ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2014, том 93, № 7, с. 926–938

УДК 591.43;591.484

ДВЕ СИСТЕМЫ – ПИТАНИЕ И ЗРЕНИЕ. ЧЕРТЫ АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

© 2014 г. О. Ю. Орлов

Институт проблем передачи информации РАН, Москва
127994, Россия
e-mail: graf@iitp.ru

Поступила в редакцию 15.04.2013 г.

При всем глубоком анатомическом различии зрительной и пищеварительной систем обе служат примером *сложной системы*, состоящей из связанных взаимодействием компонентов (подсистем), в свою очередь сложных. Буккальная щетина, найденная у ряда видов грызунов, представляет новую деталь ротовой полости – входного отдела пищеварительной системы. Особенности зрения и поведения дневных и ночных грызунов, обитающих в засушливых аридных регионах, частично связаны с прессом пернатых и наземных хищников. Обсуждается связь особенностей устройства глаза змей в связи с роющим образом жизни их предковых форм. Случаи глубокого регресса зрения среди млекопитающих сопоставляются с трендами к альтернативной пищевой адаптации некоторых грызунов.

Ключевые слова: Воронцов, эволюция, буккальная щетина, грызуны, зрение, змеи, регресс, компенсация функций.

DOI: 10.7868/S0044513414070113

"All organisms are inventors and technicians,
good or not so good, successful or not so successful,
in solving technical problems."
Karl Popper

"*Для серьезного развития серьезных наук нет ничего пагубнее звериной серьезности. Нужен юмор и некоторая издевка над собой и над науками. Тогда все будет процветать*" – говорил бесконечно уважаемый Воронцовым Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. Сопоставление таких далеких вещей, как пищеварительная система грызунов (Воронцов, 1967) и зрение (область моей компетенции) может показаться неожиданным; а то, что во рту грызунов (в области его компетенции), нашел щетину не он, а я – забавным. Вопреки мнению, что факты отыскиваются людьми под готовую схему, это было случайной находкой. Возможно, и для него неожиданной оказалась картина, противоречащая принятым взглядам (на "организм как целое"), которая открылась ему в ходе исследования и привела к важной для него идее *принципа компенсации функций*, который позволю себе обсудить.

Общность зрительной и пищеварительной систем состоит в том, что и то и другое есть **система**: *ансамбль согласованных компонентов,* как везде в живом, *подчиненных общей цели*, – с важным дополнением И.М. Гельфанда: *ни один из которых сам по себе не обладает свойством системы в целом* (Васильев и др., 1969). Действительно, ни желудок, ни хрусталик не являются нашими двумя системами, как ни зрение, ни пищеварение, ни одна иная система (кровообращения, дыхания и т. д.), будучи компонентами "организма как целого", не обладают свойствами системы следующего уровня. Системой, в точности в этом смысле, является всякая теория, в том числе и синтетическая теория эволюции – предмет постоянного внимания Воронцова-теоретика. Свою систему образуют привычные подходы эволюциониста, морфолога и эколога к каскаду причин и следствий "взаимодействия организма со средой", характерные для Н.Н. Воронцова.

Буккальная щетина грызунов

Ротовая полость (передний отдел пищеварительной системы) – наглядный пример *компонента сложной системы*. По сути, это ее *подсистема*: она сама состоит из разных составляющих: челюсти; их мускулатура; зубной ряд (он тоже не однороден); язык (мускулатура, покровы, органы вкуса), слюнные железы. Это лишь анатомическое описание, и важно все, что здесь делается: откусывание, жевание, выделение слюны и увлажнение пищевой массы, ее продвижение в глотку.

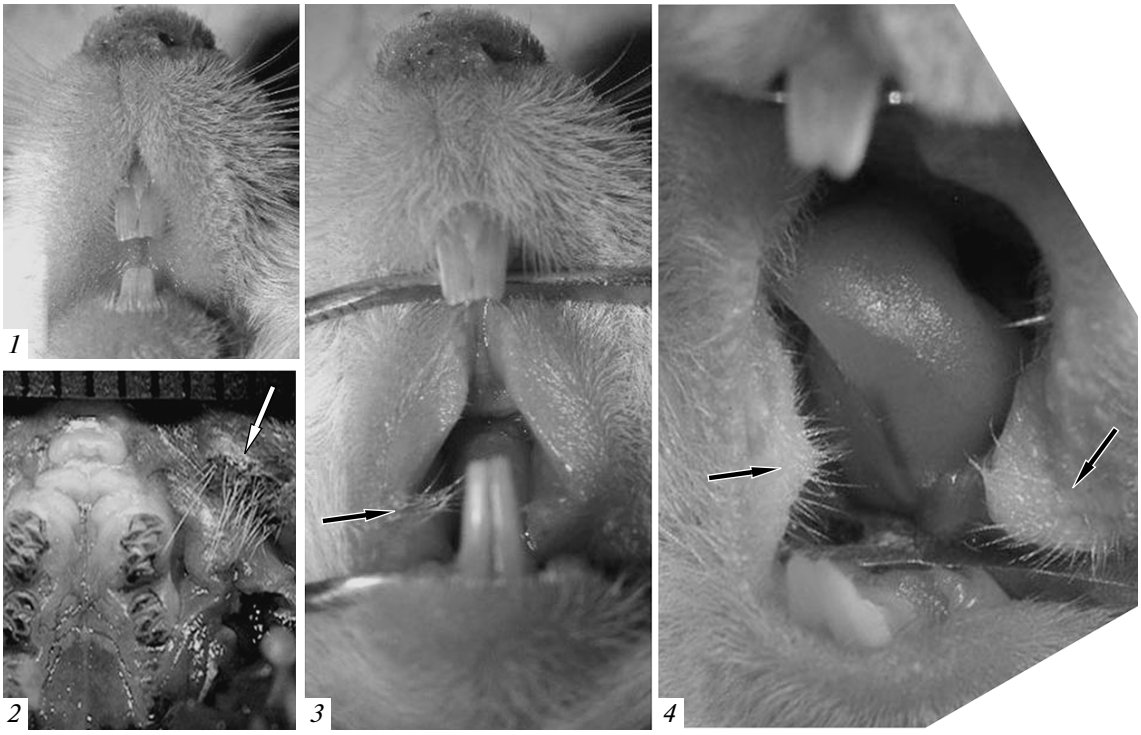

Рис. 1. Ротовое отверстие и внутриротовая щетина грызунов. *1* и *3* – закрытый и приоткрытый рот песчанки *Gerbillus campestris*. Небольшой пучок щечных щетинок (стрелка), прилегающий к волосяному обрамлению рта, виден при его открывании. Подобные образования сильнее выражены на щеках у входа в ротовое отверстие хомячка *Phodopus campbelli* (*4*) и хорошо видны на препарате верхней челюсти с левой щекой полевки *Microtus paradoxus* (*2*, стрелка).

Именно этому, вероятнее всего, служит буккальная щетина – еще один элемент ротовой полости грызунов.

У большинства грызунов ротовая полость ограничена спереди подвижными мягкими тканями губ и щек, смыкающимися (или даже срастающимися, как у слепушонок и других землероев) позади верхних резцов в области диастемы. Это позволяет работать резцами с непищевым материалом, “не открывая рта”: грызть оболочку орехов (как белки), твердый грунт при устройстве нор (как тушканчики) или стволы деревьев (как бобры), таскать строительный материал, собирать запасы корма. Защитой ротовой полости от мусора служит невысокая жесткая щетина по краям рта на губах и щеках (рис. 1, *1*). Помимо этого многим видам свойственно наличие островка жесткой щетины на внутренней стороне щеки против диастемы. Такой островок содержит 20–50 длинных щетинок, загнутых назад, в сторону глотки. У большого тушканчика (*Allactaga jaculus*), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), песчанок *Gerbillus campestris* и *Sekeetamys calurus* этот островок соединяется со щетиной вокруг ротового отверстия; у других видов он четко отделен от нее. Волосяные сумки щетинок желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*), обского лемминга (*Lemmus obensis*) и полевки Брандта (*Lasiopodomys brandtii*) бывают заметно пигментированы, так что островок в целом выглядит темным пятном с внутренней стороны щеки (рис. 2, *5–6*); у других пигментации нет. В любом случае это именно волосяные сумки, но не сложные базальные органы вибрисс, имеющие важную сенсорную функцию. У лемминга куст 40–50 мощных щетин длиной 4–5 мм (рис. 2, *7*) сочетается с такой же щетиной на складке губ позади верхних резцов. Возможно, ее бóльшая жесткость у лемминга и желтой пеструшки связана с грубостью характерных для них кормов или способов их поедания. Пара таких щеток должна помогать направленному продвижению пищевой массы в глотку при любых движениях языка и нижней челюсти. Эта щетина свойственна не только зеленоядным видам (*Microtus, Lemmus, Rhombomys*), но и зерноядам (*Apodemus, Mus, Rattus* и др.). Из числа просмотренных видов она наименее развита у кустохвостой песчанки (*Sekeetamys calurus*). У зайцеобразных (*Cuniculus, Lepus*) буккальная щетина выглядит “клочком меха во рту” (на щеке) около 1 см диаметром.

Значение этой структуры для большинства видов остается под вопросом. При той тщательности, с которой Н.Н. исследовал свою проблему “в масштабе мировой фауны” грызунов, и грандиоз-

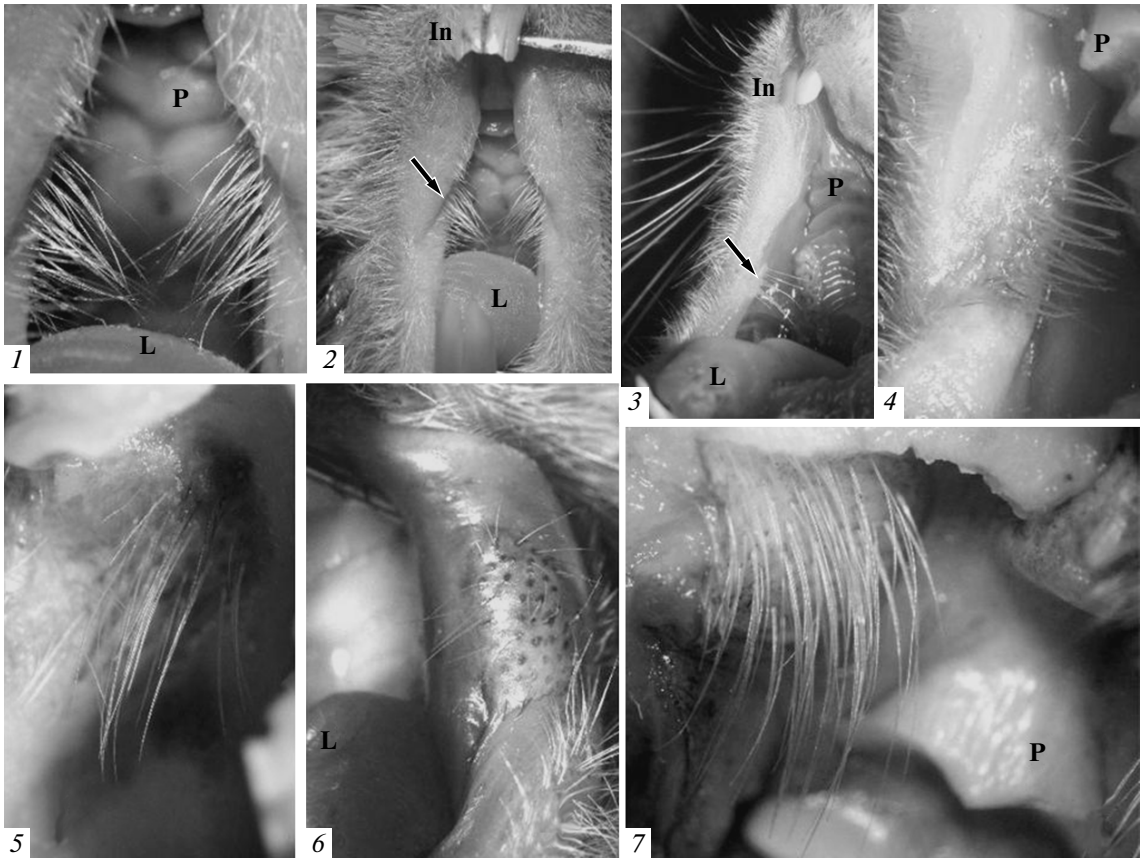

Рис. 2. Буккальная (щечная, внутриротовая) щетина грызунов. Вид разинутой пасти и внутренней поверхности щек: *1* и *2* – *Microtus transcaspicus*, *3* – *Apodemus agrarius*, *4* – *Microtus arvalis*, *5–6* – *Lasiopodomys brandtii*, *7* – *Lemmus obensis*. In – верхние резцы; L – язык; P – нёбо. Богатая длинными щетинами щетка закаспийской полевки (*1–2*, стрелка) и лемминга (*7*) заметно отличается от таковой полевой мыши (*3*, стрелка), насчитывающей всего с десяток щетин. У обыкновенной полевки (*4*) щетинки заметно короче, а у полевки Брандта (*5–6*) волосяные сумки щетин заметно пигментированы.

ности прошедшего через его руки материала, этот "почти пустяк" дал бы ответ на этот вопрос.

...Я думаю, он был бы рад тому, что и от дилетанта можно бывает услышать что-то новое о предмете своего давнего интереса!

Принцип компенсации функций

Эта тема тесно связана с фундаментальной проблемой *биологических координаций в ходе эволюционных преобразований органов, принадлежащих одной и той же функциональной системе* (Шмальгаузен, 1969). Эта идея сложилась у Н.Н. на обширном сравнительном материале по анатомии пищеварительной системы грызунов. Несомненно, он считал это своей важной находкой: принцип компенсации функций ранжируется им как *один из типов филогенетических изменений, который должен "занять место в северцовской системе классификации принципов подобных изменений"* (Воронцов, 1967, с. 208). В предисловии к монографии он назван в числе центральных проблем; отдельная глава ("Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций") содержит 18 страниц и 7 рисунков. В книге "Развитие эволюционных идей..." (Воронцов, 1999) ему же уделена целая глава с пятью рисунками (и шестью отсылками в предметном указателе). Он фигурирует и в "Кратком очерке теории эволюции" (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Общий интерес предмета состоит в том, в какой мере наблюдаемые факты соотносятся с ожиданиями, исходящими из классических представлений о судьбе *органов одной координированной системы* при резкой смене типа питания в одном из альтернативных направлений (клетчаточном либо белковом). Простейшее ожидание – согласованное изменение (прогресс) *всех* компонентов системы (зубы, желудок, печень и т. д.), подчиненное "одной конечной цели". На деле же оказывается, что такой согласованной динамики всех компонентов нет. Наоборот, регулярно наблюдается *разный* уровень их совершенства, при-

чем даже у разных видов *одного и того же экотипа* (со сходным типом питания) нет общей картины этой неравномерности. Разные виды идут *различными* путями, т.е. одни и те же отделы пищеварительной системы совершенствуются ими в разных сочетаниях: у одних улучшен жевательный аппарат и детали толстой кишки, у других – желудок и слепая кишка; случаев же совершенства сразу всех компонентов не встречается (Воронцов, 1967, рис. 144–146). И вот эта пестрая картина интерпретируется так, что отставание одних отделов *компенсируется* прогрессом других.

Для меня эта тема служит сущим камнем преткновения: принимая сами факты, я склонен отнестись с крайним скептицизмом к самой идее принципа, понимаемого как некий объективный тренд, *ведущий* к наблюдаемым фактам. Мне представляется, что двусмысленность термина *компенсация* предпосылает важную ошибку в интерпретации фактов.

Примем как факт *неравномерность совершенства* разных отделов пищеварительной системы грызунов, как массовое явление. Это служит важной поправкой к простейшему ожиданию “по Кювье” о гармонии *всех* компонентов функциональной системы, которую полезно иметь в виду, например, при реконструкции биологического облика животного по зубам (порой единственному остатку вымершего животного в целом). Возможно, из тезиса о *неравномерности темпов преобразования органов* стоило бы убрать слово *темпы*. То, что мы видим – лишь их итоговая неравномерность.

Причиной такой неравномерности может быть то, что вовсе не требуется безупречного (совершенного во всех отношениях) “инженерного” решения, чтобы оно было поддержано отбором. Ничего очень совершенного не возникает без крайней нужды. Для успеха и выживания вида сплошь и рядом достаточно *приемлемого* решения, которое потребует меньших затрат. Отсюда и общая пестрота картины, особенно же – среди отстающих (“компенсируемых”, в терминологии Н.Н.): “*значительный диапазон изменчивости компенсируемых органов может быть просто итогом выхода какого-то признака из-под жесткого контроля естественного отбора. Широкий размах изменчивости компенсируемых органов тесно связан с понижением их селективного значения*” (Воронцов, 1999, с. 599). Более того, “*обилие легко доступной пищи при переходе к зеленоядности ведет к регрессу органов чувств*” (Воронцов, 1967, с. 191). Органа зрения, в их числе.

В плане эволюционной значимости, подобный инженерный подход “*...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 объясняет нам *возможность* и механизм *обратного направления адаптации узкоприспособленных форм*” (Воронцов, 1967, с. 209, курсив автора). Другими словами, менее “продвинутые” органы, сохраняющие некую плюрипотентность, могут в дальнейшем послужить пластичным материалом для новых решений. Мало дифференцированное, *более общее,* сплошь и рядом оказывается более пригодным для нового *частного*, нежели нечто дефинитивное – одно из общих мест в эволюции и эмбриологии. Это перекликается с идеей Шмальгаузена о “мобилизационном резерве” генома, который в случае вызова со стороны окружения сможет предложить материал для новых фенотипических находок. Однако в этой связной картине причин и следствий (низкий уровень требований среды – умеренное совершенство органов – мозаичность их совершенства – бóльшая вариативность “отстающих” компонентов – пла-

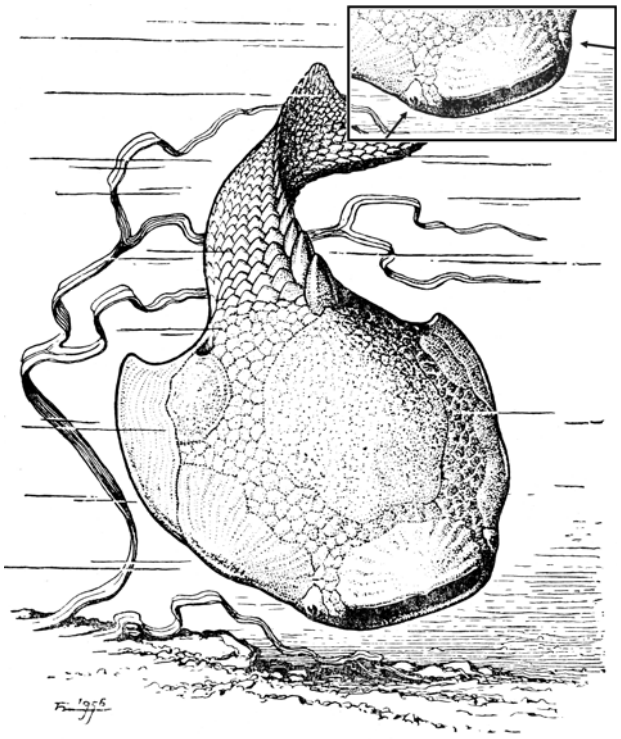

Рис. 2. Щитковое *Psammolepis venjukovi* (девон). Рисунок Быстрова, положение согласно Обручеву

Рис. 3. Иллюстрация из книги И.И. Шмальгаузена “Происхождение наземных позвоночных” (1964). Небольшие, широко расставленные, смотрящие в противоположные стороны глаза девонского бесчелюстного *Psammolepis*, которые видны на прекрасной реконструкции А.П. Быстрова (обозначены стрелками на врезке вверху), давали возможность обнаруживать опасность, различать ее положение и служить построению целесообразно ориентированной в пространстве реакции на нее.

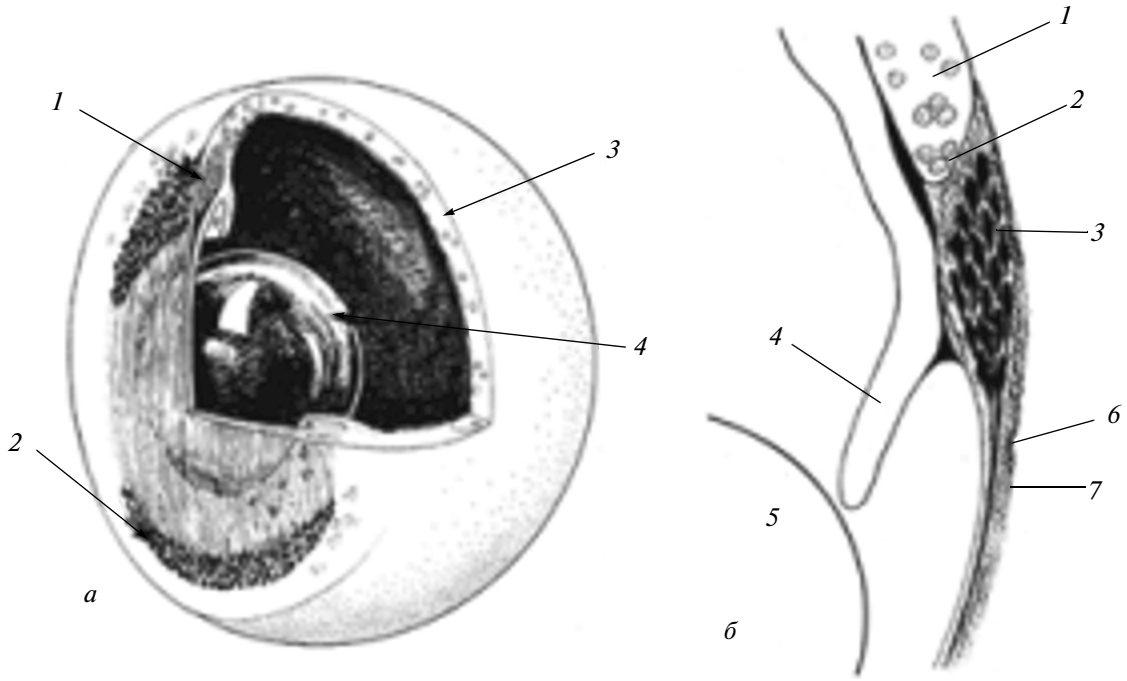

Рис. 4. Строение глаза (*а*) и поперечный разрез роговицы (*б*, схема) бурого терпуга (*Hexogrammus octogrammus* (Pallas)) и механизм переменной окраски его роговицы. *а*: *1* и *2* – дорсальная и вентральная массы тел роговичных хроматофоров, вертикальные отростки которых перекрывают зрачок; *3* и *4* – склера и хрусталик. *б*: склера (*1*), коллагенные компоненты роговицы (*2* и *7*), тела и отростки роговичных хроматофоров (*3* и *6*), ирис и хрусталик (*4* и *5*).

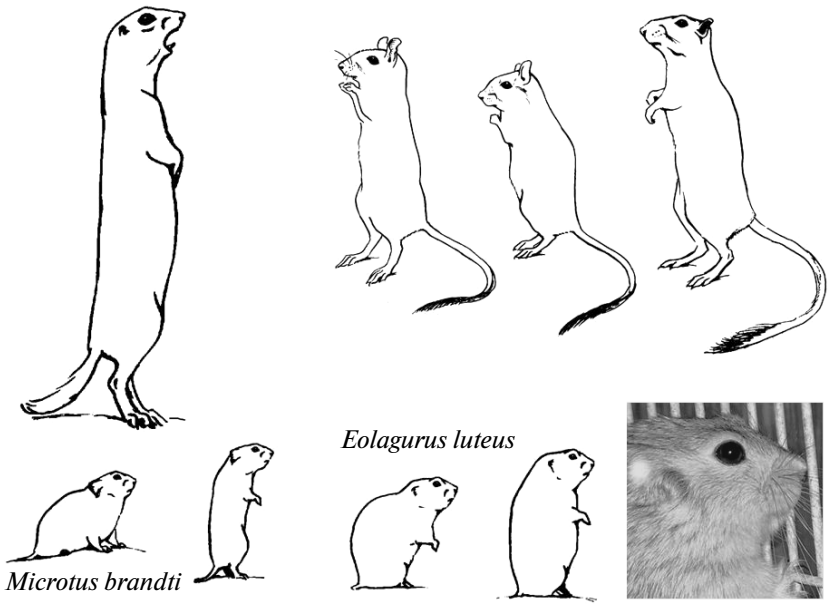

Рис. 5. Типичные позы “столбиком” суслика и его имитаторов: полевки Брандта (*Lasiopodomys brandtii*), желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*) и дневных песчанок *Meriones vinogradovi*, *M. unguiculatus* и *Rhombomys opimus* (слева направо, вверху). Рисунки В.М. Смирина (Смирин, Орлов, 1971). Фото – голова пеструшки.

стичность в случае нужды в новых адаптациях) вызывает сомнения слабо аргументированная мысль о *компенсации* чего-то чем-то на всем этом пространстве.

Термин *компенсация* почерпнут из сферы событий, где есть та или иная утрата. Уже само его применение апеллирует к представлению о потере, которая *по умолчанию* должна быть компенси-

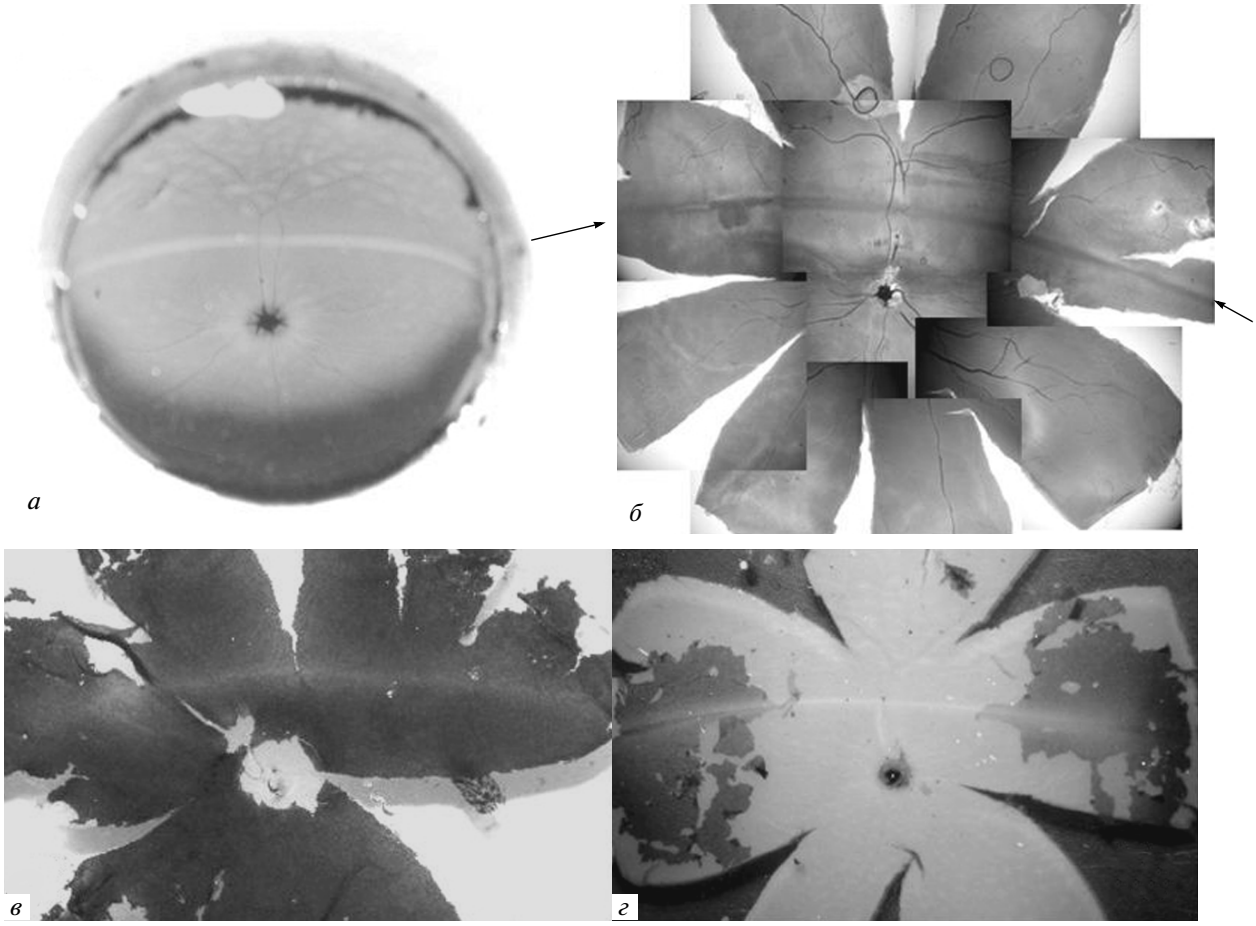

Рис. 6. Глаз тушканчика *Allactaga jaculus*. Темное пятно в центре – выход зрительного нерва (слепое пятно). *а*: дно вскрытого глаза. *б*: препарат сетчатки на просвет, вид со стороны зрачка (монтаж). *в*: препарат сетчатки, вид со стороны склеры. *г*: препарат сетчатки дневного грызуна – желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*) с пигментным эпителием, вид со стороны склеры. Видная на всех препаратах протяженная полоса – это зрительная полоска (*а* и *б*) либо соответствующая ей зона пигментного эпителия (*в* и *г*).

рована (в силу того или иного “закона сохранения”). Он уместен, например, во множестве случаев, когда низкий процент выживания молоди компенсируется высокой плодовитостью взрослых: иначе невозможно само выживание (сохранение) вида. Но есть ли основания говорить об *утрате*, если два-три органа из числа составляющих данную систему не устремились за теми, что ушли (у того же самого вида) вперед? Ведь исходно не было задано никаких ограничений – потому разные виды и пошли своими путями. А если нет утраты, то есть ли повод говорить о *компенсации*? Ведь уже признано, что это *может быть просто итогом выхода какого-то признака из-под жесткого контроля естественного отбора.*

Заметим, что даже если утрата есть, то ни из чего не следует неизбежность ее компенсации: во многих случаях утрата ничем не компенсируется, как при переходе к паразитизму или сидячему образу жизни. Нередко утрата чего-то сопровождает глубокую “прогрессивную” специализацию органа: таковы копыта копытных, ласты ластоногих, крылья летучих мышей. Все они *утратили* пластичность “примитивных” конечностей, и их обладатели лишились возможности манипулирования чем-либо (важной предпосылки интеллекта), которой обладают крыса, енот или обезьяна – без всякой ее компенсации, потому что на этот случай нет никакого “закона сохранения”.

Поппер прав: не все “инженеры и изобретатели” успешны. Если бы все мышки были совершенны, что бы кушали лисички? Но в случае острой нужды в совершенстве (например, гла́за), они проявляют поразительную находчивость, порой достигая пределов физически возможного на *всех* уровнях организации своего “орган как целое”, от анатомии и гистологии до ультраструктуры (Смит, 2000; Land, Nielsson, 2012). Если же настоятельной нужды нет, то мирные улитки так и живут без настоящих глаз те же сотни миллионов лет, что их хищные родичи кальмары, без всякой компенсации.

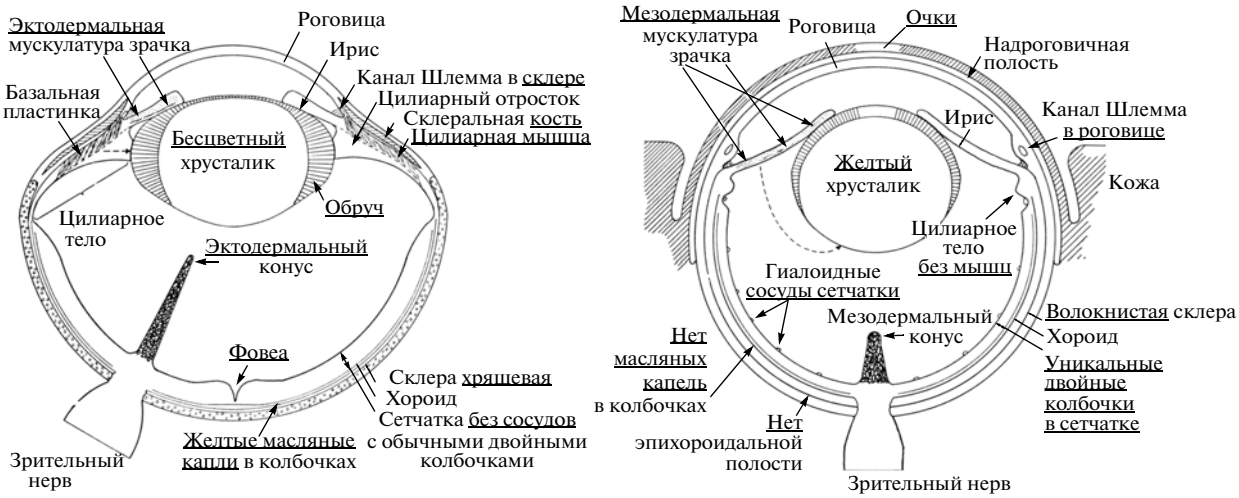

Рис. 7. Глаза змей кардинально отличаются своим строением от глаз остальных рептилий и птиц (Walls, 1942).

Итак, проблема не в многообразии способов решения сходной задачи разными видами, а в уместности применении термина “компенсация”, который *подразумевает*, т.е. переадресует нас (“по умолчанию”) к сюжету, где допустимо участие “принципов”, как неких внешних агентов, действующих “во исполнение” чего-то. Не факты, а сама редакция мысли оказывается ответственной за стирание зыбкой грани между явно сказанным и примысливаемым, что в особенности характерно для деликатной темы “телеономических свойств живого”.

Тем не менее, в многообразии способов построения пищеварительной системы грызунов есть много поучительного. Ее глубокая специализация у экзотических видов, перешедших к плотоядности (питанию насекомыми или рыбой), и динамизм этой по сути попятной перенастройки у вернувшихся к белковому питанию, показывают, что и в этой сфере нет запретов на совершенство.

Две системы – пищеварительная и зрительная

Хотя сопоставление таких анатомически далеких вещей может показаться странным, в жизни питание и зрение соприкасаются очень тесно. Напомним, что биоценоз – тоже система, а свойства системы определяются не только перечнем ее составляющих, но и способом их взаимодействия: потому целое и не есть простая сумма частей. Питание и пищеварительная система – это трофические взаимодействия, зрение и другие органы чувств – это сигнальные (информационные) взаимодействия, роль которых в процессе эволюции, как неоднократно отмечалось (Наумов, 1955; Шмальгаузен, 1996), неуклонно возрастает. Именно их совместному взаимодействию обязано происхождение многих черт нашего окружения – живописных цветов, плодов и ягод, защитной раскраски всевозможных жертв зрячих хищников (Котт, 1950; Шмальгаузен, 1969). Активная охота на подвижную добычу – самый распространенный стимул для обретения совершенного зрения. Различия между глазка́ми мирно пасущейся улитки и хищного кальмара, паукатенетника и паука-скакунчика – наглядные тому примеры. Но и пресс хищников может быть предпосылкой становления зрения у мирной добычи. Возможно, именно это привело к обретению пары латеральных глаз теми еще примитивными позвоночными, что были малоподвижными детритофагами, как донные Agnatha, с их широкой плоской головой и ртом, еще не вооруженным ни зубами, ни подвижной нижней челюстью – *Lanarkia* и *Thelodus*, известные с ордовика, и *Psammolepis* (Шмальгаузен, 1964: у него – *рис. 1 и 2*) – рис. 3.

Очевидно, наши сложно построенные глаза с инвертированной сетчаткой появились уже тогда, судя по полному сходству всех основных компонентов глаза миноги и человека, т.е. наш “изобретенный” еще бесчелюстными глаз древнее челюстей и зубов, но не пищеварительной системы. Эта система в форме трубки (а не мешка, как у кишечнополостных) с однонаправленным потоком пищи явилась предпосылкой цефализации – обозначения головного отдела с органами чувств на *переднем* конце тела. Поэтому логически (хотя не обязательно исторически) в цепи предпосылок и следствий на первое место следует поставить моторику, за которой *логически* следует концепция трубки, а уже за ней головной отдел туловища с органами чувств. Какой бы упрощенной ни была эта схема, нет сомнений, что эта общая для многих типов животных композиция животного древнее, чем глаза и зрение. Они, в свою очередь,

развились позже во многих вариантах (и на разных принципах) в ряде групп многоклеточных независимо (Land, Nielsson 2012) – пусть и на общих исходных предпосылках (о чем говорит сходство гомеобоксов человека и дрозофилы – Sanes et al., 2006; Корчагина и др., 2010).

Развитое зрение раскрывает обширные возможности для многих форм поведения помимо хищничества. Оно вовлекается в обслуживание разных форм поведения, которые, сообразно *принципу смены функций*, могут сами становиться предпосылками прогресса глаз и у чисто растительноядных видов. Такими факторами регулярно служат сигнализация в социальной и брачной сферах, ориентация на местности, навигация (перелеты птиц), способ добывания пищи и избегание опасности (хищников). При наличии благоприятствующих условий (освещенность, прозрачность водной или воздушной среды, отсутствие помех), эволюция достигает высокого совершенства всех структур глаза. Постоянные помехи, вроде вечной тьмы, мутной воды или иной *непрозрачной* среды, ведут к регрессу глаз и зрения, чему много примеров среди роющих животных и обитателей абиссалий.

Совершенство глаза в разных систематических группах позвоночных мало коррелирует с шаблонным делением на низших и высших. Наш глаз по ряду показателей далек от совершенства, тогда как перечень уникальных находок среди рыб поразителен. Так, только у рыб встречаются ультраструктурные цветные светофильтры в роговице (Lythgoe, 1971, 1975; Locket, 1972), изумительная способность менять окраску роговицы при смене условий освещения – настоящие фотохромные очки (рис. 4**)** (Орлов, 1974; Орлов и др., 1974; Орлов, Гамбурцева, 1976; Orlov, Gamburtzeva, 1976; Appleby, Muntz, 1979; Kondrashev et al., 1986; Orlov, Kondrashev, 1998; Siebeck et al., 2003) и фоторецепторы специальной ультраструктуры для восприятия поляризации света (Зуева, 1981; Kondrashev et al., 2012).

Строение многих деталей глаза позвоночных несет отпечаток образа жизни. Среди книг эпохи "до электронной микроскопии", касающихся этой темы, исключительное место занимает книга Уоллса "Адаптивная радиация глаз позвоночных" (Walls, 1942). О ней можно сказать то же, что Воронцов сказал о книге Тулльберга (Tullberg, 1899): "*Эта уникальная во всех отношениях работа – единственный труд, где рассматриваются воедино все звенья пищеварительной системы*" (Воронцов, 1967, с. 8). Все элементы конструкции глаз всех основных групп позвоночных рассмотрены Уоллсом в тесной связи с их экологией и эволюцией. С этих позиций бросим взгляд на каскад предпосылок и следствий (образ жизни и зрение) представителей двух далеких групп: пустынных грызунов и змей.

Жизненные формы и зрение грызунов – обитателей аридных зон

Дефицит влаги и избыток солнечной радиации – главные источники черт сходства аридных ландшафтов разных континентов: скудной растительности и обилия участков обнаженной земли. Недостаток естественных укрытий от палящего солнца и хищников (особенно, пернатых) – причина того, что все пустынные грызуны – активные землерои (Кашкаров, 1945; Формозов, 1956; 1976). Зримая доступность для хищников – один из факторов, формирующих здесь три контрастно разных экотипа грызунов: (1) строго дневные, (2) строго ночные и (3) землероющие (геофилы). Каждый экотип объединяет виды разной систематической принадлежности, и каждому присущи свои особенности зрения. Таков краткий список важных нам отношений.

Ландшафты умеренных широт богаты укрытиями для мелких зверьков: это высокий, часто густой травостой, дупла, мусор и листовой опад в лесах. Здесь обычна довольно простая связь суточной активности с типом питания: зеленоядные (полевки) могут кормиться круглосуточно, не покидая укрытий; зерноядные же (мыши), благодаря большей питательности корма, могут тратить меньше времени на его поиски и приурочить это к хотя бы чуть менее опасным (ночным) часам. Характер питания выглядит здесь ведущим фактором, определяющим суточную активность (Наумов, 1948; 1955).

В открытых же ландшафтах мелкая добыча беззащитна вне норы, ей надо постоянно быть начеку, озираться, отрываясь от кормежки (Tch-bovsky et al., 2001). Однако ситуация днем и ночью кардинально различна. При высокой освещенности открытость ландшафта помогает не только хищникам, но и их жертвам. Это служит предпосылкой становления группы дневных грызунов с совершенным дневным зрением, с его высокой остротой, благодаря работе колбочковых фоторецепторов сетчатки глаза. Но эта узкая специализация и в зрении ведет к своим утратам: дневные пернатые хищники плохо видят ночью. Дефицит света ночью ослабляет пресс хотя бы дневных пернатых хищников: в темноте трудно видеть мелкие подвижные объекты. Возможно, в этом частично состоит преимущество ночной наземной активности видов, являющихся, вообще говоря, обычной добычей. Представителям каждой из этих альтернативных групп – строго дневных и строго ночных – присущ свой комплекс черт биологии, но различия их суточной ритмики, особенно у зеленоядных, явно определяются *не характером питания, а следствиями специализации их зрения в одном из альтернативных направлений*, что, по меньшей мере, частично обязано прессу хищников.

Дневная активность характерна для большой группы классических и древних представителей наземных Sciuridae – "сусликов" в широком смысле слова (сурки, суслики, луговые собачки). Обилие света служит предпосылкой развития колбочкового аппарата сетчатки, высокой остроты зрения и его быстродействия, что дает возможность жизненно важного дистантного восприятия наземных и пернатых хищников. Зрительному обнаружению удаленной опасности помогают присущие этим зверькам позы столбиком, повадка забираться на бугорок (Формозов, 1976) и приподнятое положение глаз на голове. Большой размер глаз, их латеральная ориентация и наличие зрительной полоски в сетчатке (протяженной зоны высокой остроты зрения) дают им возможность панорамного контроля всей линии горизонта одновременно, без поворота головы, в отличие от сурикат, приматов и кошек, с их фронтальным положением глаз. Дистантное обнаружение опасности дает возможность заблаговременного оповещения соседей сигналом тревоги. Поскольку акустическая коммуникация эффективна лишь на малых расстояниях, это служит предпосылкой колониальности "сусликов" (одиночно живущие тонкопалые суслики (*Spermophilopsis leptodactylus*) практически "немы"). Зрение необходимо и для охраны своей территории от вторжения соседей, и для ориентации на собственной территории.

К этому классическому экотипу "сусликов" примыкают некоторые обитатели пустынь и полупустынь из числа полевок (Microtini) и песчанок (Gerbillini) с дневным типом активности. Систематически весьма далекие от "сусликов", они похожи на них комплексом общих черт. Микроскопическое исследование сетчатки глаз желтой пеструшки, полевки Брандта и большой песчанки выявило важную особенность, свойственную представителям этого экотипа грызунов: наличие зрительной полоски, которая в сочетании с латеральной ориентацией приподнятых глаз и позами столбиком помогает зрительному контролю окружения (рис. 5). Большая песчанка (*Rhombomys opimus*): зеленоядная, дневная, с высокой, латеральной посадкой глаз на голове, зрительной полоской в сетчатке и позой столбиком, колониальная, с развитой сигнализацией (голосовой на дневной поверхности и топотом задними лапками – в норе). По ряду черт можно судить о сравнительно недавнем переходе большой песчанки к дневному образу жизни: у нее нет желтой окраски хрусталика, характерной для сусликов и приматов – древних дневных млекопитающих. Желтая пеструшка (*Eolagurus luteus*) и полевка Брандта (*Lasiopodomys brandtii*) – представители того же экотипа среди Microtini. Им присущи те же черты: колониальность, высокая и латеральная посадка глаз, позы столбиком и акустическая сигнализация об опасности (Смирин, Орлов, 1971). Сетчатка желтой пеструшки очень богата колбочками – до 40% популяции фоторецепторов – это рекорд среди полевок. Оба вида имеют зону высокой остроты зрения сетчатки; ее исключительная функциональная важность находит свое отражение в подстилающей ее ткани пигментного эпителия (Орлов, Подгорный, 2009).

Ночной образ жизни снимает пресс дневных, но не ночных хищников, которые по степени совершенства зрения не уступают ночным грызунам. Но восприятие *подвижной* добычи в темноте затруднительно для хищников. Стремительный бег криптически окрашенных тушканчиков, в сочетании с отвлекающей внимание контрастной раскраской кончика хвоста, должен затруднять ночную охоту на них. Для дневного хищника рикошетирующий аллюр и раскраска хвоста мелкой добычи не явились бы препятствием охоты. Возможно, в этом причина того, что ни тушканчики, ни американские кенгуровые крысы и мыши (Dipodomyinae) не бывают дневными.

Интересна неожиданная находка у большого тушканчика (*Allactaga jaculus*) таких особенностей глаза, которые раньше были известны только у дневных грызунов – сусликов, желтой пеструшки и полевки Брандта. Речь идет о локальной специализации пигментного эпителия сетчатки, что может указывать на наличие и у этого *ночного* вида зрительной полоски (рис. 6).

Землерои (геофилы-корнееды) – "роющие зверьки, питающиеся подземными частями растений, одиночные или полуколониальные, с круглогодичной активностью" (Формозов, 1956; 1976, с. 271), представлены обширным списком групп и видов: цокоры *Spalax* (семейство Spalacidae), слепушонки *Ellobius* и цокоры *Myospalax* (семейство Cricetidae), гоферы *Geomys* и *Thomomys* (семейство Geomyidae), туко-туко *Ctenomys* (семейство Ctenomyidae), пескорои *Cryptomys*, землекопы *Georychus* и *Heterocephalus* (семейство Bathyergidae) и др. Роющий образ жизни позволяет избежать губительной инсоляции и снять пресс хищников. Предпосылкой формирования этого экотипа служат все те же избыток инсоляции и дефицит влаги, которым соответствует экотип эфемероидов среди растений: в течение краткого сезона интенсивной вегетации весной они запасают значительную питательную массу корневищ и луковиц – главную кормовую базу геофилов. Несмотря на регресс предметного зрения, глаза многих из них сохраняют свою роль в циркадной суточной ритмике. Степень регресса глаз среди них, как и среди насекомоядных, очень различна (Nevo, 1990).

Регресс служит одним из важных трендов в эволюции. Эта тема получает свое неожиданное освещение при изучении змей (Ophidia), одного

из самых многочисленных видами отрядов из числа современных пресмыкающихся.

Глаза змей

Различие строения глаза змей и остальных Squamata столь глубоко (рис. 7), что Уоллс (Walls, 1942) говорит: популярным примером конвергенции служит сходство камерных глаз позвоночных и головоногих моллюсков; но с тем же успехом можно было бы говорить о сходстве глаза змей и всех остальных рептилий. Действительно, перечень отличий глаз змей велик. Это так называемые очки – прозрачная ткань сросшихся век, покрывающая настоящую роговицу глаза там, где у ящериц есть подвижные веки. При линьке очки разделяют судьбу остальных покровов, отчего змея временно почти слепнет вследствие мутности очков (отсутствие подвижных век, закрывающих глаза ящериц при сне, у змей компенсируется сужением зрачка). Склера гла́за змеи состоит целиком из волокнистой соединительной ткани и утолщена сзади, так как не имеет той прочности, которую у ящериц обеспечивает хрящевая ткань задней стенки глаза в сочетании с жестким конусом его передней части, которая бывает упрочнена склеральными костными пластинками. Отлична оптическая система гла́за. Хрусталик змей не имеет присущей прочим рептилиям эластичности, которая в сочетании с плотным “ободом” по экватору позволяет им менять его форму, повышая выпуклость передней и задней стенок линзы. Вместо общей для черепах, других рептилий и птиц аккомодации путем *изменения формы* эластичной линзы под действием ресничных мышц, постоянной формы хрусталик змей придвигается ближе к сетчатке благодаря сокращению ириса, плотно прилегающего к хрусталику спереди. Мускулатура ириса змей имеет мезодермальное происхождение, в отличие от эктодермального у прочих рептилий. Аккомодация путем перемещения хрусталика присуща акулам и костистым рыбам, но этого нет ни у каких других рептилий. У дневных змей хрусталик имеет желтую окраску, как у дневных млекопитающих (приматов и беличьих среди грызунов), чего никогда не бывает у остальных рептилий и птиц, а колбочки змей лишены окрашенных масляных капель. Глубоко отлична система кровоснабжения сетчатки змей. У других рептилий аваскулярную сетчатку питает хороид (сосудистая оболочка глаза), а сетчатку змей обеспечивает сеть тонких сосудов, лежащих на витреальной (передней) поверхности сетчатки.

Весь комплекс глубоких отличий глаза змей (не более чем подотряда чешуйчатых) не находит никакого приемлемого объяснения в качестве адаптивного (а тем более “прогрессивного”) шага. Его причиной, по мысли Уоллса, мог быть только глубочайший регресс зрения на эволюционном пути становления змей как роющих рептилий. Уоллс рисует убедительную картину событий, сопровождавших переход предков змей к роющему образу жизни. Обитание без света вело к утрате окраски масляных капель в колбочках, а затем и самих капель; отпала нужда в сложном аппарате аккомодации, занимающем часть глаза; атрофия цилиарной мышцы влекла утрату жесткого обода хрусталика и склеральных костных элементов; исчез цилиарный аппарат; волокнистая соединительная ткань заместила прежний упругий хрящ склеры, глаз приобрел округлую форму. Исчезли слезные железы, зрачок утратил мускулатуру, хороид деградировал по мере снижения функций нервной сетчатки. После длительной эпохи роющего образа жизни, повлекшей утрату достижений, свойственных рептильному глазу, явились предшественники тех прогрессивных семейств, которые вышли обратно на поверхность, и им пришлось реставрировать аппарат зрения. Но утраты (на геномном уровне, скажем мы сегодня) были столь глубоки, что находки делались без опоры на достижения далеких предков в построении высоко совершенного рептильного глаза, который сохранился у большинства рептилий и достался птицам. Многое было утрачено навсегда; нужда в механизме аккомодации случайно привела к тому, на чем в разных вариантах остановились рыбы; находки же в морфологии фоторецепторов породили такое их разнообразие, которое, по оценке Уоллса, сравнимо с разнообразием фоторецепторов всех остальных позвоночных, вместе взятых.

Необыкновенное своеобразие глаз змей и красота нарисованной Уоллсом картины его становления делали эту тему особенно близкой его сердцу. “Пластичность сетчатки змей невероятна. Змеи одни достигли такого разнообразия паттернов своих зрительных клеток, как все остальные позвоночные вместе. Если что-то могло бы змеененавистника научить уважению и восхищению перед этими униженными животными, так это изучение их глаз. Говорю это по собственному опыту!” (Walls, 1942).

Последователь Уоллса – Гарт Андервуд – подтвердил построенную Уоллсом концепцию происхождения змей (Bellaris, Underwood, 1951; Underwood, 1967). Недавно появился ряд молекулярно-генетических исследований Squamata, направленных на уточнение филогении всей группы (Lee, 2009; Sites et al., 2011; Townsend et al., 2004; Vida, Hedges, 2005; Wiens et al., 2008, 2010, 2012). Последнее, основанное на изучении 44 ядерных генов у 161 вида (Wiens et al., 2012), подтверждает концепцию происхождения змей как роющих рептилий, точнее, происхождения современных видов от предка, который позже вернулся к обитанию на поверхности земли. Симп-

томатично, но в новейших работах молекулярного плана при реконструкции путей становления змей уже не упоминают ни Уоллса, ни Андервуда...

Глаза плацентарных млекопитающих

Утрата ряда подсистем глаза, свойственных большинству рептилий и птицам, характерна не только для глаза змей, но и млекопитающих. Каким бы ни был путь становления плацентарных, но только такой же глубочайшей деградацией, с последующим поиском решения наново общих задач построения совершенного глаза, можно объяснить своеобразие глаза плацентарных и его сходство с глазом змей (соединительнотканная склера, окраска хрусталика и т. д.). Становление плацентарных не было связано с роющим образом жизни крота. Землеройка не роет землю, но подобный образ жизни тоже предпосылает регресс зрения. Именно с минирующим образом жизни предков плацентарных связывает Уоллс ту же, что у змей, утрату черт классического рептильного глаза – масляных капель в колбочках, жесткой конструкции глазного яблока и аппарата активной аккомодации. Подобно пищеварительной системе некоторых грызунов, наш глаз не есть верх совершенства. Не все знают, что необходимости носить очки мы обязаны неудачникам из числа изобретателей, о которых говорил Карл Поппер...

Как и пищеварительная система, глаз позвоночных служит примером того, что называют *сложной системой*. По любым меркам оценки сложности органа, он может быть назван в ряду самых сложных во всем организме. Не случайно именно глаз был камнем преткновения для Дарвина в объяснении возникновения сложного органа путем (предположительно) многих малых последовательных изменений. Глаз позвоночных являет собой ансамбль подсистем, каждая из которых сложна сама по себе: нервная сетчатка; пигментный эпителий с его чудовищной метаболической нагрузкой; оптика с аппаратом аккомодации; динамичный зрачок; кровоснабжение. Сложность этого ансамбля близка к тому, что порождает проблему “организма как целого” – загадку его гармоничного построения в онтогенезе и сбалансированной работы в норме. Так что сравнение глаза и кишечника, на первый взгляд неожиданное, может быть и не лишено смысла, особенно если речь идет об “организме как целое” одних и тех же животных – грызунов.

Примат питания над зрением очевиден: питание без зрения возможно, но обратное исключено. Тип пищи и способ ее добывания часто выступает ведущим фактором, определяющим прочие черты биологии вида. Для большинства животных весь диапазон типов пищи лежит между двумя полюсами: плотью животных и зеленью растений, и все адаптивные нюансы пищеварения позвоночных, в том числе грызунов, лежат в том же диапазоне. Допустима его возрастная перестройка, связанная с вскармливанием молоди или с метаморфозом амфибий, сезонная дисфункция у зимоспящих; но его редукция, как у *паразитических* червей, немыслима. В этом плане диапазон вариантов совершенства зрительной системы грызунов (и позвоночных вообще) несравненно шире – его нижний предел близок к нулю.

Варианты взаимной зависимости зрения и питания многообразны. Питание большинства плотоядных неотторжимо связано со зрением, как у хищников. Но летучие мыши, землеройки и усатые киты добывают свой корм практически вслепую. Для большинства же грызунов зрение играет подчиненную роль в добывании корма, у зеленоядных – в особенности. Совершенное зрение дневных зеленоядных грызунов экотипа “сусликов”, как и их имитаторов из числа полевок и песчанок, было движимо никак не типом питания, а прессом хищников и способом защиты от них.

Во всех случаях, когда зрение кардинально важно и есть основания для так называемой интенсификации его функций, все подсистемы глаза и их взаимная координация доводятся движущими силами эволюции до большого совершенства. Но без крайней необходимости этого не происходит, и есть ряд причин, ведущих к регрессу зрения, вплоть до глубочайшей деградации, что наглядно демонстрируют современные землеройные грызуны и насекомоядные среди млекопитающих. Есть основания считать, что такой регресс, предваряющий последующий локальный прогресс, глаз позвоночных претерпевал не раз и по разным причинам. Очень похоже, что обретение высокой остроты зрения и цветоразличения при переходе к дневной активности тоже происходили неоднократно и независимо в разных филетических ветвях (Орлов, 1971, 1972). Большой общий интерес представляет динамизм противоположных тенденций, действовавших на этой фактуре на протяжении истории разных групп позвоночных, похожий на примеры переориентации некоторых хомякообразных с белково-липоидных кормов на клетчаточные и обратно (американские *Oxymycterus*, *Onychomys* и др., – Воронцов, 1967).

БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу глубокую благодарность Ю.М. Ковальской, О.Г. Ильченко, М.В. Рутовской, Н.Ю. Феоктистовой и С.А. Шиловой за предоставленный ими бесценный материал для исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев Ю.М., Гельфанд И.М., Губерман Ш.А., Шик М.Л., 1969. Взаимодействие в биологических системах // Природа. № 6. С. 13–21.

Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. – 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция. 640 с.

Зуева Л.В., 1981. Колбочки сетчатки черноморского анчоуса *Engraulis encrasicholus* – анализатор поляризованного света у позвоночных // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 17. С. 420–425.

Кашкаров Д.Н., 1945. Основы экологии животных, изд. 2-е. Л.: Учпедгиз. 382 с.

Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А., 2010. *Hox*-кластер и эволюция морфогенезов // Онтогенез. Т. 41. № 5. С. 353–363.

Котт Х., 1950. Приспособительная окраска животных. М.: ИЛ. 543 с.

Орлов О.Ю., 1971. Цветовое зрение. Руководство по физиологии: физиология сенсорных систем, часть первая: физиология зрения. Л.: Наука. С. 246–270. –1972. Об эволюции цветного зрения у позвоночных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Т. 2. С. 69–94. – 1974. Цветные очки животных // Природа. № 8. С. 35–41.

Орлов О.Ю., Гамбурцева А.Г., 1976. Динамика окраски роговицы терпуга // Биофизика. Т. 21. № 2. С. 362–365.

Орлов О.Ю., Гамбурцева А.Г., Александрова М.А., 1974. Цветные очки терпуга // Природа. № 4. С. 111–112.

Орлов О.Ю., Подгорный О.В. 2009. Колбочки и пигментный эпителий сетчатки трех видов дневных грызунов // Сенсорные системы. Т. 23. № 4. С. 318–326.

Наумов Н.П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.–Л.: Изд. АН СССР. 204 с. – 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 533 с.

Смирин В.М., Орлов О.Ю., 1971. Сигнализация и ориентация у грызунов // Природа. № 5. С. 84–88.

Смит К., 2000. Биология сенсорных систем. М.: Бином. 584 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.

Формозов А.Н., 1956. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии // Вопросы географии. Сборник статей для XVIII Международного географического конгресса. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 238–248. – 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. Адаптация и конвергентные явления среди населения животных сходных ландшафтов. М.: Наука. С. 267–294.

Шмальгаузен И.И., 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 273 с. – 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 494 с.

Appleby S.J., Muntz W.R.A., 1979. Occlusable yellow corneas in Tetraodontidae // The Journal of Experimental Biology. V. 83. P. 249–259.

Bellaris A., Underwood G., 1951. The origin of snakes // Biological Reviews. V. 26. P. 193–237.

Kondrashev S.L., Gamburtzeva A.G., Gnyubkina V.P., Orlov O.Yu., Pham T.M., 1986. Coloration of corneas in fish. A list of species // Vision research. V. 26. P. 287–290.

Kondrashev S.L., Gnyubkina V.P., Zueva L.V., 2012. Structure and spectral sensitivity of photoreceptors of two anchovy species: *Engraulis japonicus* and *Engraulis encrasicolus* // Vision research. V. 68. P. 19–27.

Land M.F., Nielsson D.-E., 2012. Animal eyes. Oxford University Press. 271 p.

Locket N.A. 1972. The reflecting structure in the iridescent cornea of the serranid teleost, *Nemathias carberryi* // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. V. 182. P. 249–254.

Lythgoe J.N., 1971. Iridescent corneas in fishes // Nature. V. 233. № 5316. P. 205–207. – 1975. The structure and function of iridescent corneas in teleost fishes // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. V. 188. P. 437–457.

Lee M.S.Y., 2009. Hidden support from unpromising datasets strongly unites snakes and anguimorph lizards // Journal of evolutionary biology. V. 22. P. 1308–1316.

Nevo E., 1990. Evolution of nonvisual communication and photoperiodic perception in speciation and adaptation of blind subterranean mole rats // Behaviour. V. 115. P. 249–276.

Orlov O.Yu., Gamburtzeva A.G., 1976. Changeable coloration of cornea in fish *Hexagrammos octogrammus* // Nature. V. 263. P. 405–407.

Orlov O.Yu., Kondrashev S.L., 1998. Changeable coloration of cornea in fishes and its distribution // Iugoslav Physiol. Pharmacol. Acta. V. 34. № 2. P. 359–369.

Sanes D.H., Reh T.A., Harris W.A. 2006. Development of the nervous system. Amsterdam: Academic Press. 373 p.

Siebeck U.E., Collin S.P., Ghoddusi M., Marshall N.J., 2003. Occlusable corneas in toadfishes: light transmission, movement and ultrastruture of pigment during light- and dark-adaptation // The Journal of Experimental Biology. V. 206. P. 2177–2190.

Sites J.W., Reeder T. W., Wiens J.J., 2011. Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 42. P. 227–244.

Tchabovsky A.V., Krasnov B.R., Khokhlova I.S., Shenbrot G.I., 2001. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat *Psammomys obesus* // Journal of Ethology. V. 19. P. 10–113.

Townsend T., Larson A., Louis E.J., Macey J.R., 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree // Systematic biology. V. 53. P. 735–757.

Tullberg T., 1899. Über das System der Nagethiere. Eine phylogenetische Studie. Uppsala. 514 p.

Underwood G., 1967. A contribution to the classification of snakes. London: British Museum (Natural History). 179 p.

Vida N., Hedges S.B., 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes // Comptes rendus biologies. V. 328. P. 1000–1008.

Walls G.L., 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Bloomfield Hills, Michigan: The Cranbrook Institute of Science. 785 p.

Wiens J.J., Kuczynski C.A., Smith S.A., Mulcahy D., Sites J.W., et al., 2008. Branch lengths, support, and congruence: testing the phylogenomic approach with 20 nuclear loci in snakes // Systematic Biology. V. 57. P. 420–431.

Wiens J.J., Hutter C.R., Mulcahy D.G., Noonan B.P., Townsend T.M., et al., 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species // Biology letters. V. 8. P. 1043–1046.

Wiens J.J., Kuczynski C.A., Townsend T., Reeder T.W., Mulcahy D.G., Sites J.W., 2010. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa // Systematic Biology. V. 59. P. 674–688.

TWO SYSTEMS – NUTRITION AND VISION. TRAITS OF ADAPTIVE EVOLUTION

O. Yu. Orlov

Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow 127994, Russia
e-mail: graf@iitp.ru

Despite the obvious anatomical difference, both visual and digestive systems represent a typical complex system composed of subsystems, each of them in turn being complex. In different rodent species, the “buccal bristles”, i.e. brushes of stiff hairs upon inner surface of the cheeks, are first described in the mouth, the part of the digestive system. They represent an additional oral cavity structure apparently bound to the feeding style of predominantly herbivorous animals. Adaptive features of mutually behavior and vision traits related to either diurnal or nocturnal lifestyle of rodents inhabiting open landscapes of arid zones are discussed in connection with ecological pressure of aerial or terrestrial danger. Cases and versions of deep regress of eye and visual system due to fossorial lifestyle among vertebrates are discussed in connection with the origin of snakes, whose extra specific eye design inspired the idea that they stem from fossorial reptiles (Walls, 1942). The range and grade of adaptive perfection of two closely related functional systems, nutritional and visual, seem to be much more dramatic in the second as compared to the first, which reflects the evident first order significance of nutrition.

Keywords: Vorontsov, evolution, rodents, regress, compensation of functions, vision, eye, buccal bristles.