большое архитектурное сходство не даёт нам права утверждать монофилетизм, так как параллелизм так распространён, что устранить его наличие можно только при детальном изучении. 6. *Проморфологические*, т.е. относящиеся к симметрии: они относятся в основном к области конструктивной морфологии, чего мы коснёмся ниже. 7. *Потенциальные* — занимают особое положение, так как в отличие от первых шести групп они являются “невидимыми сходствами”. Под потенциальными признаками следует понимать такие, которые заключаются в возможностях данной группы и осуществляются в сходной, но не тождественной форме у ряда представителей группы. Признак *Scolecida* — способность образовывать сходные, но не сводимые к одному исходному плану хоботки, отсутствующие за пределами типа (Беклемишев, с. 558).

§ 15

Опровержение большого числа гипотез как будто лишило ценности факты, их поддерживавшие. Но нельзя ли этими отбросами гипотез воспользоваться для конструктивной морфологии, подобно тому, как камни Колизея пошли на постройку несравненно более совершенного здания, собора св. Петра. Многие выводы уже были сделаны рядом авторов.

А. Мы находим сходство, однообразие там, где ожидали разнообразие в силу неповторимости сложных событий: параллелизм и конвергенция вместо дивергенции, полифилия вместо монофилии (Беклемишев, с. 9, 666). Параллелизм структур в 1925 г. был выдвинут А.А.Заварзиным (Беклемишев, с. 431). Независимое происхождение сходств пронизывает всю сравнительную анатомию и гистологию (например, происхождение поперечнополосатой мускулатуры, см. с. 540). Среди многочисленных примеров параллелизма можно привести лишь один из книги Беклемишева (с. 657, 658) — эволюция женских совокупительных органов от подкожной импрегнации через преобразованные женские пути к оплодотворению при помощи мужского органа у турбеллярий и пиявок: в своё время этот параллелизм рассматривался как один из важных аргументов в пользу филогенетической близости этих двух групп.

Все эти соображения заставляют сейчас всех авторов принимать полифелитизм членистоногих в старом объёме этого понятия: спор идёт лишь о числе параллельных стволов — четыре, шесть, восемь или более.

§ 16

Б. Мы находим разнообразие там, где ожидали однообразие, — уменьшение разнообразия по мере эволюции в противоположность принципу дивергенции Дарвина. Огромное количество фактов указывает, что очень часто (может быть, даже как правило) в начале возникновения какого-либо органа у родственных форм возникает огромное разнообразие, не сводимое к одному прототипу. Такие факты обычно не выпячивают, но в книге Беклемишева их рассеяно очень много: огромное разнообразие кариокинезов у простейших (с. 38), глаз, нервной, кровеносной системы и пр. Особенно любопытно колоссальное разнообразие копулятивных органов при их возникновении у плоских червей (с. 642). Мужские копулятивные органы возникают на базе четырёх органов (с. 643-645): 1) из грушевидных органов кожного

вооружения; 2) из железистых шипов; 3) циррус — заворот кожных покровов в виде трубки; 4) мягкий пенис — сосочек, возникающий или путём разрастания краёв полового отверстия, или за счёт редукции стилета в органах первого типа. Каждый из этих органов возникает по крайней мере дважды, а скорее многократно. У паразитических червей, произошедших от турбеллярий, диапазон различий в строении несравненно меньше (с. 653). Весь процесс образования копулятивных органов начинается сначала у аннелид, в разных стволах членистых и у вторичноротых (с. 662-664). Даже такое как будто простейшее приспособление, как анус, возникает самым разнообразным способом (с. 502, 503).

§ 17

В. Филогения не эквивалентна естественной систематике. Спор о том, совпадают ли понятия естественной и филогенетической систем, имеет значительную давность (см.: Любишев 1923). Беклемишев, не отрицая важности филогении для исторического объяснения системы, указывает, что нельзя говорить с уверенностью, в какой мере сходства обусловлены унаследованием от общих предков (с. 9, 103). Сейчас существует направление, решительно отрывающее филогенетическую систему от естественной (Б.М.Козо-Полянский, Hennig 1956; и др.). Следуя этому направлению, крокодилов надо объединять с птицами и противопоставить другим рептилиям, Lepismatidae — объединить с Pterigota и противопоставить другому семейству щетинкохвосток — Machilidae. Против этого последовательного применения исторического подхода протестуют многие, например, А.Г.Шаров (1959, с. 176). Но построение системы на основании максимального родства возможно только там, где имеется достаточно палеонтологических или очень много современных форм, не говоря уже про низшие таксономические уровни. Смещение же разных принципов в одной системе может вызвать только путаницу.

§ 18

Г. Процесс эволюции не пассивен, а активен. Беклемишев подчёркивает (с. 364) важность образа жизни для прогресса (с. 416, 537), примат нервного аппарата в прогрессивной эволюции. Не всегда эволюция прогрессивна: помимо многих случаев паразитизма, мы имеем такой неактивный тип, как иглокожие, где при громадном разнообразии направления развития наблюдаем почти полное отсутствие прогресса (Беклемишев, с. 335, 462). Это никак не связать с непосредственным влиянием среды. Иглокожие, как правило, не являются сидячими организмами и, однако, начиная с нижнего силура, не только сохраняют, но и развивают радиальную симметрию, вообще говоря характерную для сидячих или пассивно-пелагических животных (с. 330). Вполне законченный характер радиальная симметрия получает у высших подвижных офиур Euryale (с. 324, 331). Правда, у некоторых морских ежей появилась третичная двусторонняя симметрия, но ежи отнюдь не отличаются подвижностью. Упорный консерватизм морских звёзд никак нельзя объяснить образом жизни: многие из них — активные хищники, жертвами которых бывают даже рыбы. Прогресс нервной системы (вспомним слова Кювье: нервная система это, в сущности, весь организм) определяется рядом морфологических критериев (Беклемишев, с. 424, 435, 443):

1) от децентрализованной нервной системы (диффузное сплетение) к разным формам централизации;

- 2) уход нервной системы вглубь (с. 437);
- 3) сближение стволов нервной системы;
- 4) ганглионизация: сближение нервных клеток в узлы;
- 5) цефализация: обособление головного мозга;
- 6) внешнее архитектурное упрощение (с. 434, 436);
- 7) усложнение внутренней архитектоники.

Во всех высших типах прогресс нервной системы идёт параллельно. Медленно прогрессирующие иглокожие сохранили особенность кишечнотелостных: развитие нервной системы не только из эктодермы.

§ 19

Все эти данные подрывают значимость постулатов, перечисленных в § 5. Не затронут был только второй постулат (актуализм Ляйелля), но мы знаем, что со стороны геологов и палеонтологов слышно много голосов о резких периодических колебаниях условий существования — возрождение на повышенном основании теории катастроф Кювье. Общий вывод можно сделать такой. Та форма упорядочения органического многообразия, которая соответствует указанным постулатам, не эквивалентна этому многообразию. Но порядок есть, он иной и даже значительно более строгий, чем предусматривается историческим подходом к морфологии.

Есть основания не считать беспочвенной фантазией мысль молодого Гёте, что можно предсказать не только существующие, но и могущие существовать в иных условиях формы растений. В применении к животным старая теория типов Кювье приобретает новый смысл: ограниченность многообразия форм. Возможно, конечно, что все животные, принадлежащие к одному типу, произошли от одной или немногих форм. Но это вовсе не обязательно, и тот же тип может быть достигнут несколькими путями. Беклемишев и защищает понятие типа в этом, кювьеровском, смысле слова (с. 113, 130). Он прекрасно показывает различие планов строения ползающих гребневиков, сколецид и трохофорных животных (с. 26). В некоторых отношениях сколециды оказываются даже ближе ко вторичноротым, чем к трохофорным, с которыми их многие сближают (с. 291): само собой разумеется, что не может быть и речи о филогенетической близости сколецид и вторичноротых.

Если Беклемишев вместе с рядом других авторов лишает ползающих гребневиков претензии быть предками плоских червей, то архитектурное сходство гребневиков с высшими типами им не только не умаляется, но увеличивается, в частности сравнение плана строения гребневиков и вторичноротых (с. 287-289), может быть даже, что этому сходству придаётся слишком большое значение.

§ 20

Много внимания у Беклемишева уделяется *проморфологии*, или учению о симметрии. От проморфологии Геккеля в исторической морфологии осталось только различие радиальной и двусторонней симметрии, что связывалось с образом жизни. Связь, конечно, есть, но далеко не тесная (см. § 18). Беклемишев тоже пытается связывать симметрию с образом жизни, но во многих случаях (например, приапулиды и нематоды) неубедительно. Но что образ жизни недостаточен для истолкования симметрии, для него совершенно ясно (с. 30). Тут и двусторонняя симметрия у сидячих и пелагических форм (например, сифонанты, с. 80), а также вращательная, комбинированная, ди-

хотомическая, независимо возникающая у гребневигов и турбеллярий (с. 101, 108), и т.д.

Один принцип проявляется достаточно ясно: исходный пункт — асимметрия, затем разнообразные формы симметрии (в том числе криволинейная симметрия Д.В.Наливкина, с. 21), а затем вторичное нарушение симметрии, диссимметрия (с. 28, 46). Наряду с этим характерен процесс обеднения элементами симметрии (с. 28, 267).

Метамерия справедливо рассматривается как частный случай симметрии, допускается и возможность криволинейной симметрии. Совершенно правильно Беклемишев отвергает принимаемое исторической морфологией мнение, что только целомическая метамерия есть настоящая метамерия (с. 155). Метамерию можно классифицировать по разным принципам.

А. *По путям возникновения*, из коих главных три: 1) метамерное упорядочение первоначально беспорядочно расположенных гомотипных частей; 2) метамерная дифференцировка частей вдоль первоначально однородного целого; 3) соединение первоначально независимых гомотипных частей.

Б. *По полноте охвата тела*: всего тела, только частей (стебелёк лилий, руки офиур) или частей наряду с телом (членистоногие).

В. *По направлению метамеризации*: 1) снаружи, преимущественно эктодермальные части (киноринхи, олигомерные аннелиды, мизостомиды, хитоны, с. 164-168); 2) от внутренних органов: триклады (с. 159).

Г. *По самостоятельности возникновения* — первичная и вторичная. Так, метамерия целомической мезодермы ларвального тела возникает под влиянием метамерии эктодермальных органов.

Д. *По порядку*: здесь тоже различают первичную и вторичную, но в другом смысле — каждый сегмент может быть разбит на несколько вторичных (полихеты, пиявки, с. 203); наоборот, может происходить слияние сегментов (двупарноногие, с. 247) или образование периодически чередующихся комплексов сегментов у полихет и многоножек (с. 203, 247).

§ 21

Широкое понимание симметрии и вообще правильности строения организма, естественно, приводит к математической трактовке органических форм. Этого вопроса Беклемишев касается очень кратко, упоминая закон Голларда о возрастании числа щупалец (с. 53), старые работы В.Меллера о корненожках (с. 19) и недавнюю работу Д.Д.Мордухай-Болтовского по геометрии радиолярий (с. 30). Для того, чтобы получить представление о многочисленных попытках математической морфологии, следует познакомиться с замечательной книгой Д'Арси Томпсона (d'Arcy Thompson 1942). Автор пишет, что книга не нуждается в предисловии, так как сама является предисловием от начала до конца. Да, предисловием к новой великой книге о математической трактовке органических форм. Одни биологи, даже с редкой среди биологов склонностью к математике, без помощи высокообразованных математиков её написать не смогут, как правильно отмечает Томпсон. Но консервативные биологи любят задавать вопрос: а какое объяснение вы дадите математическим формам? Однако вспомним историю науки. Когда один из предшественников Менделеева — Ньюлендс докладывал первый несовершенный набросок периодической системы, председатель Химического общества, сам крупный химик, задал "убийственный" вопрос: "А не пробовали ли Вы улавливать свойства химических элементов по первым буквам их заглавий?".

После открытия Менделеева таких “умных” вопросов не задавали даже невежды.

Разумеется, не следует игнорировать ни одного из направлений по отысканию смысла симметрии и других проявлений математической правильности строения. Обычное, связанное с образом жизни, очень часто вполне убедительно. Мордухай-Болтовский начинает свою книгу словами: “Правильные формы в организмах объясняются экономией материала”— второй возможный постулат. Но в предисловии по поводу своей и аналогичных работ он уже самокритично пишет: “Я убеждён, что лет через пятьдесят математическая биология займёт такое же место, как математическая астрономия, что там, где стоят эти маленькие хижинки, будут стоять великолепные постройки, воздвигнутые более могучими умами. Но умам этим придётся преодолеть несравненно большие трудности, чем те, что приходится встречать в небесной механике”.

Третьим подходом, предвиденным ещё Декандалем, является рассмотрение организма как подобия кристалла, что позже защищал Н.К.Кольцов. В пользу этого говорят поразительные формы симметрии у низших организмов, попытки “синтетической морфологии” (опыты Ледюка, Бюкли и пр.— см.: Д’Арси Томпсон), понимание самых низших организмов как биокристаллов, многие триумфы современной генетики. Однако прямое перенесение кристаллографических подходов невозможно прежде всего потому, что 1) организмы отличаются чрезвычайной гетерогенностью строения, 2) здесь господствует часто пятилучевая симметрия, немислимая в кристаллах.

Требуется искать новых путей. Одной из форм нащупывания этих путей может быть эстетическое восприятие. Понятие красоты, как и всякое другое понятие, отнюдь не произвольно (законы гармонии, открытые ещё Пифагором, цветовой контраст и пр.), а являются отображением каких-то реальных соотношений объективного мира. Большинство математиков отчётливо сознают связь математики и эстетики. “Математика — это красота”, — говорил мой незабвенный школьный учитель А.Ф.Андрушкевич. Биологи начинают понимать: “Природа — творческая художница: но искусство не является ни случаем, ни произволом, ни выполнением великих законов” (Берталанффи). Это понимал Гёте, это чувствовал Э.Геккель, но увлечение историческим подходом заставило его забыть своё лучшее произведение. Вот почему возрождающаяся конструктивная морфология с уважением рассматривает его “Общую морфологию”, а его филогенетические спекуляции даже со стороны его единомышленников часто встречали снисходительную усмешку (помню иронические замечания моего университетского профессора В.М.Шимкевича).

§ 22

Мы стоим перед необходимостью приступить к синтезу различных пониманий сравнительной анатомии. Мы имели в истории четыре главных направления:

- 1) чисто телеологическое Аристотеля, уже наметившего, однако, ряд принципов иного сорта (корреляция, компенсация и пр.);
- 2) теория типов Кювье, углубление принципа корреляции;
- 3) единство плана строения Ж.Сент-Илера, ограничение телеологии, зарождение эволюционизма;
- 4) Ч.Дарвина, сохранившего эмпирическую телеологию, введшего примат исторического подхода, отрицание теории типов Кювье.

Сент-Илер отличается от Дарвина не менее резко, чем от Кювье.

Как и все крупные антиномии науки, антиномии сравнительной анатомии: 1) телеология—ателия; 2) историчность—номотетичность; 3) единство—множество планов строения,— не могут быть преодолены путём исключения одной из антитез, а лишь путём их синтеза, не “или-или”, а “и-и”. Часто забывают, что закон исключённого третьего есть весьма приближённый, хотя и полезный в обыденной практике закон, и диалектической логикой не признаётся. Синтез потребует огромной коллективной работы. Беклемишев делает крупный и важный шаг по пути этого синтеза: вот почему его книга импонирует читателю, даже если он не может вполне ясно формулировать своё отношение к затронутым проблемам. Половину книги занимает учение о планах строения и обоснование типов животных в смысле Кювье. Сочетаются: 1) эволюционизм; 2) номотетичность; 3) умеренный телеологизм; 4) множественность планов строения. Сравнительный метод проводится чрезвычайно выпукло. Неоднократно формулированные “единства” формы и функции, формы и материи, организма и условий существования не отвергаются, но взаимно ограничиваются и приобретают не абсолютный, а относительный, вероятностный характер. В связи с развитием сравнительной анатомии идёт и учение об естественной системе. Обе дисциплины — лишь различные пути ко всё большему овладению многообразием органических форм. Сравнительная анатомия пытается охватить всю полноту организации и потому касается преимущественно высших таксонов; естественная система заинтересована в первую очередь в таксономически наиболее ценных признаках организма. Оба пути в конечном счёте должны сойтись. Математика начинает проникать в обе дисциплины разными путями. Открываются перспективы к тому, чтобы сравнительная анатомия заняла почётное место в ряду точных наук. Возможно и внедрение экспериментов, но это уже не так существенно. Ведь образец точной науки — небесная механика — до самых последних лет обходилась без экспериментов, а морфология животных и растений ещё ждёт своих Коперника, Галилея, Кеплера и Ньютона.

А раз мы уже наблюдаем проникновение в сравнительную анатомию строгих и точных методов, то открывается и перспектива на возможность управления явлениями. Многие выдающиеся представители точных наук полагают, что именно в биологии, может быть, суждено состояться самым крупным открытиям ближайших десятилетий. Этот путь, как правило, мыслится через внедрение физики и химии, через дальнейшее развитие блестящих достижений современной генетики. Невозможно отрицать перспективность этого направления, но одним путём нельзя постигнуть столь великую тайну, как тайна многообразия организмов. Увлечённые своими успехами, генетики мыслят всю эволюцию в плане доступных для эксперимента скрещиваний, экстраполируя свои выводы в область, не доступную эксперименту. Но огромное количество фактов даёт право весьма сомневаться в законности подобной экстраполяции. Помимо “пути снизу”, закономерен другой путь — сверху, от целого организма. Сравнительная анатомия может разведать пути к решению ряда проблем, и то, что сейчас кажется “чистой” наукой, сможет приобрести весьма прикладное значение. Работы Пастера по самозарождению привели к перевороту в медицине; метко сказал Тимирязев, что сорок лет теории дали больше, чем сорок веков практики. Мечников пришёл к теории фагоцитоза на основе наблюдений над развитием иглокожих. Изучение ри-

сунков пальцев идентичных близнецов, как говорят, уже наметило путь к надёжному установлению отцовства.

Ренессанс наук, подобных сравнительной анатомии, презрительно называемых чрезмерными почитателями всякого “эксперимента” (часто смешивающими игру с дорогими инструментами с подлинным научным экспериментом) “описательными”, может быть, будет не менее плодотворным, чем внедрение в биологию физики и химии. Но оба направления будут, конечно, широко использовать математику, “царицу и служанку всех наук”.

Следуя великому диалектическому закону развития науки, в этом прогрессе неоднократно придётся возвращаться к великим мыслителям прошлого, начиная с мыслителей несравненной Эллады. Прошлое науки не кладбище с надгробными плитами над навеки похороненными идеями, а собрание недостроенных архитектурных ансамблей, многие из которых не были закончены не из-за несовершенства замысла, а из-за технической и экономической несвоевременности.

“Возьмём из прошлого огонь, а не пепел” (Жан Жорес).

Литература

- Беклемишев В.Н. 1952. *Основы сравнительной анатомии беспозвоночных*. М.: 1-698.
- Берг Л.С. 1922. *Номогенез*. Петроград: I-VIII, 1-306.
- Гиляров М.С. 1959. Закономерности изменений морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни // *Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н.Северцова* 27: 118-133.
- Любищев А.А. 1923. О форме естественной системы организмов // *Изв. Биол. ин-та при Перм. ун-те* 2, 3: 99-100.
- Любищев А.А. 1959. О применении биометрии к систематике // *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.* 9: 128-136.
- Мордухай-Болтовский Д.Д. 1936. Геометрия радиолярий // *Учён. зап. Ростов. ун-та* 8: 1-91.
- Смирнов Е.С. 1959. Гомология и таксономия // *Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н.Северцова* 27: 68-78.
- Тимирязев К.А. 1949. Исторический метод в биологии // *Избр. соч. в 4-т. М., 3*: 355-600.
- Шаров А.Г. 1959. О системе первичнобескрылых насекомых // *Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н.Северцова* 27: 175-186.
- Abel O. 1911. Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre // *Die Abstammungslehre*. Jena: 198-250.
- Beer G.D., de. 1930. *Embryology and Evolution*. Oxford Univ. Press: I-VI, 1-116.
- Radl E. 1905. *Geschichte der biologischen Theorien*. Leipzig, 1: I-VII, 1-320.
- Radl E. 1909. *Geschichte der biologischen Theorien*. Leipzig, 2: I-X, 1-604.
- Remane A. 1956. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. 2 Aufl. Leipzig: 1-364.
- Thompson d'Arcy W. 1942. *On Growth and Form*. Cambridge Univ. Press: 1-1116.
- Weber H. 1958. Konstruktionsmorphologie // *Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. und Physiol. Tiere* 68, 1/2: 1-112.

