



Эволюционный аспект проблемы соотношения формы и функции

А. А. ПАНЮТИНА



Всякое явление в животном теле может быть вызвано причиной двоякого рода или условиями устройства и жизни самого животного, или условиями внешними, посреди которых оно живет. Более причин быть не может...

К.Ф. Рулье

Рассмотрена проблема соотношения формы и функции в рамках эволюционной парадигмы. Выделены основные исторические этапы формирования воззрений на форму и функцию в различных областях биологии. Показано, что проблема соотношения формы и функции в современном понимании оформилась лишь во второй половине XIX в., после выхода в свет работ Ламарка и Дарвина. Все предыдущие дебаты носят исторический характер и для современного понимания данной проблемы не играют принципиальной роли. Проанализированы основные актуальные сегодня взгляды на эту проблему. Выявлены их преимущества и недостатки.

Ключевые слова: биология, эволюция, форма, функция, история науки.

Яйцо или курица

Шуточная проблема первичности яйца или курицы становится гораздо более серьезной, если подойти к ней с точ-



ки зрения развития живого. В макроэволюционном отношении яйцо как род объекта первично, поскольку оно произошло задолго до появления не только кур, но и птиц. Однако куриному яйцу как вместилищу данного генотипа в онтогенезе неизбежно предшествует курица. На этапе возникновения кур как биологического вида курица и яйцо эволюционируют сопряженно, поскольку от свойств яйца зависят характеристики появляющейся из него курицы, а от курицы зависят свойства снесенного ею яйца. Таким образом, шуточная на первый взгляд проблема не решается однозначно даже с применением потенциала биологических знаний, накопленных к настоящему времени. Подобными проблемами философского характера изобилует вся история биологии, и иногда они требуют решения не только для прояснения некоторых теоретических вопросов, но и по вполне практическим причинам. Для функциональной морфологии такая важная проблема связана с соотношением и первичностью формы и функции. Попытки внести ясность в эту проблему объясняются не только очевидным философским интересом к ней, но и в силу того, что от адекватного понимания данного соотношения зависит успешность решения конкретных задач функционального анализа.

Выдающийся историк морфологии Леонид Яковлевич Бляхер связывал истоки дискуссии о соотношении формы и функции с тем периодом, когда эти понятия стали принадлежать различным научным дисциплинам: «Две основные ветви биологии – учение о форме и строении (морфология) и учение о функциях, жизненных отправлениях (физиология) начали отделяться друг от друга задолго до того, как эти науки получили их современные названия. Все более углублявшееся с течением времени обособление морфологии от физиологии приводило подчас к серьезным морфологическим заблуждениям и фактическим ошибкам... вытекающим из неверного понимания соотношения формы и функции»¹. Однако, на наш взгляд, данная философская по своей сути проблема проистекает не только и не столько из размежевания двух научных дисциплин. Процесс разделения морфологии и физиологии не исчерпывает истории диспута об их соотношении. Подчеркивая, что основная задача морфологии состоит в рассмотрении всех проявлений формы и структуры, Л.Я. Бляхер отдавал должное *механической функции*, которая является объектом изучения функциональной морфологии – науки о специфических функциях органов, т.е. тех функциях, которые неразрывно связаны с признаками формы. Несмотря на данное упоминание, в работах Бляхера эта идея четко не была оформлена и не получила развития; согласно его позиции, споры о трактовке первичности и соотношении формы и функции вызваны разделением морфологии и физиологии. Тем не менее в своих изысканиях он рассматривал именно морфологическую функ-

¹ Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., 1962. С. 6.



цию: «Именно к этому соотношению формы (конфигурации и структуры), с одной стороны, и специфической функции – с другой, и относятся многовековые споры, стремившиеся выяснить, что от чего зависит – функция от формы или форма от функции»².

Стоит отдельно остановиться на понятии функции, которого придерживаемся мы в данной работе. Определенные свойства, которые напрямую вытекают из конфигурации и структуры системы (формы), могут быть названы механическими. Эти механические свойства определяют функционирование системы и являются ее функциональными свойствами³. Рассматриваемые нами функции представляют собой реализацию этих свойств в процессе жизнедеятельности организма. В данной статье соотношение морфологической структуры (формы) и ее механического проявления будет рассматриваться в рамках эволюционной парадигмы⁴. Таким образом, при настоящем подходе оба интересующих нас понятия находятся в рамках одной научной дисциплины – функциональной морфологии и выяснение соотношения между ними или первичности одного из них никак не может быть связано с рассмотрением истории разделения научных дисциплин.

Эпоха данности

Понятия формы и функции привлекали внимание великих умов еще в глубокой древности. Основоположителем типологического подхода (или, как принято говорить, «чистой» морфологии) принято считать Платона. Мировая гармония, по Платону, покоится на числовых закономерностях и геометрически правильных формах. Согласно этому подходу, стереометрически правильные элементы лежат в основе не только живых существ, но и всего сущего. Таким образом, форма является материальным воплощением надмировых идеальных сущностей в изначально бесформенной материи. Однако у самого Платона форма и функция находились в гармонии, функция выступа-

² Бляхер Л.Я. Проблемы наследования приобретенных признаков. М., 1971. С. 6.

³ См.: Дзержинский Ф.Я. Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике. Проблемы развития морфологии животных. М., 1982. С. 121–128.

⁴ Отдельный интерес представляет рассмотрение соотношения формы и функции вне эволюционной парадигмы. При таком подходе форма и функция не меняются во времени, однако их взаимная обусловленность сохраняется. Например, интересен вопрос о конечном характере возможных структурных реализаций для решения той или иной задачи, т.е. в рамках определенной функции. Существует мнение, что набор возможных морфологических решений функциональных задач в природе очень ограничен и в некоторых случаях сводится к единственно возможному варианту, реализуемому в филогенетически независимых группах. Однако подобная гипотеза может являться и результатом специфики нашего классификационного аппарата, анализирующего явления в такой степени подробности, что любой функции неизбежно будет соответствовать единственная форма.



ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЯ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ

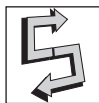
ла логическим и абсолютно неотъемлемым продолжением формы. У его последователей форма, строящаяся по «идеальным» прообразам, приобретает доминирующую роль. Функция же, когда она становилась предметом рассмотрения, являлась лишь необходимым дополнением к форме.

Основоположителем функционального направления обычно принято считать Аристотеля. В своих естественно-научных работах («О частях животных», «О возникновении животных») Аристотель отдавал функции, или «душе», ведущую позицию в живом мире⁵. Именно функция определяет суть различий между организмами, а форма лишь приобретает через «душу». Иногда (например, «О возникновении животных») Аристотель пишет в духе идей о единстве формы и функции, признавая, что многие действия немислимы без органа, их производящего: «...отдельные места возникают одновременно с выделениями и способностями: как зрение без глаза, так и глаз без зрения не достигают совершенства...»⁶. Возникающие противоречия в трактовке понимания Аристотелем соотношения формы и функции связаны, на наш взгляд, с редукцией понятий, используемых самим Аристотелем, в результате переводов на другие языки. Обычно, по крайней мере в биологии, «деятельная душа» Аристотеля трактуется как функция. В известном высказывании, что тело существует ради души, а части тела – ради работ, которые им предназначены⁷, душа или функция понимаются скорее как идеи или заранее заданные (природой) цели. В то же время при рассмотрении отдельных органов, например глаза, кишечника или мочевого пузыря, как делал Аристотель в названной работе, функция понимается в более диалектическом, но и в более прикладном смысле: не только глаз существует, чтобы видеть, но и зрение возможно лишь потому, что существует глаз. Таким образом, «деятельная душа», питающая тело организма, безусловно, представляет собой явление более высокого порядка, чем

⁵ Трактовка аристотелевского подхода как функционального может вызвать резкую критику многих исследователей его трудов. Хотя в зоологии такая трактовка общепринята, в гуманитарных направлениях доминирует иной подход. Согласно ему, у Аристотеля форма является основой «всего сущего». Однако при ближайшем рассмотрении эта форма оказывается равна деятельности. Для пояснения этой мысли приведем две цитаты: «Человек настолько человек, насколько он мыслит. Не форма определяет принадлежность человека к человеку...» и «Форма – это жизнь, вступающая в свои права. Мышление и есть форма для человека, то есть то, в результате чего человек из человека в возможности становится действительным человеком» (Муравьев А.Н. Аристотель. Лекции для студентов I и II курсов Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена, 2006. Электронная публикация: <http://philosophiya.ru/aristotel-chast-pervaya-muravev-an>). Совершенно очевидно, что в первом и во втором случаях под «формой» понимаются различные явления. В первом случае форма это материальная оболочка, во втором – деятельность. Именно вторая «форма» являлась для Аристотеля воплощением всего сущего. В зоологической науке эта «форма» обычно обозначается термином «функция».

⁶ Аристотель. О возникновении животных. М.: Л., 1940. С. 163.

⁷ Аристотель. О частях животных. М., 1937. С. 51.



функция отдельной части или органа. «Деятельная душа» определяет саму возможность существования организма, а функция органа определяется возможностью создания природой этого органа или потребностью в органе, выполняющем определенную функцию. Различие между функцией органа («способностью») и функцией организма («дейтельной душой») не обсуждалось Аристотелем, однако, судя по тому, как он употребляет эти термины, такое понимание у него было. Тем не менее Аристотеля нельзя считать приверженцем идеи единства формы и функции. Ведь «дейтельная душа», которая определяет саму возможность существования живых организмов, имеет для Аристотеля, несомненно, более высокий уровень, чем «способность», для которой создается тот или иной орган. А раз орган возникает для обеспечения тех или иных функций организма, который в свою очередь является материальным воплощением «дейтельной души» (функции), то функция неизбежно является первичной по отношению как к организму, так и к органу.

Таким образом, хотя функция (= деятельная душа) не тождественна современной морфологической функции (= «способности» органа), в современной зоологии именно Аристотеля считают основоположником функционального подхода к морфологии. Однако при обсуждении работ Аристотеля в контексте проблемы формы и функции не следует забывать, во-первых, о том, что понятие формы в переводе его работ не тождественно понятию формы в морфологии и используется для обозначения различных, не тождественных явлений, и, во-вторых, о том, что Аристотель воспринимал мир как данность. Таким образом, его представление о первичности того или иного явления оказывается очень далеким от современного. Конечно, последнее относится и к работам большинства ученых додарвиновского периода.

«Функциональный» подход Аристотеля имел более широкий отклик и продолжение в различных морфологических направлениях, чем позиция Платона. Например, во II в. н.э. анатом и врач Гален в своих трудах «Об употреблении частей человеческого тела» и «Об анатомических действиях» рассмотрел строение органов с точки зрения их соответствия функциям. В XVII в., после большого перерыва, вызванного замедлением развития естествознания в эпоху Средневековья, эту традицию продолжил М.А. Северино, который изучал устройство организма для выяснения «употребления» отдельных частей. Похожей точки зрения придерживался и его современник Т. Виллис, основоположник сравнительной анатомии. Работа Виллиса по изучению различных животных в сравнении с человеком и между собой была направлена на выяснение «способностей к употреблению каждого органа»⁸.

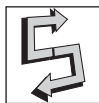
⁸ Willis Th. Cerebri anatome cui accedit nervorum description et usus. Amsterdam, 1666. (Цит. по: Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., 1962. С. 22.)



Среди «потомков» аристотелевского направления невозможно не вспомнить о Вик д'Азире и Ж. Кювье, в понимании которых анатомия носила в значительной мере функциональный характер. Они считали, что из взаимной зависимости функций вытекают законы, которые определяют отношения между органами. Эти отношения Кювье сформулировал в законе, известном как закон условий существования, или соотношения частей. Согласно этому закону, наличие определенной функциональной специализации у одного органа неизбежно требует наличия специализаций в этой же области и у других органов. Так, кишечник, челюсти, зубы, когти и органы чувств хищных животных имеют соответствующие адаптации к потреблению мяса: переваривание, раздирание и расчленение добычи, ее захват и обнаружение. Таким образом, вся организация животного отвечает его потребностям. В работах Кювье можно уловить и противоречия, которые порой трактуются как понимание им первичности формы, поскольку Кювье рассматривал форму как изначальную данность. Дело в том, что палеонтологический материал, накопленный ко времени работы Кювье, был довольно беден и по большей части лишен переходных форм. Поэтому, рассматривая различные группы организмов, Кювье воспринимал их различия как изначальными существующими. Например, Кювье писал о различиях в строении подъязычной кости у разных животных, которые, по его мнению, обуславливали различные ее функции. Однако, поскольку Кювье не был эволюционистом, вопрос о первичности формы или функции в его современном понимании не был для него актуален.

Однако и платоновский «формальный» подход к соотношению формы и функции не раз находил продолжение в работах различных авторов. Например, в своих анатомических описаниях Леонардо да Винчи, без сомнения, делал акцент на форме, подчеркивая ее совершенство и красоту. Альбрехт Дюрер, немецкий художник XV–XVI вв., продолжил эту линию. Он использовал геометрический подход к описанию человеческого тела. Путем смещения системы координат Дюрер изобразил различные трансформации человеческого лица. В XVIII в. это направление продолжил голландский анатом П. Кампер.

Отдельного внимания заслуживает «идея типа» известного поэта и натуралиста И.В. Гёте. Именно ему принадлежит идея единого плана строения или типа, общего для всех животных. Развивая эту идею, Гёте даже пытался найти животное или растение, которое обладало бы такой универсальной организацией, что из нее можно было бы вывести строение всех животных или растений. Наравне с этим у Гёте, известного своими диалектическими идеями, можно обнаружить и мысль о взаимообусловленности формы и функции. В этом смысле представления Гёте стали своего рода синтезом различных подходов



в решении проблемы: и функционального, и формального, и даже исторического⁹ (эволюционного).

Таким образом, вопрос о соотношении формы и функции обсуждался с различных точек зрения на протяжении всей истории формирования морфологического знания. Однако осознанное противопоставление¹⁰ различных подходов в их современном смысле оформилось, как уже говорилось, лишь на рубеже XVIII–XIX вв.

Эпоха Эволюции

Д. Дидро в своем знаменитом «Сне Д'Аламбера» коснулся проблемы взаимообусловленности формы и функции в ее практически современной трактовке: «...органы вызывают потребности, а потребности в свою очередь создают органы»¹¹. Эта точка зрения совсем не намного предшествует грандиозному спору о соотношении формы и функции, начатому в начале XIX в. Ж.Б. Ламарком и Ж. Сент-Илером. Важно отметить, что в отличие от всех своих предшественников Ламарк и Сент-Илер рассуждали уже не о неизменном во времени содержании понятий «функция» и «форма», так или иначе связанных друг с другом по велению Природы или Бога. Для Ламарка и Сент-Илера понимание формы и функции включало в себя учет эволюционных преобразований и приспособлений к среде, но их соотношение данные ученые понимали диаметрально противоположно.

Эволюционная теория Ламарка основана на том, что условия формируют организм. Таким образом, среда обладает формообразующим свойством. Ламарк был убежден, что не органы животного, т.е. не природа и форма частей тела, обусловили его привычки и присущие ему особенности, но, наоборот, его привычки, его образ жизни и обстоятельства, в которых находились особи, от которых данное животное произошло, – вот что с течением времени создало форму его тела, определило число и состояние его органов, наконец, его спо-

⁹ Под исторической составляющей подхода Гёте мы понимаем его гипотезу о том, что все современные организмы произошли от определенного архетипа, т.е. имел место некоторый эволюционный процесс.

¹⁰ Например, аристотелевская «функция» очень существенно отличалась от той, о которой мы говорим сегодня. На наш взгляд, говорить о возникновении диспута о соотношении формы и функции, в рамках которого мы рассуждаем сегодня, можно лишь с того момента, как обсуждаемые понятия формы и функции приблизились к современным. По нашему мнению, основным рубежом в формировании «современных» представлений о форме и функции является возникновение понятия об эволюции организмов, которому положил начало Ж.Б. Ламарк. Представления об изменении форм и функций с течением времени (эволюции) в корне изменили саму суть дискуссии о соотношении формы и функции, поскольку эти понятия перестали рассматриваться как данность.

¹¹ Дидро Д. Сочинения: В 2 т. М.: Мысль, 1986. Т. 1. С. 403.



способности. Вся теория «упражнения органов» Ламарка основывалась именно на формообразующей роли функции: как только возникает потребность в выполнении какого-либо действия, у животного начинает упражняться орган, отвечающий за данное отправление, а как только потребность исчезает, орган перестает упражняться и редуцируется. Ламарк приводил примеры недоразвития глаз у животных, обитающих в темноте, наличия перепонки между пальцами у водоплавающих птиц и др. Таким образом, каждое животное, доказывал Ламарк, обладает набором лишь необходимых ему органов. Теория Ламарка подтверждалась множеством фактов и наблюдений и для своего времени была поистине новаторской и прогрессивной.

Хотя в основе Ламарковой теории лежало в корне ошибочное представление о наследовании приобретенных признаков, их важнейшим теоретическим выводом для нашего спора стало понимание того, что «...форма органов всегда строго соответствует характеру их употребления. Широко распространенное заблуждение в этом отношении состоит в том, что полагали, будто форма органов определила характер их употребления, между тем легко показать, опираясь на наблюдения, что именно употребление органов обусловило их форму»¹². Действительно, в наше время трудно найти человека, который не согласится с тем, что условия среды определяют характер живущих в ней организмов. Это понимание является важным акцентом в выяснении соотношения формы и функции, однако оно не объясняет механизм возникновения новых приспособлений. Может, органы формируются автономно, после чего животные выбирают среду в соответствии со свойствами этих органов?

Воззрения Сент-Илера тоже представляют огромную научную и историческую ценность, но в нашей дискуссии обращают на себя внимание в первую очередь попыткой создать «чистую» морфологию, избавленную от функциональности. Краеугольным камнем воззрений Сент-Илера явилась идея единства плана строения всех живых существ. По его мнению, единство плана строения животных опирается на соотношение частей, которое остается постоянным даже при существенном изменении форм и функций отдельных органов. Идея примата формы над функцией в воззрениях Сент-Илера оспаривалась некоторыми авторами (К.Ф. Рулье, И.Е. Амлинский), однако многие его высказывания служили веским обоснованием подобных взглядов: «Смотреть сначала на функции, а потом на орудия, которые их производят, — это значит извратить порядок вещей»¹³. С его точки зрения, различия в функциях есть следствия различий в строении. Для человека, придерживающегося эволюционных воззре-

¹² Цит. по: Бляхер Л.Я. Соотношение формы и функции (Этюды по морфологии 4) // Труды Института естествознания и техники. М., 1962. Т. 40. С. 118.

¹³ Цит. по: Бляхер Л.Я. Соотношение формы и функции. С. 130.



ний, такая позиция представляется довольно странной, поскольку организмы приспосабливаются к среде в первую очередь «функционально». По всей видимости, такой странный для эволюциониста взгляд связан с тем, что Сент-Илер был глубоко верующим человеком и создание исходного плана строения приписывал Творцу: «Для натуралиста, который исходит из фактов, каждое существо вышло из рук Творца со своими, ему присущими материальными условиями: оно функционирует, поскольку ему дана сила, оно употребляет свои органы сообразно их способности к действию»¹⁴. Таким образом, приписывая роль создания первичных существ Творцу, Сент-Илер отводил ему и роль программирования необходимых функций, свойственных органам.

В качестве ремарки, подводящей итог эпохе споров Ламарка и Сент-Илера, наиболее подходит высказывание Ч. Дарвина, опубликованное им в 1859 г. в «Происхождении видов»: «Однако очень трудно решить, да для нас и несущественно, происходят ли сначала перемены в привычках, а затем в строении органов, или, наоборот, слабые модификации в строении ведут к изменениям в привычках; и то, и другое, по всей вероятности, часто имеет место почти одновременно»¹⁵.

После опубликования Дарвином основных положений теории эволюции и постепенного проникновения идей приспособления и естественного отбора в сознание людей, идея о примате функции становится более обоснованной. Радикальных взглядов на формообразующую роль функции придерживались такие значительные теоретики второй половины XIX в., как Э. Геккель, К. Гегенбауэр, В. Ру. Действительно, в контексте развития эволюционных взглядов, если не прибегать к помощи Творца, такая позиция выглядит единственно логичной.

От формообразующего действия среды к мутациям и рекомбинациям

Начало краху этих стройных представлений о формообразующей роли функции положил в 1883 г. А. Вейсман. Он впервые аргументированно показал, что приобретенные признаки не наследуются и, более того, для передачи потомству изменения должны попасть в половую клетку, чтобы потом проявиться в клетках соматических. Вейсман первым понял, что половые клетки защищены от влияния

¹⁴ Цит. по: Бляхер Л.Я. Соотношение формы и функции. С. 130.

¹⁵ Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л.: Наука, 1991. С. 151.



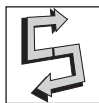
внешней среды¹⁶. Это поистине гениальное и основополагающее для неодарвинизма открытие Вейсмана ставило под большой вопрос принятое ранее понимание механизмов формообразующего влияния среды. Ведь если изменения, приобретенные под воздействием среды, не наследуются, то и форма развивается независимо от условий среды и, стало быть, от функций. Тем не менее такое представление шло вразрез с бесспорно наблюдаемой в природе адаптацией к экологическим нишам. В свете представлений о ненаследовании приобретенных признаков концепция первичности функции потеряла свою привлекательность. Однако адаптивный характер жизни не позволял морфологам, придерживающимся материалистических и дарвинистских представлений, занять точку зрения о первичности формы над функцией.

Важнейшую идею о ведущей роли функции при первичности формы высказал еще в 1875 г. немецкий зоолог А. Дорн. Он положил начало изучению филогенетического изменения органов в связи с изменением функции. Дорн сформулировал знаменитый принцип смены функции, согласно которому первичным актом эволюции был признан процесс изменения поведения особи, т.е. попытка использовать прежний орган для новой цели. В книге «Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций» Дорн писал: «Путем последовательной смены функций, носителем которых остается один и тот же орган, происходит преобразование органа... Ослабление главной функции и усиление одной из побочных функций изменяют всю функцию в целом; побочная функция постепенно становится главной функцией, вся функция в целом становится иной, и следствием всего процесса является преобразование органа»¹⁷.

В целом с конца XIX в. большинство ведущих ученых придерживались точки зрения, что форма и функция взаимно обуславливают друг друга. Например, основоположник эволюционной палеонтологии В.О. Ковалевский писал, что изменения функции, возникшие в измененных условиях существования и приводящие к выживанию в этих новых условиях, возможны только при одновременном появлении обеспечивающих функцию морфологических изменений. На тех же позициях, хотя и менее четко сформулированных, стоял и известный морфолог А.Н. Северцов. Для Северцова очень характерен термин «морфофизиологические преобразования организма», который подчеркивает его приверженность данной точке зрения. По мнению немецкого анатома и эмбриолога К. Петера, единство формы и функции является выражением общего свойства всех живых существ – це-

¹⁶ Необходимо отметить, что даже если половые клетки не были бы защищены от влияния внешней среды, оставалась бы неразрешимая (без вмешательства Бога) проблема механизма, способного вносить в них изменения, адекватные задачам изменения фенотипа.

¹⁷ Цит. по: Давиташвили Л.Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л., 1948. С. 381.



лесообразности их организации. Тем не менее и в конце XIX, и в начале XX в. продолжали рассуждать о формообразующей роли функции такие великие умы, как Э. Коп, Г. Осборн, Г. Бёкер и др.

В начале второй половины XX в. выходит ряд обзоров Л.Я. Бляхера, посвященных вопросам соотношения формы и функции. Бляхер очень подробно проанализировал развитие понятий формы и функции на протяжении всей истории морфологии. Он проследил историческую подоплеку споров о примате формы и функции и пришел к выводу, обоснованному обширным теоретическим и эмпирическим материалом, о взаимообусловленности и неделимости формы и функции. В поддержку своей точки зрения Бляхер приводил результаты множества экспериментальных работ, в частности в области изучения рабочей гипертрофии мышц. Однако наиболее интересны аргументы, основанные на работах клеточных биологов Б.В. Кедровского и А.Г. Гурвича. Гурвич говорил о слиянии понятий структуры и процесса на молекулярном уровне, подкрепляя это примером изучения структурных компонентов клетки. При изучении отдельных органелл клетки невозможно судить об их структуре отдельно от функции. Таким образом, можно говорить об отождествлении обмена веществ в цитоплазме с ее структурой. Кедровский не разделял столь радикального взгляда на объединение формы и функции, однако, по его мнению, эти свойства организма слиты в неразрывное целое как процессы «материального распада и материального обновления»¹⁸.

На фоне подобных аргументов позиция Бляхера выглядит достаточно неприступной, однако при ближайшем рассмотрении в ней находится значительная непроясненность, на которую указал Н.Н. Иорданский в 1982 г. С точки зрения Иорданского, выяснение первичности формы и функции приводит к рассмотрению их в метафизическом отрыве друг от друга. Многие авторы, по мнению Иорданского, признавая наличие взаимообуславливающего характера формы и функции, тем не менее не могут найти действительные корреляции между структурными и функциональными изменениями.

Решение этой проблемы Иорданский начал с терминологических пояснений. Напомним, что, по Бляхеру, рассматриваемая в соотношении с формой функция – это специфическое проявление, «неразрывно связанное с признаками формы, выражающимися в структуре клеточных органоидов, клеток, тканей и органов»¹⁹. Таким образом, Бляхер сохранял термин «функция» лишь за специфическими отправлениями, свойственными конкретной структуре. Однако остается еще одно важное свойство органов – их основные биологические свойства и роль в жизнедеятельности организма (например, для меж-

¹⁸ Кедровский Б.В. Проблема единства строения и функции в протоплазме. М., 1935. С. 486–512.

¹⁹ Бляхер Л.Я. Цит. соч. С. 19.



реберных мышц млекопитающих их ролью в жизнедеятельности организма будет изменение объема грудной клетки и обеспечение функции дыхания, в то время как специфической функцией мышц является сокращение). Для обозначения этих свойств органов и тканей, связанных с их положением в организме, Иорданский предложил использовать термин «биологическая роль», введенный В. Боком и Г. фон Валертом. Иорданский подчеркивал, что функциями обладают любые структурные элементы на любом уровне организации организма, тогда как биологическая (адаптивная) роль отведена лишь определенным комплексам. Таким образом, функция фигурирует на организменном уровне, а биологическая роль – на экологическом, т.е. на уровне экосистемы, в процессе взаимоотношения организма с объектами и субстратами внешней среды. Исходя из этих соотношений, Иорданский сформулировал две отдельные задачи – соотношение структуры и адаптивной (биологической) роли морфологического комплекса, куда эта структура входит, и соотношение структуры и ее функций, понимаемых как ее специфические действия²⁰. В решении второй задачи Иорданский отдавал предпочтение позиции Бока и фон Валерта, согласно которой формы и функция представляют собой два изменения признаков фенотипа, имеющие общую генетическую основу. Следовательно, эти изменения неразделимы и должны рассматриваться вместе.

Соотношение структуры и биологической роли сложны и неоднозначны. Поскольку органы представляют собой комплексные структуры, имеющие несколько уровней организации, тот или иной биологический результат может быть достигнут различной комбинацией структурно-функциональных изменений более низких уровней. Например, увеличение линейной скорости бега может быть достигнуто и биомеханически за счет увеличения длины рычага и приближения мест прикрепления мышцы к оси сустава, и анатомически за счет увеличения длины волокон мышцы, и гистологически за счет появления более быстро сокращающихся волокон (например, белой мускулатуры).

По мнению Иорданского, естественный отбор, действующий на биологическую роль, приводит к одновременному изменению формы и функции как признаков, имеющих общую генетическую основу. В сущности в результате отбора происходят единые структурно-функциональные изменения. Биологическая роль органа может меняться не только в связи с изменением его структуры, но и без каких-либо ее изменений. Такие изменения биологической роли являются результатом смены поведенческого комплекса. Например, синицы начинают использовать клюв для открывания консервных ба-

²⁰ Иорданский Н.Н. Форма, функция и биологическая роль органов и структур. Проблемы развития морфологии животных. М., 1982. С. 112–121.



нок, а новозеландские попугаи – для нападения на овец. Таким образом, реализуется «преадаптивный» потенциал органов, которые формировались в связи с совсем другими функциями. Биологическая роль органа может меняться также в результате функциональных перестроек других систем и органов. Например, использование кожи для защиты от внешней среды у рептилий стало возможно после формирования совершенной системы вентиляции легких, избавившей их от необходимости кожного дыхания.

В своих работах Иорданский поясняет, что естественный отбор действует на структурно-функциональные показатели органа через изменение его биологической роли. Из этого можно сделать вывод, что функциональные (адаптивные) изменения обуславливают структурные. Однако рассуждения об изменении биологической роли благодаря лишь изменениям поведенческого комплекса подталкивают нас к мысли о возможности существования первичной формы, которая обуславливает функцию. Но явно такая мысль не сформулирована.

Отдельно стоит отметить, что трактовка, например, изменения объема грудной клетки как биологической роли наравне с дыханием вызывает несогласие. Ведь на арене естественного отбора фигурирует только дыхание, соответственно оно и обладает адаптивной ролью. Для таких проявлений, как изменение объема грудной клетки, т.е. для функций, которые зависят от положения структуры в организме, необходимо подобрать отдельное определение. Возможен и вариант сохранения термина «функция» в его привычной, широкой, трактовке. Какое же место тогда отводится термину «биологическая роль»? Ответ на этот вопрос очевиден. Когда форма осуществляет определенную функцию на организменном уровне, ее адаптивные проявления на арене внешней среды являются биологической ролью.

Вернемся к понятию «преадаптивный» потенциал органов или «преадаптация». Понятие преадаптации, т.е. опережающей формы приспособления, когда орган первоначально выполнял одну функцию, а затем – другую, играет очень важную роль в рассмотрении соотношения формы и функции в рамках эволюционной парадигмы. Рассмотрение прогрессивной эволюции как череды преадаптаций дает богатую пищу для рассуждений и в значительной степени облегчает понимание возникновения новых приспособлений в ходе филогенеза.

Новый взгляд на понимание этой проблемы присутствует в статье С.Ф. Манзия и М.Ф. Ковтуна²¹, которые понимают организм как продукт эволюции всех его предков. Вследствие этого в генофонде организма закодирована информация не только о нынешнем состоянии вида, но и о его предковых формах. Значит, любая структура способна выполнять как свои сиюминутные функции, так и ряд «потен-

²¹ Манзий С.Ф., Ковтун М.Ф. Этапы развития функциональной морфологии позвоночных. Структура и функция // Современная эволюционная морфология. 1991.



циальных». (Заметим, что такие потенциальные функции отмечались и Иорданским в виде морфофункциональных преадаптаций.) По мнению Ковтуна и Манзия, «источником побудительной перестройки могут быть не только факторы нынешней внешней среды, но и “среды” предыдущих поколений, и поэтому механистическое, прямолинейное понимание причинно-следственных зависимостей в перестройке организмов не выдерживает критики. В свете сказанного сама постановка вопроса о примате формы или примате функции методологически не правомерна. И то, и другое реально только во взаимосвязи»²². Авторы ссылаются на работы Э.И. Воробьевой, из которых следует, что «в силу такой избыточности функциональных возможностей старая форма способна хотя бы к неуклюжему выполнению новой или измененной функции. Совершенствование новой функции возможно только одновременно с изменением формы, но не с опережением последней, хотя в палеонтологии существует принцип морфологического опережения и признания большого запаса морфологических признаков»²³.

Данная мысль, возникающая также после ознакомления с работами Иорданского, подтверждена результатами исследований автора настоящей статьи в области происхождения полета млекопитающих. Показано, что необходимой преадаптацией для формирования машущего полета является разворот лопатки из парасагитального положения (как у квадрупедальных млекопитающих) во фронтальное (как у некоторых бипедальных и всех летающих). Такой разворот лопатки мог произойти при переходе к прямохождению, однако сравнительно-анатомический материал заставляет исключить возможность такой эволюционной стадии в формировании рукокрылых. Другой путь к данной преадаптации возможен через движение по вертикальным стволам большого диаметра. При перемещении по таким стволам в первичном тропическом лесу разворот конечностей открывает ряд выигрышных приспособлений, например перемещение с большой скоростью по достаточно гладкой поверхности, предоставляющей очень мало возможностей для цепляния. Распластывание на стволе позволяет расположить конечности таким образом, чтобы свести к минимуму силы, отрывающие тело от ствола. Если задние конечности при этом сохраняют парасагитальное положение для выполнения толчковой функции, а передние конечности берут на себя функцию закрепления тела на стволе, животное приобретает способность перемещаться очень быстро по гладким вертикальным поверхностям. Среди современных млекопитающих такой способ перемещения демонстрируют шерстокрылы. Дополнительным преимуществом распластывания на стволе является маскировка от хищников.

²² Манзий С.Ф., Ковтун М.Ф. Указ. соч. С. 142.

²³ Там же. С. 142–143.



Для эффективного распластывания по стволу лопатки этих животных принимают фронтальное положение, очень сходное с таковым у рукокрылых. Вполне возможно, что в ряду их предков были животные, также перемещавшиеся по вертикальным стволам. После разворота лопаток во фронтальное положение дальнейший переход к полету не представляет трудностей, поскольку животное уже обладает всеми необходимыми приспособлениями для взмаха в поперечной плоскости. Дальнейшее удлинение предплечья и пальцев, которые при древесном образе жизни имеют множество потенциалов к удлинению (например, при брахиации или планировании), не составляет проблемы, а формирование перепонки первично объясняется маскировочными функциями (у многих gekkonov по бокам тела возникает фестончатая перепонка, которая маскирует тело на шероховатой поверхности коры).

Предложенный нами эволюционный сценарий появления рукокрылых, разработанный на основании изучения строения плечевого пояса, демонстрирует возможность взаимоотношения структуры и биологической роли, при которых структура первична и обуславливает возникновение функции (адаптации). При этом *морфологический субстрат (форма) не только опережает возникновение функции, но и обуславливает ее возникновение. Лишь после того, как орган приобретает возможность осуществлять какую-либо функцию, ее роль становится доминирующей и определяет дальнейшее развитие органа.*

Для выяснения причинно-следственных связей между формой и функцией с учетом невозможности разделения их во времени Ф.Я. Дзержинский предлагает рассматривать взаимодействия формы и функции в рамках ряда процессов²⁴.

1. В процессах жизнедеятельности на уровне организма и экосистемы форма как материальный субстрат определяет функцию. (Поэтому форма в подобных ситуациях первична по отношению к функции.)

2. В процессах филогенеза в условиях популяции судьба формы зависит от того, насколько она может служить субстратом для функций, обеспечивающих выживание носителя этой формы. (Таким образом, первичной оказывается функция.)

3. В процессах эмбриогенеза многое определяет форма как материальный субстрат, но существуют специальные механизмы, изменяющие ход формообразовательных процессов под влиянием функциональных нагрузок. (Взаимовлияние формы и функции.)

Предложенный впервые подход к проблеме соотношения формы и функции с рассмотрением их в контексте конкретных процессов позволил структурировать огромный накопившийся теоретический и

²⁴ Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М., 2005. С. 9–10.



эмпирический материал и в значительной степени поставить точку в спорах о первичности формы или функции. При таком подходе связь между формой и функцией взаимна, однако они не тождественны, как это представлял Бляхер.

Тем не менее и эта стройная концепция требует ряда оговорок. Например, обусловленность функции формой на организменном уровне можно принять только по отношению к функции как биологической роли, но не к функции как специфическому действию, поскольку на уровне организма они выступают результатами фенотипического проявления общего генотипа.

При рассмотрении процессов филогенеза на популяционном уровне мы можем признать ведущую роль функции при сохранении, однако, первичности за формой как материальным субстратом. Тем не менее, как показано ранее, форма обладает решающей ролью до тех пор, пока она не приобретет все необходимые характеристики для выполнения новой функции. До этого момента орган развивается под действием отбора на выполнение «старой» функции, а по отношению к новой, еще не возникшей функции ведущей ролью обладает форма.

Оказывается, что проблема соотношения формы и функции не решается в общем виде. Даже при рассмотрении взаимоотношений формы и различных проявлений функции на разных уровнях организации жизни и в контексте отдельных процессов мы сталкиваемся с вариациями этих отношений. Мы можем лишь признать невозможность первичности функции из-за невозможности существования ее вне материального субстрата. Все другие вариации, такие, как ведущая или ведомая роль функции при первичности формы или их взаимная обусловленность и тождественность, возможны при рассмотрении различных аспектов взаимоотношений этих понятий. Таким образом, очевидным становится то, что при решении конкретных функционально-аналитических задач необходимо выяснять характер соотношения формы и функции в каждом рассматриваемом случае.