

# НЕРАВНОМЕРНОСТЬ ТЕМПОВ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ И ПРИНЦИП КОМПЕНСАЦИИ ФУНКЦИЙ<sup>13</sup>

*Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)*

Проблема взаимосвязи органов, становления этой взаимосвязи в филогенезе и примыкающие к ней вопросы специализации и вымирания являются одними из важнейших глав эволюционного учения. Несмотря на то, что к этим вопросам приковано внимание морфологов, палеонтологов и эволюционистов, проблема преобразования корреляционных систем организмов все еще остается одной из наименее изученных в биологии.

Смысл познания закономерностей молекулярной и клеточной биологии состоит в том, чтобы, поняв течение процессов на элементарном уровне, перейти к познанию и управлению процессами развития на уровне тканей, органов, самих организмов и их сообществ.

Логика развития науки такова, что сегодняшний бурный прогресс в области молекулярной биологии должен неминуемо в ближайшие десятилетия, а, может быть, и годы, затронуть и решение эволюционных проблем, являющихся предметом изучения филогенетики, зоологии, палеонтологии и ботаники. К сожалению, пока что интенсивность исследований в этих областях биологии сравнительно невелика.

Справедливое замечание И.И. Шмальгаузена (1938) о том, что «проблема интеграции является до сих пор почти совершенно незатронутой», все еще остается в силе. Как отмечал И.И. Шмальгаузен (1938), «нужно изучить факторы, определяющие координацию частей при филогенетических преобразованиях организма», причем наиболее важным он считал выяснение вопроса, «каким образом и с т о р и ч е с к и возникал весь этот связующий механизм и какова его роль в процессе дальнейшей эволюции. Это – целая цепь еще совершенно не разработанных вопросов огромного и теоретического и практического значения» (стр. 4–5, разрядка И.И. Шмальгаузена). К числу наименее изученных вопросов в этой проблеме относится вопрос о так называемых «биологических координациях» (Шмальгаузен, 1938).

## СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА КООРДИНИРОВАННОСТЬ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ В ФИЛОГЕНЕЗЕ, ПРОБЛЕМЫ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ, ВЫМИРАНИЯ И СТАНОВЛЕНИЕ ЭТИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

Согласно классическому, идущему от Кювье представлению, при смене условий существования органы одной системы преобразуются более или менее синхронно в одном и том же направлении (Шмальгаузен, 1939а). С этой точки зрения, биологические координации ограничивают возможность независимого изменения отдельного органа данной системы:

<sup>13</sup> Зоологический журнал, 1963, т. 42, вып. 9, с. 1289–1305.

«Адаптация организма к ограниченной среде допускает, главным образом, только некоторые направления эволюции организма, именно, только дальнейшую специализацию, т.е. приспособление к частным условиям в пределах еще более ограниченной среды. Сеть биологических координаций усложняется все более, организм получает благодаря им большие преимущества в борьбе за существование, но вместе с тем теряет свою пластичность, т.е. возможность перестройки в случае изменения среды. При специализации устанавливается слишком сложная и потому прочная связь организма со средой. Организм становится (в своей эволюции) в полную зависимость от данной среды, выход из которой для него все более затрудняется. Таким образом, создаются тупики эволюции» (Там же, с. 85).

На этих представлениях о координированном преобразовании органов при смене условий существования основывается ряд важнейших положений современной эволюционной теории и практики морфологических и филогенетических исследований. Это представления: 1) о возможности реконструкции целого организма по отдельным его фрагментам; 2) об утере пластичности в связи со специализацией; 3) о том, что специализация ведет к созданию тупиков эволюции и к вымиранию; 4) о том, что специализированные формы поэтому не могут стоять у основания новых ветвей развития.

Как возникли и сложились эти представления?

Кювье (1937) впервые создал стройное учение о корреляциях, сыгравшее огромную положительную роль в становлении сравнительной анатомии и в особенности палеонтологии. Самый факт постановки вопроса о тесной взаимосвязи органов и взаимозависимости их друг от друга был чрезвычайно прогрессивным.

В «Рассуждении о переворотах на поверхности земного шара» Кювье писал: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют, путем взаимного влияния, одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие.

Таким образом, как я говорил в другом месте, если кишечник животного устроен так, что он может переварить только мясо, причем мясо свежее, то и его челюсти должны быть построены так, чтобы проглатывать добычу, его когти, чтобы ее схватывать и разрывать; его зубы – чтобы разрезать и разделять; вся система его органов движения – чтобы преследовать и ловить ее; его органы чувств – чтобы замечать ее издали; нужно также, чтобы природа наделила его мозг необходимым инстинктом, чтобы уметь прятаться и строить ловушки своим жертвам» (с. 130).

Придавая своим наблюдениям форму закономерности, Кювье писал: «Одним словом, форма зуба влечет за собой форму сочлененной головки, форму лопатки, форму когтей совершенно так же, как из уравнения кривой вытекают все ее свойства» (стр. 132). «Один такой след (парнокопытного. – *Н.В.*) открывает наблюдателю и форму зубов, и форму челюсти, и форму позвонков, и форму всех костей ног, плеча, таза только что прошедшего животного. Этот знак более надежный, чем все знаки Зодиака» (с. 134).

Кювье отметил, что «имеется какое-то постоянное взаимоотношение между двумя органами, на вид совершенно чуждыми и града ц и и х ф о р м в з а и м н о с о о т в е т с т в у ю т б е з п е р е р ы в а, даже в тех случаях, когда мы не можем себе отдать отчета в их связи» (с. 135, разрядка моя. – *Н.В.*).

Ч. Дарвин (1939) вложил новое, эволюционное содержание в учение о корреляциях, которое рассматривалось им в связи с исследованием законов изменчивости (1859, 1868, 1875). Так, статичная по сути идея Кювье о взаимосвязи органов внутри организма превратилась в динамическую по духу теорию о взаимосвязанном и взаимозависимом изменении органов в процессе эволюции.

А.Н. Северцов (1939) и И.И. Шмальгаузен (1938, 1939, 1939а) вслед за Плате (L. Plate, 1913) разделили явления соотносительной изменчивости на две

группы: 1) собственно корреляций – взаимозависимого, соподчиненного развития органов в онтогенезе и 2) корреляций – согласованного изменения соотношений между органами, развивающимися независимо друг от друга и от третьего органа, как в процессе онто-, так и филогенеза. Как отмечает И.И. Шмальгаузен (1939), большинство примеров «корреляций» Кювье относится к координациям.

Ч. Дарвин (1875) фактически различал корреляции и координации и, проводя разделение между этими группами явлений, специально рассматривал собственно корреляции и на изменение.

Однако последующие исследователи полностью перенесли выводы Дарвина о закономерностях коррелятивной изменчивости и на изменчивость координационную. Нечеткое разделение Ч. Дарвином (1859) явлений корреляции и координации дало повод для ряда нападок на его учение. Так, Спенсер (H. Spencer, 1864) нашел в одновременности согласованных изменений органов одно из своих основных возражений против теории естественного отбора и решающий довод в пользу ламаркизма (1864). Действительно, в позднейшем изложении теории корреляций (1875) Дарвин значительно чаще, в ответ на критику Спенсера, прибегает к ламарковскому «упражнению органов», чем в 1859 г.

Коп (E. Cope, 1887) выдвинул «закон неспециализированности», согласно которому новые группы могут произойти только лишь от неспециализированных членов родительских групп. Развивая представления Копы, Депере (1915) сформулировал «закон специализации филогенетических ветвей». Он подчеркнул, что «специализация не затрагивает весь организм целиком. Она распространяется на один орган или на группу органов, более или менее тесно связанных между собою в функциональном отношении. Вот почему на самом деле чаще всего специализация как будто не имеет никакой цели, кроме постепенного совершенствования одной определенной функции – плавания, летания, прыгания, бегания и т.п.» (с. 164–165).

Депере связывает специализацию с вымиранием группы и считает, что «специализация ни в коем случае не является условием процветания; или долготы ветвей, а служит, напротив, старческим признаком, который предшествует их близкому вымиранию» (с. 172).

Депере, как и многие другие палеонтологи, считал, что дарвинизм не может решить проблемы вымирания: «Чтобы объяснить вымирание видов, борьба за существование оказывается решительно недостаточной» (с. 186). Взамен дарвиновской трактовки, Депере предложил теорию, согласно которой каждая филогенетическая ветвь проходит в своем развитии стадии возникновения, юности, которым соответствует низкий уровень специализации, и стадии старения, которым соответствует высокий уровень специализации. Последняя стадия «подготавливает», по Депере, вымирание группы. Теория Копы–Депере о вымирании как следствии узкой специализации была логическим развитием и продолжением учения о координированном преобразовании органов в филогенезе.

Плате, выдвинувший понятие о «филетических корреляциях» (1913), соответствующее северцовским «координациям», ранее считал, что при преобразовании системы «сложных коадаптаций... большое число элементов изменяется шаг за шагом в определенном направлении и часто одновременно» (Plate, 1908, с. 350).

Подобная точка зрения о более или менее равномерном и однонаправленном преобразовании органов в процессе специализации, о тесной координированности этого преобразования и о том, что эта скоординированность сужает потенциальную приспособляемость организма и тем самым ведет к вы-

миранию группы, господствует и поныне (Franz, 1935; Шмальгаузен, 1938, 1939, 1939а, 1946).

Вместе с тем уже издавна естествоиспытатели обращали внимание на проявление нескоррелированности в строении органов одной биологической направленности, а позднее, с развитием эволюционных идей, на некую неравномерность темпов преобразования органов. Первые примеры проявления неполной корреляции приводит еще Аристотель.

Кювье (1812) отмечает, что «в целом понятна необходимость более сложной пищеварительной системы для видов, у которых зубная система менее совершенна» (с. 133). Однако это, как бы брошенное вскользь, замечание теряется среди огромного количества доводов и фактов, приведенных Кювье в пользу идеи о прямой координации органов.

Гёте (1957) в 1795 г. сформулировал и в 1820 г. опубликовал в «Первом наброске общего введения в сравнительную анатомию, исходящую из остеологии», «закон компенсации», сформулировав его так (1957, с. 158): «ни к одной части не может быть ничего прибавлено без того, чтобы у другой, напротив, не было бы что-либо отнято, и наоборот». И.И. Канаев (1957) справедливо отмечает, что идея компенсации Гёте по существу близка к закону сохранения материи и энергии. Несколько позднее (1830) та же идея под названием «компенсации роста» была выдвинута Жоффруа Сент-Илером (G. St.-Hilaire, 1930).

Ч. Дарвин (1859), обсуждая идею Гёте и Сент-Илера, высказал справедливую мысль, что «некоторые приведенные здесь случаи компенсации, а равно и некоторые другие факты, могут быть подведены под более широкий принцип, именно стремление естественного отбора постоянно соблюдать экономию по отношению ко всем частям организации» (Дарвин, Соч., т. III, 1939, с. 377–378).

Как это ни парадоксально, но ни идеи естествоиспытателей додарвиновского периода, ни эти высказывания самого Дарвина, не оказали ни малейшего влияния на формирование идеи о координированном преобразовании систем органов в связи с новыми требованиями среды, выдвинутой морфологами и палеонтологами-эволюционистами последарвиновского периода. Возможно, что это пренебрежение к идее Гёте было как бы «ответной реакцией» квалифицированных специалистов на наивные формулировки, едва подкрепленные фактическим материалом, предложенным старыми естествоиспытателями-философами.

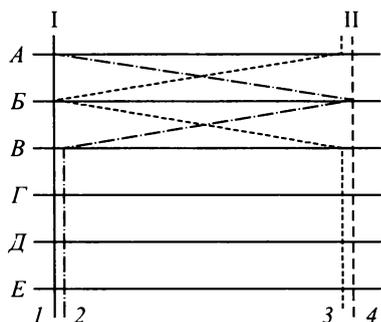
Долло (L. Dollo, 1895) был первым, кто обратил внимание на то, что предложенные палеонтологами-дарвинистами филогенетические ряды форм по сути дела не являются прямыми рядами. Он подчеркнул, исследуя филогенез двоякодышащих рыб, что ряды, построенные на основании преобразования одних признаков, могут не соответствовать рядам, построенным на основе изучения строения других признаков. Долло указал, что известные нам филогенетические ряды представляют собой не прямой ряд форм и построены на основании изучения ограниченного числа признаков в боковых ветвях восходящего ствола. Он предложил понятие «перекреста специализации» для обозначения явлений несовпадения рядов, построенных на основании изучения разных признаков.

Понятие Долло о «перекресте специализации» было развито Абелем (O. Abel, 1929).

Абель писал: «Контрасты в толкованиях различных авторов о положении в рядах различных ископаемых форм одного ствола обусловлены большей частью тем, что при построении и при углублении наших морфологических знаний об отдельных формах оказывалось, что порядок рядов специализации меняется по отношению к различным органам, так что мы,

Рис. 1. Схема представлений Абеля о возможности использования перекреста специализации для построения филогенетического древа

*A-E* – отдельные признаки; *I* – примитивное состояние этих признаков, *II* – специализированное состояние признаков; *1-4* – виды с примитивными или специализированными признаками. Между видами *1, 2, 4* перекреста специализации нет (прямой филогенетический ряд), виды *2* и *3* – с перекрестом специализации, по крайней мере один из этих видов должен стоять на боковой ветви филогенетического древа



к примеру, достигаем совершенно иной генетической группировки, если мы выберем в качестве основы для построения ряда определенный орган *A* с его ступенями специализации, нежели если мы выберем другой орган *B*, для которого последовательность специализации окажется иной» (Abel, 1929, с. 260–262).

Абель впервые подверг критике теорию корреляций Кювье и указал на те многочисленные ошибки, которые допускались палеонтологами, реконструировавшими целый организм на основании изучения его фрагментов, исходя из признания теории корреляции Кювье без учета явлений «перекреста специализации».

Однако приведенные Абедем многочисленные примеры «перекрестов специализации» относились к различным, не разделенным Абедем группам явлений. Это были как перекресты специализации различных систем органов (ряды адаптации в группах китообразных из семейств *Balaenidae* и *Balaenopteridae*, построенные на основе строения шейных позвонков, не соответствуют рядам специализации передней конечности), так и перекресты специализаций отдельных признаков в филогенезе одного органа (строение коренных зубов ископаемых носорогов – *Rhinocerotidae*).

Абель обратил также внимание на неравномерность темпов преобразования отдельных признаков в филогенезе. Однако при этом он исходил из неверной посылки, что раз возникший признак не может в филогенезе вернуться к исходному состоянию. Неправомочность столь широкого толкования выдвинутого Л. Долло закона необратимости эволюции была показана еще П.П. Сушкиным (1915), а впоследствии – С.И. Огневым (1945). Н.И. Вавилов (1922) показал возможность возникновения гомологичных мутаций в родственных группах и, основываясь на исследованиях генетиков, отметил обратимость процесса возникновения новых признаков. Абель прошел мимо этих работ и предложил использовать явление «перекреста специализации» для установления того, имеем ли мы дело с прямым филогенетическим рядом (в случае отсутствия перекреста специализации) или с боковыми ветвями генеалогического древа (в случае наличия перекреста специализации). Эти представления Абеля о возможности использования перекреста специализации графически представлены на рис. 1.

Ремане (A. Remane, 1956) подверг резкой критике метод построения филогенетических схем на основе наличия или отсутствия «перекреста специализации». Между тем, бесспорно, что заложенная в представлениях Абеля о «перекрестах специализаций» идея о неравномерности темпов преобразования отдельных признаков и органов в филогенезе верна и прогрессивна.

Приходится лишь удивляться, что за прошедшие 30 лет с лишним после опубликования книги Абеля его идеи так мало используются и, по сути дела, не проникли еще в практику филогенетических исследований.

А.Н. Северцов, по-видимому, не успел обсудить представления Абеля о «перекресте специализации», так как первое издание «Морфологических закономерностей эволюции» (1931) вышло вскоре после абелевской «Палеобиологии и истории происхождения» (1929).

А.Н. Северцов (1939), разбирая филогению лошадиных, объясняет одновременность и параллельность изменения различных систем органов (череп, зубы, конечности) «тем обстоятельством, что упомянутые животные одновременно приспособились к различного рода переменам, параллельно происходящим в окружающей среде» (с. 127, разрядка А.Н. Северцова). Он подчеркивает, что случаи не одновременного, а последовательного преобразования органов, отделенного во времени, происходят «в различных функционально несвязанных между собою системах органов» (с. 127, разрядка А.Н. Северцова).

Дальнейшим развитием взглядов Копа, Депере и Северцова о координированном преобразовании органов единого биологического назначения явилось учение И. И. Шмальгаузена об адапциоморфозе и его формах (1939, 1939а, 1946) и биологических координациях.

По Шмальгаузену (1946, с. 471), телеморфоз – это специализация организма, «связанная с переходом от более общей среды к частной, более ограниченной. При этом происходят одностороннее развитие некоторых органов и частичная редукция других. Прогрессивная дифференциация ограничивается теми частями организма, которые его связывают со своеобразными условиями данной частной среды. Организация в целом остается на довольно низком уровне или испытывает даже некоторое упрощение. Специализация распространяется здесь главным образом на органы питания и захватывания пищи и средства передвижения».

Как отмечает И.И. Шмальгаузен, «в особенности характерны и для алломорфозов, а еще более – для телеморфозов, биологически координированные адаптации. Сопряженность изменений объясняется связанностью ряда органов с некоторыми общими факторами среды» (1946, с. 473, разрядка И.И. Шмальгаузена).

Рассматривая связь специализации организма с проблемой вымирания, И.И. Шмальгаузен пишет: «Специализированные организмы тесно связаны с ограниченной средой и теряют поэтому свою пластичность. Телеморфоз закрывает многие возможности дальнейшей эволюции. Поэтому и вопрос о прогрессивной специализации организмов сближается с вопросом об их вымирании. Односторонняя специализация действительно связана с вполне реальной опасностью вымирания. Это не значит, что специализация ведет к вымиранию с внутренней неизбежностью» (1946, с. 475).

Одним из таких выходов из «тупика», создаваемого специализацией, является по И.И. Шмальгаузену, регресс узко специализированных органов, ведущий к относительной деспециализации. «При быстрых изменениях среды только дегенерация может, по-видимому, иногда спасти организм от вымирания» (1946, с. 484). Таким образом, И. И. Шмальгаузен, в отличие от Копа, Депере и других, видит возможные пути дальнейшей эволюции форм с весьма специализированными органами.

Б.С. Матвеев (1940, с. 391) подчеркивает, что перестройка онтогенеза является важным путем для переспециализации видов, приспособленных к ограниченным условиям среды: «...для таких специалистов путь дальнейшей эволюции при перестройке всех черт организации к другим, часто противоположным отношениям к среде, оказывается не закрытым. На тех этапах онтогенеза, когда процесс морфогенеза еще не закончен, вполне возможна полная перестройка их организации в другом направлении» (разрядка Б.С. Матвеева).

Подводя итог обзору взглядов на координированность преобразования органов в филогенезе, мы можем заключить, что в биологии до сего дня преобла-

дают взгляды, согласно которым при смене условий существования органы одной системы (находящиеся в биологической координации друг с другом) преобразуются более или менее синхронно в одном и том же направлении. Эти биологические координации ограничивают возможность независимого изменения отдельного органа данной системы (или систем, находящихся в биологической координации). Подобная «тотальная» специализация всех биологически координированных органов ведет к утере экологической пластичности, к созданию тупиков эволюции и к вымиранию. Вот почему специализированные формы не могут стоять у оснований новых ветвей развития. Отсюда, на основании наличия более или менее строгой координированности в преобразовании органов, — практический вывод: возможность реконструкции целого организма по отдельным его фрагментам.

Так ли это?

### НЕРАВНОМЕРНОСТЬ ТЕМПОВ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ КООРДИНИРОВАННЫХ ОРГАНОВ В ПРОЦЕССЕ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

Автором было исследовано строение различных звеньев системы органов пищеварения (зубы, язык, защечные мешки, жевательная мускулатура, челюсти, желудок, кишечник, печень) более чем 250 видов из 19 подсемейств грызунов подотряда *Muomorpha*. Основным направлением эволюции мышеобразных грызунов, начиная с миоцена, был переход от питания калорийной, но труднодобываемой пищей (семена, мелкие беспозвоночные) к малокалорийным, но легкодобываемым кормам (вегетативные части растений). Изменения, испытываемые разными органами пищеварительной системы при переходе от преимущественно белково-липоидного к клетчатковому типу питания, были описаны в предыдущих работах (Воронцов, 1957, 1959, 1961, 1962, 1962а). Приспособительная эволюция мышеобразных грызунов в связи с переходом к питанию вегетативными частями растений представляет собой типичный пример адаптации путем телеморфоза, а изученная нами система органов пищеварения бесспорно принадлежит к системе органов, находящихся друг с другом в биологической координации.

Исходя из изложенной выше традиционной точки зрения, можно было бы ожидать у форм, наиболее приспособленных к тому или иному типу питания, одинаковых степеней специализации каждого из звеньев пищеварительной системы. Между тем исследование пищеварительной системы грызунов показывает, что отдельные ее органы у одного вида могут находиться на совершенно разных уровнях специализации (Воронцов, 1957, 1961, 1961а, 1962, 1962а), а ряды приспособления, построенные на основании изучения одного органа, не соответствуют рядам, построенным по другим органам или звеньям пищеварительной системы.

Мы уже отметили (Воронцов, 1957) отсутствие полной координированности между строением желудка и соотносительным развитием отделов кишечника у некоторых *Cricetinae*. В древней широко дивергировавшей группе хомяков мы находим множество примеров неравномерности темпов преобразования органов пищеварительной системы.

Зеленоядный по преимуществу *Sigmodon hispidus* обладает весьма специализированными зубами, имитирующими строение коренных у полевок; в толстом отделе кишечника у *Sigmodon* имеются дополнительные слепые выросты — ампу-

лы и сложная спираль толстых кишок, а по морфологии желудка и строению печени это — наиболее примитивный вид из всех изученных *Cricetinae*.

Семяноядный бугорчатозубый *Promyscus californicus* характеризуется наиболее сложным из всех *Cricetinae* трехкамерным желудком, гомологичным желудку *Prometheomys*, который приспособлен к обработке клетчатковых кормов.

По строению зубной системы и слепой кишки *Nectomys squamipes* — наиболее приспособленная к клетчатковому типу питания форма из всех *Oryzomyini*, однако по строению желудка *N. squamipes* более адаптирован к белково-липидному типу питания, нежели семяноядные в целом *Oryzomys*.

Строение коренных зубов *Neotomodon alstoni* менее приспособлено к клетчатковому типу питания, нежели у *Neotoma*. Но строение желудка, развитие слепой кишки у *Neotomodon alstoni* более соответствует клетчатковому типу питания, нежели у *Neotoma floridana* и даже *N. albigula*. Однако по строению толстого отдела кишечника *Neotoma* более приспособлены к клетчатковому типу питания, нежели *Neotomodon*.

Строение зубов, печени, относительное развитие отделов кишечника совершенно тождественны у хомяков *Phodopus sungorus* и *Ph. roborovskii*, тогда как по строению желудка последний вид больше адаптирован к питанию вегетативными частями растений (Воронцов, 1961, с. 1496, рис. 2).

Бугорчатое строение зубов *Lophiomys imhausi*, упрощенная слепая кишка говорят, казалось бы, о преимущественно белково-липидном типе питания, между тем как пятикамерный желудок с крайним развитием роговых его отделов свидетельствует о совершеннейшей адаптации этого вида к клетчатковому типу питания.

В молодом подсемействе песчанок (*Gerbillinae*) мы наблюдаем значительную изменчивость зубной системы от брахиодонтной явно бугорчатой (*Monodia*, *Gerbillus*) к брахиодонтной же, но с уплощенными жевательными поверхностями (*Meriones*) и, наконец, к гипсодонтной с уплощенной жевательной поверхностью и постоянным ростом призматических коренных (*Rhombomys*). Между тем строение желудка и относительное развитие отделов кишечника в этом ряду практически не изменяются.

Крайне специализированные лемминги (*Lemmus*) обладают весьма сложными призматическими зубами с постоянным ростом в течение всей жизни, число витков спирали толстых кишок доходит до 10, но по строению желудка и слепой кишки лемминги не достигают, в отличие от многих других полевок, крайних степеней специализации к клетчатковому типу питания.

У примитивных полевок *Prometheomys schaposchnikovi* просто устроены брахиодонтные зубы, спираль толстой кишки образует лишь два витка, зато слепая кишка достигает значительных размеров, а по строению желудка это наиболее специализированный из всех *Microtinae* вид (Воронцов, 1961, с. 1497, рис. 3).

Упрощенное строение слепой кишки у *Lemmini* компенсируется удлинением всего кишечника. Сложное строение саесум у *Alticola* и *Microtus* компенсирует относительно небольшую длину кишечника в целом. Крайне сложная ободочная спираль *Ondatra zibethica* компенсирует функции сравнительно простой слепой кишки этого вида.

Известно, что *Apodemus agrarius* резко отличается клетчатковым типом питания от преимущественно семяноядных *A. sylvaticus* и *A. flavicollis*. Однако слепая кишка у *A. agrarius* развита значительно слабее, чем у *A. sylvaticus* и *A. flavicollis* (этот факт был установлен еще Н.П. Наумовым, 1948); между тем по строению желудка, что вполне согласуется с экологией этих видов,

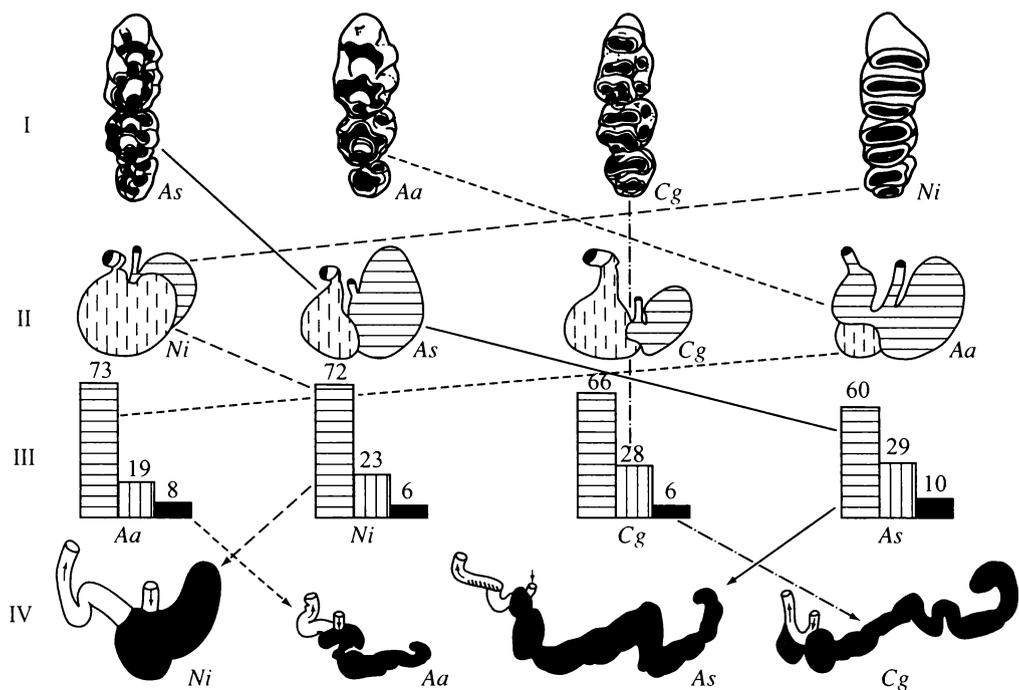


Рис. 2. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы и компенсация функций у мышиных (Muridae)

*I* – строение жевательной поверхности коренных; *II* – строение желудка: горизонтальной штриховкой показан роговой эпителий, вертикальной прерывистой – железистый; *III* – относительное развитие отделов кишечника: горизонтальная штриховка – тонкий отдел, вертикальная – толстый, залит черным – слепой отдел, цифрами показана относительная длина в процентах к общей длине кишечника; *IV* – строение слепой кишки. Слева – строение органов, приспособленных к белково-липидному типу питания, справа – к клетчатковому. *Aa* – *Apodemus agrarius*, *As* – *Apodemus sylvaticus*, *Cg* – *Cricetomys gambianus*, *Ni* – *Nesokia indica*

*A. agrarius* более приспособлен к обработке клетчатковых кормов, нежели *A. sylvaticus*.

Крайнюю неравномерность темпов преобразования отдельных звеньев пищеварительной системы можно наблюдать у *Nesokia indica* (рис. 2). По строению зубной системы эта форма, поедающая в основном подземные части растений, более других Muridae адаптирована к клетчатковому типу питания. Строение желудка и слепой кишки у *Nesokia indica* более, чем у всех других Muridae (!), приспособлено к белковому типу питания, тогда как редукция желчного пузыря и квадратной доли говорит о далеко зашедшем процессе приспособления печени к клетчатковому типу питания.

В группе тушканчиковобразных (Dipodoidea) строение коренных изменяется от бургорчатозубого типа с низкой коронкой (*Sicista*) к типу зубов с уплощенной жевательной поверхностью, с призматическим строением моляров, коронка от брахиодонтной возвышается до мезодонтной (*Allactaga*, *Alactagulus*, *Puggerethmus*). Между тем для всех Dipodoidea характерно весьма сходное строение желудка железистого типа, приспособленное к обработке лишь белковых кормов, в то время как некоторые формы перешли почти исключительно на клетчатковый тип питания (*Puggerethmus*).

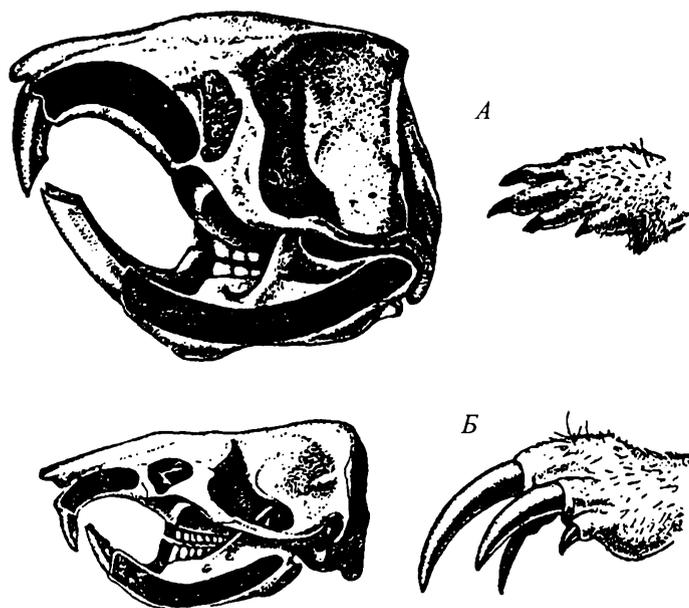


Рис. 3. Компенсация функций роющих органов: А – у слепыша (*Spalax*) и Б – у цокора (*Myospalax*)

При рытье резцами слабо развиты когти, при рытье когтями слабо развиты резцы. Слева – черепа, справа – передние лапы. Все рисунки в одном масштабе

Н.В. Олькова (1960), изучавшая строение кишечного тракта у некоторых видов грызунов, пришла к сходным выводам: «Недостаточное развитие того или иного компонента структуры, составляющего поверхность слизистой какого-либо отдела, компенсируется развитием других компонентов структуры, ведущих к увеличению поверхности. Так, недостаточная площадь поверхности слизистой может компенсироваться большей высотой желез; малая длина того или иного отдела — большим диаметром просвета; недостаточная высота желез — развитием выростов, складок и т.д.» (с. 234).

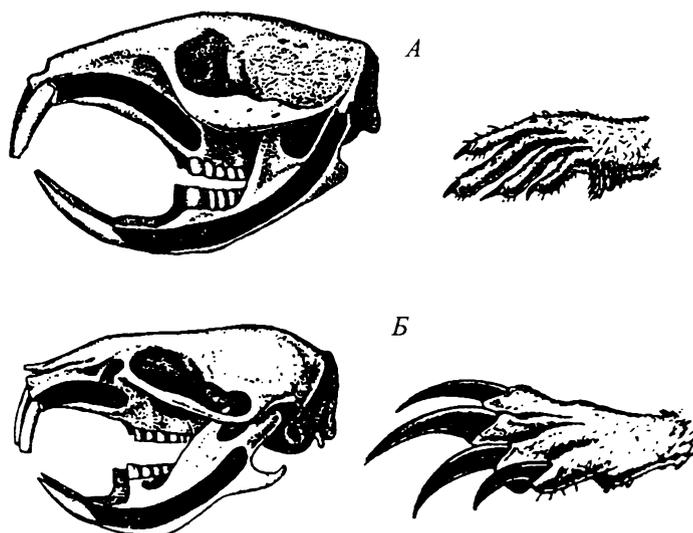
Число примеров неравномерности темпов преобразования органов пищеварительной системы можно резко увеличить при детальном анализе любой группы грызунов. Исследование пищеварительной системы грызунов, да и других млекопитающих, показывает универсальный характер отмеченного явления — разного уровня специализации отдельных звеньев единой системы органов пищеварения. Мы можем констатировать, что в различных группах грызунов изменения в типе питания сказываются на разных звеньях пищеварительной системы. Неодинаковый уровень специализации отдельных органов пищеварительной системы, по-видимому, связан с наследственно обусловленной стабильностью одних и лабильностью других органов.

Обработка клетчатковых кормов грызунами в основном сводится к перетиранию и измельчению вегетативных частей растений зубами, мацерации и сбраживанию в роговом «преджелудке», слепом и толстом отделах кишечника. Очевидно, что более тщательное измельчение пищи упрощает ее мацерацию и сбраживание; наоборот, усиление процессов мацерации и брожения может компенсировать менее тщательную механическую обработку клетчатковых кормов в ротовой полости.

Примеры неравномерности темпов преобразования органов, находящихся в биологической координации, можно встретить не только при изучении пищеварительной системы. У грызунов, приспособленных к рытью, усиливаются как передние конечности, так и резцы, с помощью которых животные рыхлят почву. У всех роющих грызунов по сравнению с их ближайшими ро-

Рис. 4. Компенсация функций роющих органов: А – у слепушонки (*Ellobius*) и Б – у прометеевой полевки (*Prometheomys*)

При рытье резцами слабо развиты когти, при рытье когтями слабо развиты резцы. Слева – черепа, справа – передние лапы. Все рисунки в одном масштабе



дичами усиливаются как резцы, так и передняя конечность, однако развитие одной части всегда опережает развитие другой. У слепушек (*Spalax*) резцы развиты гораздо сильнее, чем у цокоров (*Myospalax*), зато лапа цокора вооружена крайне развитыми когтями (рис. 3). То же соотношение между строением резцов и когтей передней конечности мы наблюдаем и у роющих полевок. У слепушонки (*Ellobius*) резцы гипертрофированы, тогда как когти лап немногим больше, чем у менее специализировавшихся к рытью форм (*Microtus*, *Clethrionomys*); у прометеевой полевки (*Prometheomys*) мы наблюдаем обратное соотношение – когти передних лап сильно развиты, тогда как резцы увеличены лишь незначительно (рис. 4).

Иеккель (S.H. Jaeckel, 1957) отмечает, что у головоногих моллюсков существует зависимость между развитием воронки и велума – органов реактивного движения этих форм. Виды с мощной воронкой и сильно развитым аппаратом замыкания мантийной щели обладают слабо развитым велумом, формы с сильно развитой перепонкой между конечностями характеризуются небольшой воронкой и слабым развитием аппарата замыкания мантийной щели.

Н.И. Калабухов (личное сообщение) обратил внимание автора на неравномерность темпов возникновения функциональных сдвигов интенсивности обмена веществ и обеспечивающих его поддержание функций дыхания и кровообращения: «При явлениях гипоксии, наблюдаемых при подъеме в горы, один и тот же результат обеспечения тканевого дыхания, несмотря на понижение давления кислорода в атмосфере, достигается весьма различными путями у близких форм, например, у горных и равнинных особей одного и того же вида или у близких видов. В то время как высокогорные формы приспособляются к этой гипоксии наиболее совершенным путем – соответственно понижая уровень клеточного обмена..., у животных с гор средней высоты эта компенсация обеспечена повышенным содержанием гемоглобина в крови, и, наконец, равнинные формы в первый период «акклиматизации» к гипоксии реагируют ускорением кровообращения и лишь затем – повышением числа эритроцитов в крови».

## ПРИНЦИП КОМПЕНСАЦИИ ФУНКЦИЙ. ЗНАЧЕНИЕ НЕРАВНОМЕРНОСТИ ТЕМПОВ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ ДЛЯ ДЕСПЕЦИАЛИЗАЦИИ

Во всех описанных выше случаях мы сталкивались с явлением компенсации функций одного органа данной системы другим органом той же системы (Воронцов, 1961). Это явление представляется нам одним из типов филогенетических изменений органов и должно занять место в северцовской системе классификации принципов подобных изменений (Северцов, 1939).

Под принципом компенсации функций мы понимаем явления филогенетической изменчивости органов одной системы, при которых быстрое и совершенное (в смысле узкой специализации) изменение одних органов в связи с новыми требованиями среды компенсирует длительное отставание темпов развития других органов той же системы. Быстро изменившиеся органы при этом интенсифицируют свои функции, тогда как интенсификации функций другого органа той же системы может не наступить вообще или же усиление функций последнего органа будет идти медленными темпами. В отличие от принципа физиологической субституции органов, сформулированного Д.М. Федотовым (1925), компенсирующий орган не приобретает при этом новых для него функций, а лишь усиливает характерные для него и ранее.

Неравномерность темпов преобразования органов и явление компенсации, как видно из литературного обзора, широко известны зоологам. Выдвинутое И.И. Шмальгаузен (1939а, 1946) понятие «обратной биологической координации» примыкает к описываемой группе явлений.

Важно отметить, что в природе, наряду с тесной корреляцией органов друг с другом, на что в первую очередь обращают внимание биологи, существует также и некоторая доля «свободы», относительная независимость и отсутствие полной корреляции между органами. Это позволяет организму быстрее, наиболее экономным и кратчайшим путем адаптироваться к смене окружающих условий.

Замечательно, что даже у таких узко специализированных и переживающих ныне период упадка форм, как лемминги, мы все же не наблюдаем крайних степеней специализации к клетчатковому типу питания во всех звеньях пищеварительной системы. Это говорит о том, что даже стенобионтные узко приспособленные формы при смене условий существования не обязательно обречены на вымирание. Благодаря неравномерности темпов преобразования органов у этих видов остаются какие-то мало специализированные признаки, которые при смене условий существования могут развиваться в направлении, противоположном тому, в котором ранее развивались компенсирующие органы. При такой смене экологической обстановки компенсируемый орган может превратиться в компенсирующий и наоборот.

Явление компенсации функций не только обеспечивает быструю и наиболее экономичную приспособляемость организмов к стенобионтным условиям, но и оставляет пути для деспециализации вида. Явление неравномерности темпов преобразования органов и компенсация функций объясняют нам возможность и механизм обратного направления адаптации узко приспособленных форм при необратимости эволюции.

Для примитивных хомячков (*Oryzomys* и др.) характерно преимущественно белковое питание (семена, мелкие беспозвоночные). Этому типу питания соот-

ветствуют остробугорчатые зубы и желудок с преобладанием железистого эпителия. Многие хомяки перешли на смешанное и затем на чисто клетчатковое питание. У одних форм подобная смена питания вызвала в первую очередь уплощение поверхности коренных при сохранении исходной формы желудка (*Sigmodon hispidus*), у других – в желудке развился роговой эпителий, а железы остались лишь на небольшом участке дна желудка, тогда как зубная система не подвергалась существенным изменениям (*Phodopus roborovskii* и др.). При смене экологической обстановки, в связи с проникновением хомяков в области, где полностью отсутствуют насекомоядные млекопитающие, ряд форм (*Охумустерус*, *Влариномус*, а также североамериканский *Опушомус*) вторично перешел на белково-липидный тип питания (Воронцов, 1959, 1962, 1962а). Наличие рогового эпителия в желудке, унаследованное от зеленоядных форм, позволило специализироваться этим видам на питании насекомыми, так как роговой эпителий защищает желудок от грубых хитиновых частей. Фундальные железы у *Охумустерус* и *Опушомус* обособились в особый дивертикул желудка, представляющий, по сути дела, особую крупную железу, продуцирующую желудочный сок. Железистый дивертикул компенсирует у этих форм меньшее распространение железистых полей по стенкам желудка. Зубная система зеленоядных предков насекомоядных хомяков в свое время почти не изменилась и ее отставание должно было компенсироваться усилением мацерующей и сбраживающей функций рогового желудка. При смене экологической обстановки это отставание в развитии зубной системы позволило быстрее приспособиться хомякам группы *Охумустерус* – *Влариномус* и *Опушомус* к насекомоядному типу питания, т.е. вторично перейти на белково-липидные корма.

Широкое распространение неравномерности темпов преобразования органов при смене условий существования и компенсации функций позволяет считать эти явления закономерностями общебиологического значения. На исследованном материале нам не удалось отметить вообще ни одного случая синхронного преобразования всех органов одной системы.

Узкая специализация всех органов данной системы к условиям сегодняшнего дня, если таковая вообще существует, создавала бы условия для процветания группы сейчас, но она же приводила бы к бесперспективности этой группы в эволюционном плане. Известно, что принципиально новые формы происходят от животных так называемого «генерализованного» биологического типа, а не от узко специализированных форм. Между тем формы универсальных биологических типов всегда приспособлены к конкретной экологической обстановке и нередко могут быть не только эври-, но и стенобионтами. Эта стенобионтность достигается за счет узкой специализации только каких-либо одних звеньев единой системы органов, тогда как другие звенья той же системы органов остаются малоспециализированными. Здесь действует установленный выше принцип компенсации функций. Подобные стенобионтные, но не узко специализированные формы с компенсацией функций одних органов другими органами той же системы могут оказаться в дальнейшем, при смене условий жизни, эволюционно перспективными, причем специализации будут подвергаться ранее не специализированные органы данной системы.

При изменении направлений специализации ранее консервативные (для развития в одном направлении) органы данной системы могут оказаться наиболее подвижными для развития в другом направлении, они будут быстрее и уже специализироваться, нежели узко специализированные (в другом направлении) органы той же системы: эти вновь специализированные органы смогут компенсировать несовершенство функций других органов, ранее игравших первостепен-

ную роль в жизни организма и в деятельности данной системы, обеспечив тем самым условия для выживания и процветания группы в новой экологической обстановке. Напомним, что чем сильнее функционирует данный орган, тем меньше его изменчивость, наибольшим диапазоном изменчивости характеризуются мало функционирующие органы. Исходя из этого давно известного положения, можно думать, что изменчивость компенсируемых органов должна быть больше, нежели компенсирующих, значительный размах изменчивости компенсируемых органов должен облегчить их преобразование при смене экологической обстановки.

Из сказанного отнюдь не следует, что неравномерность темпов преобразования органов препятствует поступательному ходу эволюции, специализации организмов. Несмотря на неравномерность темпов преобразования, органы пищеварительной системы у зеленоядной в целом группы полевок (*Microtinae*), происшедшей от хомяков (*Cricetinae*), отличаются признаками большей специализации. Наиболее примитивные полевки (*Fibrini*) более приспособлены к питанию грубыми кормами, чем примитивные хомяки, наиболее специализированные полевки (*Microtini*, *Lemmini*) в целом более узко специализированы, чем наиболее зеленоядные хомяки (*Andinomys*, *Neotoma*). Однако эта специализация видна нам лишь как общая тенденция при сравнении всей пищеварительной системы в целом, а не при исследовании отдельных ее звеньев, которые вследствие неравномерности темпов преобразования могут находиться на совершенно разных уровнях или ступенях специализации.

## ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕРАВНОМЕРНОСТИ ТЕМПОВ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ И КОМПЕНСАЦИИ ФУНКЦИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Представления экологов о степени эври- и стенобионтности видов достаточно схематичны. Еще более схематичными оказываются эти представления у экологических морфологов, подчас подгоняющих морфологические ряды под экологические и стремящихся обнаружить полное соответствие первых вторым.

Между тем жизненные условия видов чрезвычайно разнообразны. Они не одинаковы для юной, взрослой и старой особей, они резко разнятся по сезонам, они не одинаковы в одни и те же сезоны разных годов, они крайне изменчивы в разных частях ареала.

В какой степени соответствует диапазон внутривидовой изменчивости морфологических структур во всех ее формах (возрастная, сезонная, географическая) крайней широте диапазона изменчивости экологических условий? Можно смело ответить, что в крайне малой степени. Географическая, сезонная и даже возрастная внутривидовая изменчивость питания рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*S. rutilus*) полевок целиком перекрывает межвидовые различия в питании этих форм при совместном их обитании (Воронцов, 1961а). Вместе с тем, географическая изменчивость пищеварительной системы внутри этих видов обладает незначительным диапазоном. Даже в одной и той же зоне, в один и тот же сезон, но в разные годы, питание одного вида может разниться так, как разнятся в целом далекие формы разных экологических групп. В сентябре – декабре в Подмосковье в 77,1% желудков *S. glareolus* были найдены семена и лишь в 14,3% – зелень, что по спектру питания близко к питанию такого семе-

ноядного вида, как *Apodemus sylvaticus* (семена в 94,3% желудков, зелень в 14,6% желудков; Наумов, 1948), а в бесснежную зиму 1954 г. в ноябре – декабре в том же Подмосковье семена были обнаружены лишь в 15,0% желудков, тогда как зелень обнаружена у 77,5% исследованных особей (Воронцов, 1961а), что по спектру питания приближалось к такому зеленоядному виду, как *Microtus socialis* (семена в 19,1 % желудков, а зелень в 97,6%; Наумов, 1948). В питании хомячков-саранчеедов (*Onychomys leucogaster*) летом насекомые составляют 79%, а животные корма в целом – 89% к объему пищи (Hall, 1946), тогда как зимой эти хомяки переходят на питание растительными кормами.

И во всех этих случаях пищеварительная система должна обеспечить обработку и переваривание столь разных кормов. Несомненно, что здесь должны существовать какие-то физиологические механизмы регуляции пищеварения биохимически разнокачественных кормов. Но также несомненно, что морфологическое строение органов пищеварения в большей или меньшей степени приспособлено к существующим в природе колебаниям жизненных условий, выражающимся в резкой смене типов питания.

Вот почему вполне допустима мысль, что неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы служит не только отражением филогенетической истории вида, но и является приспособлением к сезонной изменчивости факторов окружающей среды. Возможно, что в жизни одной и той же особи в один сезон орган *A* играет роль компенсирующего, а орган *B* – компенсируемого, тогда как в другой сезон функции органа *B* могут компенсировать функции органа *A*.

Если справедливо высказанное выше предположение, то неравномерность темпов преобразования органов должна быть выражена слабее у форм, находящихся длительное время в более постоянных условиях среды с отсутствием сезонности, нежели у форм, живущих в условиях ярко выраженной сезонности.

При достаточно узкой специализации одного органа пищеварительной системы только неравномерность темпов преобразования органов создает условия для мультифункциональности действия всей системы в целом.

В этом смысле мы можем говорить, что явления неравномерности темпов преобразования органов и компенсации функций служат морфологической основой потенциальной приспособляемости видов не только в фило-, но и в онтогенезе.

Отсюда следует, что описанные здесь явления должны учитываться и в практике таких мероприятий, как, например, акклиматизация. Действительно, без учета явлений компенсации мы должны подыскивать для акклиматизируемого вида точно такую же нишу, какую он занимал у себя на родине. Это приводит на практике к резкому ограничению числа видов, рекомендуемых для интродукции. Кроме того, необходимо учитывать широкую морфологическую основу потенциальной приспособляемости видов, которая приводит нередко к тому, что в новых условиях, попав в близкую нишу, акклиматизированные виды, тем не менее могут резко изменить свой образ жизни и превратиться из полезных форм во вредителей.

При изучении вредителей степень неравномерности темпов преобразования органов явится индикатором для определения потенциального «спектра вредности».

Таким образом, неравномерность темпов преобразования органов не только обеспечивает приспособление к смене условий существования в филогенезе, но и позволяет в течение жизни одной особи осваивать различные возможные группы кормов. Та же неравномерность и компенсация функций лежат в осно-

ве таких экологических явлений, как сезонная и географическая смена жизненных условий.

Следует также отметить, что формы с одинаковым или близким строением пищеварительной системы могут различаться по типу питания. Строение пищеварительной системы хомяков родов *Cricetulus*, *Allocricetulus*, *Cricetus* и *Mesocricetus* весьма сходно, но *Allocricetulus* и *Cricetulus barabensis* поедают очень много животных кормов, тогда как *Mesocricetus* преимущественно растительноядны. Как отмечает В.Д. Спановская (1961), все рыбы рода *Gobio* «морфологически сходны и в то же время по характеру питания одни из них стенофаги, другие — эврифаги» (стр. 1522). Примеры подобного рода достаточно многочисленны и могут быть обнаружены в любой группе животных.

Таким образом, как в фило-, так и в онтогенезе неравномерностью темпов преобразования органов и компенсацией функций обеспечивается быстрый и экономичный путь приспособления организма к смене условий существования.

Неравномерность темпов преобразования органов и компенсация функций служат биолого-морфологической основой явлений эври- и стенобионтности. Компенсацией функций достигается адаптация «генерализованных», эволюционно перспективных форм к конкретным условиям сегодняшнего дня.

Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций по сути дела являются отражением более общей закономерности: природа путем отбора создает «совершенные» адаптации наиболее экономичным и кратким путем.

С явлением неравномерности темпов преобразования органов в процессе приспособления должны считаться морфологи и в особенности палеонтологи при суждении о строении организма в целом на основании изучения его частей и при палеонтологических реконструкциях.

Я выражаю искреннюю признательность Н.К. Верещагину, Д.Н. Гофману, И.М. Громову, Н.И. Калабухову, В.В. Кучеруку, Б.С. Матвееву, К.Н. Несису, Я.Я. Рогинскому, А.Н. Световидову, В.Б. Суханову, И.И. Шмальгаузену, Д.М. Штейнбергу и А.В. Яблокову, высказавшим ряд ценных критических замечаний в процессе подготовки настоящей работы и указавшим мне на ряд случаев проявления компенсации функций в изучаемых ими группах животных.

## ВЫВОДЫ

1. При смене условий существования органы, находящиеся друг с другом в «биологической координации», преобразуются неравномерно.
2. Более быстрая и узкая специализация одних органов компенсирует отставание специализации других органов биологически координированной системы.
3. В разных группах изменения в образе жизни сказываются на разных органах биологически координированной системы.
4. При смене экологической обстановки компенсирующий орган может превратиться в компенсируемый, а компенсируемый — в компенсирующий.
5. Неравномерность темпов преобразования органов обеспечивает быструю и наиболее экономичную приспособляемость организмов к условиям новой среды.
6. Неравномерность темпов преобразования органов оставляет пути для деспециализации и объясняет возможность и механизм обратного направления адаптации узко приспособленных форм.
7. Неравномерность темпов преобразования органов при узкой специализации одного звена создает условия для потенциальной мультифункциональности

действия всей системы в целом, т.е. служит биолого-морфологической основой явлений эври- и стенобионтности, обеспечивающей широкую приспособляемость вида в целом и его особей в разные сезоны и в разных частях ареала.

8. Эта потенциальная мультифункциональность должна учитываться в практике работ по интродукции новых видов и в борьбе с вредителями сельскохозяйственных и лесных культур.

9. Явления неравномерности темпов преобразования органов и компенсации функций должны учитываться при палеонтологических реконструкциях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд. М.: Л., 1935.
- Воронцов Н.Н.* Строение желудка и соотносительное развитие отделов кишечника хомяков (*Cricetinae*, *Rodentia*, *Mammalia*) Палеарктики и Нового Света // Докл. АН СССР. 1957. Т. 117, № 3. С. 526–529.
- Воронцов Н.Н.* Система хомяков (*Cricetinae*) мировой фауны и их филогенетические связи // Бюл. МОИП. 1959. Т. 64, вып. 5. С. 134–137.
- Воронцов Н.Н.* Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // Докл. АН СССР. 1961а. Т. 136, № 6. С. 1494–1497.
- Воронцов Н.Н.* Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys Tilesius*) европейского северо-востока // Морфология и экология позвоночных животных. Л., 1961б. С. 101–136. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 29).
- Воронцов Н.Н.* Пути пищевой специализации и эволюция пищеварительной системы у некоторых, преимущественно мышеобразных (*Muroidea*), грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1962а. 26 с.
- Воронцов Н.Н. (Votontsov N.N.)* The ways of food specialization and evolution of the alimentary system in muroidea // Тр. Междунар. симпоз. по методам изучения млекопитающих. Брно, 1960. С. 360–377.
- Гёте И.В.* Избранные сочинения по естествознанию. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 411 с. (Классики науки).
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора // Соч. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 270–678.
- Дарвин Ч.* Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л.: Сельхозгиз, 1941.
- Депере Ш.* Превращения животного мира. Пг., 1915.
- Канаев И.И.* Гёте-натуралист: Комментарии // Гёте И.В. Избр. соч. по естествознанию. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Кювье Ж.* Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.: Биомедгиз, 1937. С. 69–309.
- Матвеев Б.С.* О смене функций и других типах преобразования формы и функции органов в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 3. С. 371–396.
- Науом Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.
- Огнев С.И.* Обратим ли процесс эволюции? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50, вып. 1. С. 3–16.
- Олькова Н.В.* Сравнительные данные о строении кишечника некоторых видов забайкальских грызунов // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1960. Т. 23. С. 223–235.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Спановская В.Д.* Стенофагия и эврифагия у рыб подсемейства *Gobiinae* // Зоол. журн. 1961. Т. 40, № 10. С. 1516–1531.

- Спенсер Г. Недостаточность естественного подбора. СПб., 1894.
- Сушкин П.П. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в биологии. Пг., 1915. Вып. 8.
- Федотов Д.М. О некоторых случаях морфологической и физиологической субституции // Тр. II Съезда зоологов, анатомов и гистологов. М., 1925. С. 94–95.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И.И. Значение корреляций в эволюции животных // Памяти академика А.Н. Северцова. М.: Изд-во АН СССР, 1939а. С. 175–230.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939б.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. М.: Сов. наука, 1946.
- Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena: Fischer, 1929. 423 S.
- Cope E.D. The origin of fittest: Essays on evolution. L., 1887.
- Cope E.D. The primary factors of organic evolution. Chicago, 1896.
- Dollo L. Sur la phylogénie des dipneustes // Bull. Soc. belge de géol., paléontol. et hydrol. 1895. Vol. 9. P. 79–128.
- Franz V. Der biologische Fortschritt. Jena: Fischer, 1935.
- Hall E.R. Mammals of Nevada. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. press, 1946. 710 p.
- Jaekel S.H. Kopffüßer (Tintenfische). Wittenberg: Ziemsen, 1957. 81 S.
- Plate L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung: Ein Handbuch des Darwinismus. Leipzig, 1908. 493 S.
- Plate L. Vererbungslehre. Leipzig, 1913. 519 S.
- Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Akad.-Verl. 1956. 364 S.
- St.-Hilaire G. Principes de philosophie zoologique. P., 1930.

## IRREGULARITY OF TEMPO OF ORGAN TRANSFORMATION AND THE PRINCIPLE OF THE COMPENSATION OF FUNCTIONS

*N.N. Vorontsov*

*Zoological Institute of the Academy of Sciences of USSR (Leningrad)*

Upon a change in the conditions of existence, organs «biologically correlated» with each other are transformed irregularly. A more rapid and narrow specialization of some organs compensates a delay in the specialization of other organs of a biologically coordinated system. In different systematic groups changes in the mode of life differently tell upon different organs of a biologically coordinated system.

Upon a change in the ecological situation, a compensating organ can transform into a compensated one and vice versa. Thus the irregularity of tempo of organ transformation leaves ways for despecialization and explains the possibility and the mechanism of the reverse direction of adaptation in narrowly adapted forms. The irregularity of tempo of organ transformation in case of a narrow adaptation of one link creates conditions for a potential multifunctionality of the action of the system as a whole i.e. serves as ecologico-morphological bases of eurybiontness and steno-biontness which provide a wide adaptation of the species as a whole and of its individuals in different seasons and in different portions of the range. This potential multifunctionality should be taken into consideration when working on introduction of new species and when carrying out control measures against agricultural and forest pests. The irregularity of tempo of organ transformation provides a rapid a most economic adaptability of the organisms to the conditions of a new environment.

The paper presents a formulation of the «principle of compensation of functions» as one of the principles of A.N. Severtzov's classification of principles of phylogenetic changes in the organs.