

И.И. Шмальгаузен

Значение корреляций в эволюции животных

Москва
«Книга по Требованию»

УДК 57
ББК 28
И11

И11 **И.И. Шмальгаузен**
Значение корреляций в эволюции животных / И.И. Шмальгаузен – М.: Книга по Требованию, 2020. – 56 с.

ISBN 978-5-458-59246-8

ISBN 978-5-458-59246-8

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2020
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2020

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

связь между более отдаленными звеньями цепи. Однако, примеры Дюркена относятся к зависимостям через посредство гормонов, а не особых частей организма. Гормоны являются продуктами определенных органов, и при их помощи осуществляется непосредственная связь между органами внутренней секреции и другими органами. Эту связь мы должны обозначать именно как непосредственную во всех тех случаях, когда она осуществляется без посредничества другого органа, оказывающего свое специфическое влияние (кровеносная система является здесь простым переносчиком гормона). Во всяком случае, мы вправе это делать совершенно в такой же мере, как это делает Дюркен, когда он считает связь между нервным центром и периферией непосредственной (она осуществляется через посредство сложных процессов возбуждения в нервах, а частично и с участием гормонов).

Предложенное Дюркеном выделение понятия конъюнкции совершенно перационально — это сборное понятие, в которое им внесены все те случаи сосуществования частей, где не удастся установить прямой функциональной зависимости (зависимость от общего третьего, филетические зависимости, зависимости в наследственных факторах и простое сосуществование частей в организме).

Вполне последовательной является попытка Б. Домбровского (1926) выделить некоторые типичные соотношения и связи внутри более сложных аппаратов. Б. Домбровский различает тектонические, конструктивные и элементарные корреляции, которые различаются не столько по характеру взаимозависимости, сколько по масштабу и глубине зависимых изменений. В этой попытке Б. Домбровский охватывает, к сожалению, лишь слишком ограниченную группу функционально-механических зависимостей в филогенетических преобразованиях более сложных аппаратов. В стороне остаются и все онтогенетические корреляции и очень многие филетические, и, таким образом, далеко не распутывается весь клубок накопившихся неясностей.

Несомненным шагом вперед является разграничение физиологических или индивидуальных и филетических корреляций, предложенное Л. Плате (L. Plate, 1910), так же как и деление на функциональные и идиоплазматические. Эти подразделения представляют, несомненно, ясно ограниченные группы зависимостей. В особенности имеются крупные принципиальные различия между индивидуальными и филетическими корреляциями, и поэтому нельзя не присоединиться к мнению А. Н. Северцова (1931), который предлагает подчеркнуть это различие введением особых терминов для обоих основных типов зависимостей. Нам кажется, что выбор термина «координация», сделанный А. Н. Северцовым для обозначения филетических корреляций Л. Плате, является вполне удачным, тем более, что он в этом смысле уже применялся Ч. Дарвином. Сохранение термина корреляция именно за индивидуальными корреляциями Л. Плате имеет также и достаточное историческое оправдание, так как: 1) корреляции Ж. Кювье, вследствие отсутствия историзма, ближе примыкают к индивидуальным (и именно функциональным) корреляциям Л. Плате и 2) термин корреляция уже прочно вошел в терминологию механики (физиологии) развития именно в этом смысле.

Значительным шагом вперед на пути внесения ясности в разбираемые нами понятия являются также введенные А. Н. Северцовым частные поня-

тия топографических и морфо-физиологических координаций, хотя нам кажется, что для последних избран не совсем удачный термин, так как ведь и все другие координации (как и корреляции) являются по существу морфо-физиологическими зависимостями.

Следуя Ж. Кювье, А. Н. Северцов ставит критерием для установления корреляций и координаций постоянное сосуществование двух или более органов в организме разных животных. Как мы уже указывали, такое статическое понимание корреляций само по себе не ведет к разрешению какой-либо научной проблемы, и, конечно, А. Н. Северцов на этом не останавливается и ставит сейчас же вопрос о путях изменения прежних корреляций и установления новых. Мне кажется, что статические понятия современной биологии не пужны вовсе. Термин «корреляция» означает в буквальном смысле взаимозависимость (а не сосуществование); последняя может быть установлена только в изменениях частей, и, следовательно, сам термин содержит уже указание на динамический характер охватываемой закономерности.

Хотя Ж. Кювье и говорил о постоянстве сосуществования как о практическом критерии корреляций, но это не значит, что индивидуальные корреляции (а о филетических он не имел представления, так как не понимал истории организмов) им действительно понимались статически. Постоянство сосуществования Кювье выводит из обязательности согласованного функционирования органов и, даже в случае неизученности функций, считает факт сосуществования частей за доказательство существования функциональной между ними зависимости (т. е. корреляции). С установлением же эволюционной теории многие старые понятия (например, гомология органов) получили новое содержание, и это нас тем более обязывает пересмотреть старые определения понятий, в том числе и понятия корреляции, и заново наметить их объем и содержание.

II. ФОРМЫ ВЗАИМОЗАВИСИМОСТИ ОРГАНОВ

Прежде всего, в согласии с прежде сказанным, мы еще раз отметим, что известные научные проблемы выдвигаются перед нами лишь в случае динамического понимания корреляций и координаций. Простое сосуществование частей, не обнаруживающее закономерных зависимостей в их изменениях, не составляет научной проблемы. Утверждения, что все животные, имеющие настоящую (аллантоидную) плаценту, покрыты шерстью и имеют три слуховые косточки, или, что животные, имеющие котиледонную плаценту, имеют также парные копыта, или, что животные, покрытые перьями, яйцекладущи и имеют правую дугу аорты, или, что позвоночные с хрящевым скелетом имеют артерный конус в сердце и спиральный клапан в кишке и т. п., не вскрывают никаких закономерностей (Кювье лишь предполагал, что здесь должны быть функциональные зависимости) и представляют собой лишь утверждения известного общего факта. Такое постоянное сосуществование частей не должно признаваться корреляцией или координацией до тех пор, пока не доказано наличие известной зависимости между этими частями (в их индивидуальных или исторических изменениях). В простом постоянстве состава всего организма, его частей или известных аппаратов мы не видим корреляций, так как в своих изменениях отдельные их части могут оказаться независимыми друг от друга. Это не значит, что такое сосуществование частей не может быть объяснено — наоборот, во

всех этих случаях остается возможность объяснения наследованием данной структуры, аппарата и т. д. от общего предка (или иногда — параллельного или конвергентного их приобретения). Так, все млекопитающие унаследовали от общего их предка и волосяной покров, и млечные железы, и левую дугу аорты, и тазовую почку, и диафрагму, и три слуховые косточки и проч. Сосуществование этих органов у разных млекопитающих объясняется общей историей данных организмов. Установление таких исторических фактов составляет задачу филогенетического исследования, но само по себе не вскрывает никаких закономерностей.

Только там, где в индивидуальном или историческом развитии организмов выявляются зависимости в изменениях известных частей, возникает вопрос о характере этих зависимостей, возникает проблема коррелятивных изменений частей внутри развивающегося целого или проблема координированных преобразований органов в эволюирующем организме.

Так как индивидуальное и историческое развитие организма покоятся на совершенно различных факторах, то закономерности онтогенетического и филогенетического развития не могут быть одинаковыми. Соответственно этому и зависимости, устанавливаемые между органами в их онтогенетическом развитии, имеют иной характер, чем те зависимости, которые обнаруживаются между разными органами в их филогенетических преобразованиях. Таким образом мы в первую очередь должны различать две разнородные группы зависимостей между органами или частями организма: онтогенетические корреляции, или собственно корреляции, и филогенетические корреляции, или координации.

А. К о р р е л я ц и и (Кювье), онтогенетические корреляции (индивидуальные или физиологические корреляции Л. Плате; последний термин неудачен) представляют собой взаимозависимости частей или органов в онтогенетическом развитии организма. Такого рода зависимости устанавливаются экспериментально при изменении (или удалении) одного из компонентов корреляционной пары (или цепи).

Б. К о о р д и н а ц и и (Северцов), филогенетические корреляции (филистические корреляции Л. Плате) представляют собой взаимозависимости частей в филогенетическом развитии организма. Этого рода зависимости устанавливаются методом сравнения по наличию закономерных соотносительных изменений частей при различных филогенетических преобразованиях организма.

Так как характер зависимости между частями организма может быть весьма различным, то возникает необходимость дальнейшего расчленения этих понятий.

При корреляции связь может осуществляться разным способом (нервная связь, гормональная и др.). Зависимость может иметь характер непосредственной или посредственной функциональной зависимости, прямой или обратной. Две части могут в своих изменениях зависеть от одной третьей части. Зависимость может выражаться в обратимых или необратимых изменениях. Она может проявляться в функциях взрослого организма или в процессах, определяющих закладку и развитие органов у эмбриона.

Координации также могут иметь самую различную основу. И здесь часто налицо теснейшие функциональные связи (хотя зависимые изменения никогда не определяются здесь непосредственно самой функцией); иногда эти связи замаскированы более сложными соотношениями, устанавли-

ваются через посредство других частей (органов) или, наконец, только через характерные соотношения с внешней средой. Конечно, и здесь возможны прямые и обратные зависимости и они могут касаться как органов взрослого животного, так и эмбриона.

В дальнейшем мы предлагаем новую классификацию корреляций и координаций, построенную на анализе характера имеющихся зависимостей. Эта классификация вносит иногда довольно условные грани, так как в процессе развития одни формы зависимостей могут переходить в другие. Вместе с тем нужно, следовательно, помнить, что ни одна из разбираемых зависимостей не может быть неизменной. Всегда мы наблюдаем лишь относительное постоянство соотношений на известных, более или менее длительных этапах развития.

Элементы корреляционной пары (цепи) изменяются в индивидуальном развитии. Характерные между ними зависимости сохраняются в этих изменениях, конечно, лишь в известных пределах, за которыми корреляция может принять иные формы или и вовсе прерваться. Даже неразрывная в общем связь между мускулом и нервом может быть прервана на более поздних стадиях онтогенеза в случае редукции мышцы (особенно путем «афанизии»), или может отсутствовать на ранних стадиях развития зачатка мышцы.

Точно так же и координационные зависимости могут быть изменены, т. е. могут приобрести иной характер, а могут быть и разорваны в течение эволюции известной группы организмов. Вместе с тем, в историческом их развитии постоянно устанавливаются и новые координации различного типа.

А. Корреляции

Классификация корреляций

Понятие корреляции может быть расчленено по различным признакам.

1. Прежде всего можно было бы различать корреляции по характеру связи между частями организма. Сюда относятся следующие типы корреляций.

1. **Механические**, в которых соотношения между органами определяются очень простыми механическими факторами — давлением соседней части, растяжением (действием, например, мышцы на сухожилие, на элементы скелета). Сюда относится моделировка развивающегося органа окружающими пространственными условиями (например, развитие печени в зависимости от соседних органов).

2. **Физико-химические**, в которых связь между органами оказывается гораздо более тесной, и осуществляется при участии более тонких процессов, протекающих в самой протоплазме. Мы имеем в виду здесь, главным образом, протоплазматические и нервные связи, служащие проводниками специального возбуждения, передаваемого от одного органа к другому.

3. **Химические**, в которых связь между органами осуществляется через посредство специфических продуктов обмена, передаваемых путем диффузии ближайшим соседним частям или через посредство кровеносной системы даже к наиболее удаленным органам. Такие связи весьма обычны на ранних стадиях развития эмбриона («организаторы» различного порядка,

явления «индукции»). На более поздних стадиях развития подобные вещества (называемые здесь гормонами) продуцируются специальными органами внутренней секреции и, поступая в кровеносное русло, оказывают специфическое влияние на определенные органы.

Нередко зависимости между различными органами имеют более сложный характер. Так, механические связи могут комбинироваться с физико-химическими или химическими (особенно в явлениях индукции), а первые связи обычно комбинируются с гормональными зависимостями.

II. Кроме того можно было бы расчленить понятие корреляции и по характеру осуществляемых зависимых изменений.

1. *Эвокации* — зависимости, вызывающие образование известной новой части или новой структуры. Сюда относятся зависимости между индуктором и субстратом (глазной бокал — линза), а также некоторые другие зависимости, как, например, зависимость между развитием гребня на черепе хищных млекопитающих и височной мышцей, или зависимость между половой железой и зависимыми вторичными половыми признаками.

2. *Стимуляции* — зависимости, в которых одна часть усиливает развитие другой части. Зависимость имеет здесь, следовательно, положительное или прямое значение. Например, увеличение мышцы или органа чувств вызывает гиперплазию соответствующего нервного центра. Передняя лопасть гипофиза стимулирует рост костей и половых органов и т. п.

3. *Депрессии* — зависимости, в которых одна часть тормозит или подавляет развитие другой части. Зависимость имеет здесь, следовательно, отрицательное или обратное значение. Примеры: зависимость между гидроцефалией и недоразвитием крыши черепа у кур; зависимость между зубной железой и щитовидной, между эпифизой и половыми железами и др.

4. *Ассимиляции* — зависимости, выражающиеся в поглощении одной части другой. И здесь зависимость имеет, следовательно, обратное значение. Примерами могут служить явления ассимиляторной индукции, когда пересаженный организатор поглощает и уподобляет себе соседние ткани хозяина, увеличивая таким образом свою массу. Сюда же следует отнести явления прогрессивного развития скелета третьего пальца крыла птиц за счет материала, извлекаемого из зачатка редуцирующегося четвертого пальца (неопубликованные наблюдения автора), а также развитие оперения ноги у мохноногих кур за счет соседнего скелетогенного материала зачатка четвертого пальца и т. п.

Все указанные зависимые изменения могут иметь, как обычно говорят, физиологический характер, т. е. выражаться в изменении функций, или могут иметь морфологический характер, т. е. выражаться в изменении формы. Мы здесь разбираем только морфологические, а не физиологические корреляции, но не можем, однако, попутно не отметить, что это деление формулируется обычно не совсем точно. Всякая зависимость, определяющая изменение функций, определяет тем самым и изменение структуры, и, наоборот, если происходит зависимое изменение структуры органа, то изменяется и его функция. И все же мы в большинстве случаев ясно различаем физиологические реакции и морфологические. С точки зрения морфолога основное различие между ними в том, что первые связаны с относительно быстрыми и легко обратимыми изменениями структуры (изменение формы мышцы при ее сокращении, изменение структуры железы при выделении

секрета), а вторые представляют собой относительно медленные, необратимые или трудно обратимые (точнее — лишь потенциально обратимые) изменения структуры. Правда, и в этом случае трудно провести резкую грань между обоими типами корреляций, так как возможны и такого рода зависимости, которые стоят на грани физиологических и морфологических. Таковы, например, процессы во вторичных половых признаках в зависимости от изменений в половых железах. Эти изменения сказываются ясно на функциях зависимых органов и являются в значительной мере обратимыми (как показывает опыт кастрации и пересадки половых желез даже у взрослого животного) и, следовательно, этого рода зависимость может рассматриваться как физиологическая корреляция. С другой стороны, в этом случае так ясно выражены зависимые процессы типичнейшего формообразования, и эти изменения идут (и обращаются) столь медленно, что ясно отличаются этим от обычных физиологических зависимостей. Зависимости между половыми железами и вторичными половыми признаками мы, бесспорно, в праве рассматривать и как корреляцию морфологическую.

III. Кроме указанных подразделений можно специально морфологические корреляции еще различать по факторам онтогенеза, между которыми обнаруживается связь. Во время разных фаз онтогенеза они имеют разный характер и разное значение. Зависимость может связывать наследственные факторы развития, т. е. гены, собственно внутренние факторы развития и, наконец, дефинитивную функцию развивающихся органов. При этом меняются и средства связи и характер зависимых изменений. В исследовательской практике оказывается существенно важным различать именно эти формы корреляции, типичные для разных форм онтогенеза, различные, как по своей основе, так и по выражению.

1. Геномные корреляции

Геномные или идиоплазматические корреляции (Л. Плате) представляют собой зависимость частей, обусловленную наследственными факторами развития, т. е. генами. Эта зависимость может покоиться на множественном действии одних и тех же наследственных факторов (явления «плейотропизма») или на дифференцированном действии отдельных тесно сцепленных наследственных факторов. При этом безразлично, являются ли общими для обеих частей какие-либо основные факторы, определяющие их развитие, или кондициональные факторы, обуславливающие возможность реализации основных факторов. Если мы имеем, таким образом, перед собой внешнее проявление действия одних и тех же факторов на разных частях организма (т. е. плейотропизм генов), то можно бы в этом случае говорить о «феногенетических» корреляциях. Примером таковых может быть связь между альбинизмом и красными глазами у кроликов или зависимость между пигментацией кожи и пигментацией брюшины.

Геномные корреляции могут также покоиться на тесном сцеплении разнородных наследственных факторов и, вообще, на постоянстве сосуществования разнородных факторов, содержащихся в одной и той же хромосоме. В таком случае можно бы говорить о «хромосомных» корреляциях. Эти последние корреляции являются, конечно, гораздо менее прочными и могут относительно легко разрываться и заменяться иными. Примерами хромосом-

ных корреляций могут, повидимому, служить зависимость между хохлом кур, открытой формой поздрей и раздвоением гребня, или зависимость между различными половыми признаками, если последние не обусловлены гормонами (например, у насекомых).

Может показаться, что в случае геномных корреляций перед нами примеры статических соотношений, т. е. простого сосуществования частей или признаков. Это не совсем так. Прежде всего само существование геномной корреляции устанавливается исключительно через экспериментальное изменение организма (путем скрещивания разных организмов). Установление постоянного соотношения между частями или признаками в экспериментально измененном организме и является критерием существования корреляции. Постоянство соотношений, конечно, не означает неизменности самих частей или признаков. Наоборот, мы знаем, что в измененном организме части и признаки его не могут не изменяться. Однако, в этих изменениях обнаруживается более тесная связь, зависимость между некоторыми частями и признаками, которые изменяются совместно (чем сильнее развит хохол у курицы, тем глубже и раздвоение гребня; чем сильнее пигментация в коже, тем сильнее она и в брюшине). Тесно сцепленные соседние гены, а, в меньшей мере, и более отдаленные, очевидно, оказывают друг на друга известное влияние; без этого трудно было бы понять явления, известные в генетике под названием эффекта положения.

2. Морфогенетические корреляции

Морфогенетическими корреляциями я предлагаю назвать соотношения, обусловленные взаимозависимостями во внутренних факторах онтогенетического развития (в тесном смысле слова, т. е. при исключении непосредственного действия генов). Эти взаимозависимости особенно характерны для процессов морфогенеза в течение эмбрионального развития и представляют специально предмет усиленного в настоящее время изучения «механики» или «физиологии» развития. В этом случае имеются, следовательно, в виду экспериментально устанавливаемые зависимости между развитием одной части и определением качества или количества другой части. Эта связь может осуществляться непосредственно, или только через посредство третьей части. Связь может иметь механический характер (контакт), физико-химический (протоплазматическая связь) или химический (вещества, подобные гормонам). Влияния могут быть взаимными, но один из членов корреляционной пары может выделяться своей преобладающей активностью. Влияние может иметь характер эвокации, стимуляции, депрессии или ассимиляции.

Сюда относятся, между прочим, и те зависимости, которые легли в основу выдвинутого Жоффруа Сент-Илером «принципа уравнивания». Жоффруа Сент-Илер предполагал при этом наличие соотносительной компенсации в развитии органов. При наличии ограниченного запаса образовательного материала прогрессивное развитие одного органа связано с регрессом другого.

Совершенно ясно, например, наличие такой зависимости между прогрессивным развитием средних пальцев конечностей копытных и редукцией крайних в течение индивидуального развития (ассимиляция материала ре-

дуцирующихся органов). Редко, однако, морфогенетические зависимости проявляются в такой простой форме. Обычно обнаруживающиеся здесь связи гораздо сложнее и устанавливаются лишь в результате кропотливого экспериментального исследования.

Как показывают данные механики развития, к таким морфогенетическим корреляциям относится у позвоночных большинство соотношений в величине и расположении отдельных органов и их частей внутри органа. Так, например, форма печени в основном определяется пространственными условиями ее развития в брюшной полости, т. е. топографическими соотношениями с рядом других органов (зависимость, очевидно, главным образом механическая).

Топографические соотношения между хордой, миомерами туловища и центральной нервной системой являются примером типичной и весьма устойчивой корреляционной зависимости, устанавливаемой в течение ранних стадий эмбрионального развития. Дефекты и отклонения в развитии хорды и осевой мезодермы неизменно бывают связаны с ненормальностями в развитии центральной нервной системы [не только в эксперименте, но иногда и при мутационных отклонениях, как, например, при развитии короткохвостой мутации мышей по Ч и з л и (Chesley, 1935)]. Характер этой зависимости был вскрыт классическими экспериментами Г Шпемана и его школы. Этими экспериментами было показано, что совместный зачаток хорды и мезодермы (крыша первичной кишки) является в роли индуктора, определяющего развитие центральной нервной системы в прилегающей эктодерме. Соотношения в положении и в размерах осевых органов позвоночных определяются зависимостями в процессах закладки (точнее, детерминации) и дальнейшего развития этих органов. Как показывают новейшие экспериментальные данные, зависимости эти покоятся в основном на продукции и передаче соседним частям известных химических веществ. Точно так же, как и в случае осевых органов, соответствие в положении и величине хрусталика по отношению к главному яблоку устанавливается в результате подобной же морфогенетической зависимости. Эксперименты Шпемана, дополненные исследованиями Драгомирова (1929), показывают факт закладки и дифференцировки хрусталика в зависимости от эмбрионального главного бокала. В данном случае хрусталик закладывается как утолщение эктодермы как раз в месте контакта главного бокала с эмбриональными покровами; топографическое соответствие между слуховой капсулой черепа и лабиринтом уха определяется также зависимостью закладки скелетной капсулы от эмбрионального пузырька, как это было установлено экспериментами пересадки слухового пузырька на иные места Д. Филатовым (1916). Нормальное развитие скелета конечности оказывается возможным лишь при взаимодействии мезодермальной закладки конечности с эктодермальным эпителием, как это установлено опытами Б. Баллино (1927). Связь между подвздошными костями таза и ребрами крестцовых позвонков осуществляется через посредство особой меж ними корреляции, так как экспериментальными исследованиями Н. Драгомировой (1932) доказано, что развитие крестцовых ребер определяется в индивидуальном развитии контактом с подвздошными костями, и при перемещении последних вдоль позвоночника крестец развивается на иных позвонках. Барабанная перепонка развивается (у амфибий) на надлежащем месте, так как она в своем развитии зависима от кольцеобразного барабан-

ного хряща. Барабанный хрящ, трансплантированный под кожу бока, индуцирует здесь, т. е. на совершенно для него чуждом месте, барабанную перепонку (Х э л ь ф, Helff, 1928). Образование ротового отверстия зависит от контакта эктодермы с энтодермой передней кишки (А д а м с, Adams, 1924). Сегментация спинно-мозговых ганглиев и нервов зависит от мускульной сегментации (Д е т в а й л е р, Detwiler, 1933). Можно было бы привести еще много примеров такого рода морфогенетических зависимостей на ранних стадиях эмбрионального развития, осуществляемых главным образом посредством контакта. Иногда при этом можно думать о механических влияниях (закладка черепа, слуховой капсулы и обонятельной в зависимости от мозга, слухового пузырька и обонятельного мешка; зависимость между закладкой крестца и тазом), однако, чаще, повидимому, возбудителями соответствующих морфогенетических реакций являются физико-химические процессы на месте контакта, или известные химические вещества, выделяемые «индуктором».

Во всех этих случаях нарушение положения одного компонента сказывается в виде изменения положения, или даже в виде нарушения развития другого компонента корреляционной пары. На ранних стадиях эмбрионального развития эти зависимости бывают чрезвычайно сложными и последовательно охватывают весьма многие части. Так, например, у позвоночных закладка хорды и мезодермы определяет развитие мозга и глаза; закладка мозга определяет развитие уха; зачаток уха определяет развитие слуховой капсулы; зачаток глаза определяет развитие хрусталика; хрусталик определяет развитие роговицы и т. д. Таким образом мы в самом деле видим постепенное развертывание последовательных звеньев корреляционной цепи, в которой изменение первого звена неизбежно влечет за собой изменение всех последующих.

Морфогенетические корреляции наблюдаются, однако, не только на ранних стадиях эмбрионального развития, но и вообще на всех стадиях незавершенного еще морфогенеза и захватывают они не только основные органы и признаки организационного характера, но и более мелкие особенности, отличающие ту или иную группу организмов, как, например, даже признаки расового характера. К морфогенетическим корреляциям относится, например, изученная мною (1934) зависимость между развитием оперения ног у мохноногих кур и брахидактилией (укорочением 4-го пальца). Чем раньше и чем полнее развивается оперение ноги, тем более укорачивается четвертый палец. Одновременно с укорочением развивается характерный дорзальный изгиб пальца, а при значительном развитии брахидактилии недоразвивается коготь. Эта зависимость объясняется непосредственным использованием (ассимиляцией) скелетогенного материала четвертого пальца на построение закладок перьев, как это видно из сравнения эмбрионального развития конечностей мохноногих и обыкновенных голоногих кур. Подобная же зависимость обнаруживается между закладкой скелета лишнего пальца и закладкой оперения крыла (крылышка) у полидактильных кур. Морфогенетическая корреляция имеется также между гидроцефалией и деформированным черепом у многих хохлатых кур, причем крайние степени деформации и недоразвития крыши черепа достигаются у кур с максимальным развитием гидроцефалии (Ш м а л ь г а у з е н, 1935).

В некоторых случаях взаимозависимости расовых признаков, подобных только что приведенным, трудно бывает провести грань между морфоло-

генетическими и фенотипическими (геномными) корреляциями. Упомянутые здесь морфогенетические корреляции являются как раз выражением плейотропного действия некоторых уже изученных последственных факторов. Таким образом, бесспорно, можно эти корреляции отнести к фенотипическим корреляциям. Однако в случае наличия явных, т. е. изученных, а не только предполагаемых, зависимостей, эмбриональных процессов (детерминации закладки, роста и дифференцировки органов и частей), я предлагаю пользоваться термином морфогенетической корреляции независимо от того, изучена ли последственная природа факторов, определяющих развитие этих частей, и имеются ли здесь общие факторы (гены), или совершенно различные, простая, или сложная генетическая обусловленность (в смысле числа соответственных генов). Термин фенотипические (геномные) корреляции остается за генетически изученными зависимостями (т. е. за доказанными случаями плейотропизма), которые реализуются помимо (обычно раньше) видимых и обнаруживаемых экспериментом эмбриональных процессов. При фенотипических корреляциях мы имеем дело с зависимостями, основанными на более тонкой деятельности самих последственных факторов, которые вызывают дифференцированное действие, т. е. разные реакции в различных зачатках (а не с взаимодействием самих зачатков, как при морфогенетических корреляциях).

Различие между фенотипическими корреляциями и морфогенетическими имеет, следовательно, совершенно такое же основание, как и различие между физиологией наследственности (в понимании Р. Гольдшмидта), изучающей механизм непосредственной реализации последственных факторов, и физиологией или «механикой» развития, изучающей видимый или обнаруживаемый экспериментом механизм самого формообразования (который в конце концов, конечно, обусловлен последственными факторами). Связь между обеими дисциплинами, очевидно, будет установлена через посредство биохимии, однако, каждая из них работает своими методами, имеет свою область исследования и свои специфические задачи.

Морфогенетические корреляции столь многообразны в своих проявлениях, что становится вполне естественным требовать дальнейшего расчленения этого понятия. Это не является однако задачей постоянной работы, главная цель которой есть выяснение значения различных форм зависимостей в эволюции организмов. Мы можем здесь только отметить, что заслуживают выделения следующие типичные соотношения частей:

- 1) одна часть является в роли индуктора для другой (эвокация);
- 2) одна часть стимулирует развитие или рост другой (стимуляция);
- 3) одна часть тормозит развитие или рост другой (депрессия);
- 4) одна часть является материалом для построения другой части, которая ее поглощает на известных стадиях развития (ассимиляция);
- 5) обе, или несколько частей строятся за счет общего запаса материала, и соотношения развивающихся частей определяются активностью центров их формирования (или их «полей»). Здесь имеют место явления взаимной ассимиляции, или «борьба частей»;
- 6) одна часть является матрицей для другой, т. е. развитие зачатка определяется пространственными соотношениями, создаваемыми соседней (или соседними) частью. Происходит как бы отливка материала зачатка в определенной форме.