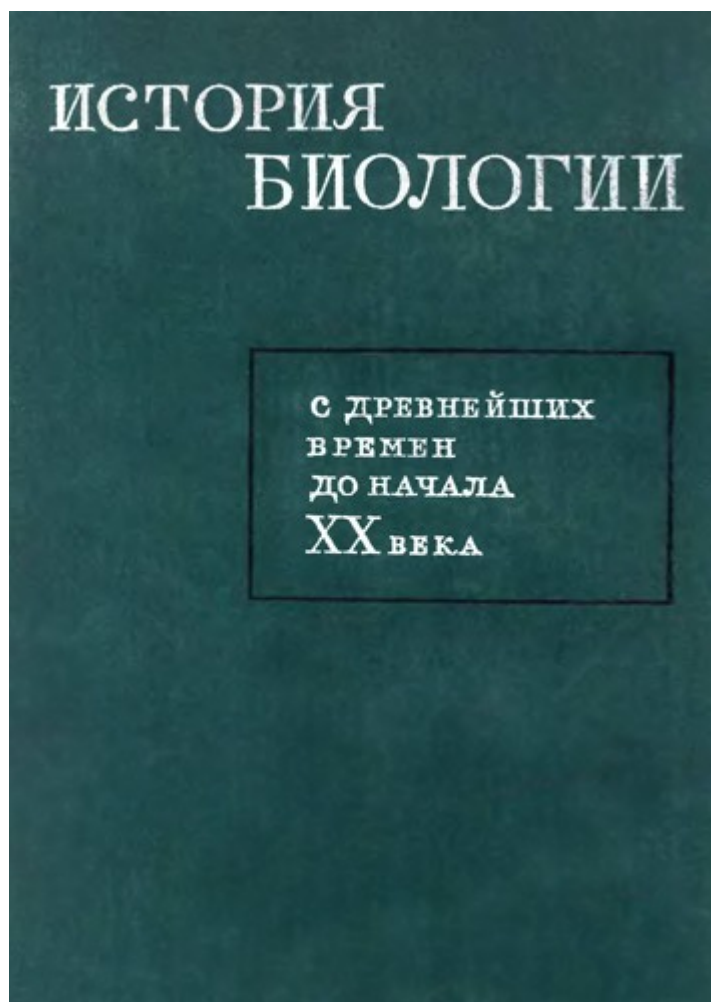


Коллектив авторов

История биологии с древнейших времен до начала XX века

История биологии с древнейших времен до наших дней –



История биологии с древнейших времен до начала XX века

Введение

Книга по всеобщей истории биологии на русском языке издается впервые. Правда, у нас есть замечательный по широте исторической картины оригинальный труд В.В. Лункевича «От Гераклита до Дарвина». Но, во-первых, как это видно уже из названия, вне этого исследования остался более чем столетний период развития биологии, когда закладывался фундамент и происходило формирование важнейших отраслей *современной* биологии, и потому представляющий для нас особый интерес. Во-вторых, книге В.В. Лункевича, отмеченной печатью яркой индивидуальности автора, при всей ее ценности не хватает строгости построения, строгости научного анализа, которым должно удовлетворять систематическое изложение истории биологии. В-третьих, со времени создания этой книги прошло более 30 лет, и, естественно, что в ней не нашли отражения результаты исследований последних десятилетий, значительно уточнившие многие представления о развитии

биологии в те или иные периоды и в тех или иных странах, в особенности в нашей стране.

Не могли оказать существенной помощи авторам и те немногие общие курсы истории биологии, которые вышли за рубежом (Радль, Норденшельд, Зингер), поскольку они построены на неприемлемой методологической основе и большинство из них давно устарело. Последнее касается не только неполноты фактического материала.

По мере развития науки многие ранее известные факты выступают в новом свете, поворачиваются к нам новой, ранее не обращавшей на себя внимание стороной, выявляются такие аспекты в развитии науки, которые прежде не были, а часто и не могли быть замечены. Короче говоря, с каждым новым крупным этапом в развитии науки по-новому прочитывается и ее история. Это не означает, конечно, исторического релятивизма, а тем более периодического перелицовывания истории. Это означает лишь необходимость постоянного и все более глубокого и всестороннего изучения в свете новейших задач и достижений науки всей совокупности факторов, влияющих на развитие научного знания, выявления условий, способствовавших возникновению новых плодотворных направлений исследования для того, чтобы полнее раскрыть закономерности развития науки, объективную логику ее движения.

Отсутствие работ, близких той, которая была задумана авторским коллективом, создало большие трудности в осуществлении и без того сложной задачи по критическому осмыслению пути, пройденного биологией за многовековую историю ее существования. Поэтому, естественно, далеко не все замыслы в равной мере нашли свое осуществление в этой книге.

Первое, что предстояло сделать, – это выработать критерии отбора материала. Такая задача довольно сложна при любом историческом исследовании, охватывающем более или менее крупный раздел науки, если автор не хочет свести свою работу к простой хронике событий, монотонному перечислению имен, открытий, гипотез, теорий и т. д. Ее сложность особенно возрастает при переходе к обобщающему труду по общей истории какой-либо науки в целом.

Биологию как науку нельзя свести к простой сумме составляющих ее отраслей. Точно так же и история биологии не может быть сведена к сумме историй этих отраслей. От того, что истории различных отраслей биологии будут собраны под одним переплетом, книга не станет еще историей биологии, даже если между этими отраслями намечена известная связь. И в то же время биология как целое не существует иначе, как в форме совокупности своих конкретных отраслей. Следовательно, общая история биологии не может быть сведена ни к освещению истории отдельных ее отраслей, ни к освещению развития одних общебиологических представлений. В последнем случае она не отразит характер и уровень конкретных биологических знаний в различные эпохи, пути и методы, с помощью которых они добывались, и их эволюцию.

Конечно, уровень знаний каждой эпохи в наиболее концентрированной, обобщенной форме проявляется в ведущих теоретических представлениях, понятиях и концепциях в данной области. Но для подлинного изучения движения науки недостаточно знать эволюцию ее основных теорий и концепций. В общетеоретических представлениях выражается *результат* определенного этапа познания, а история должна раскрыть не только результат, но и *процесс* получения нового знания, его, так сказать, «технология». Не следует упускать из виду, что при всем многообразии и сложности путей возникновения и развития научных теорий, всей важности для науки «предшествующего мыслительного материала» (Ф. Энгельс), источником формирования новых научных теорий, как правило, является столкновение старых теорий с новым фактическим материалом.

Отсюда, если мы ставим целью создание общей истории биологии, возникает задача отобрать из всего колоссального многообразия фактов, имен и событий то, что характеризует магистральную линию развития науки о жизни и одновременно раскрывает характер и уровень конкретных биологических знаний и представлений определенной эпохи, т. е. фактический материал, которым располагала та или иная эпоха и на основе которого складывались, развивались и преобразовывались ведущие концепции биологии.

Но конечной целью обобщающего историко-научного исследования является не просто повествование о пути, пройденном наукой, а раскрытие логики ее развития, закономерностей прогресса знаний в данной области. А это означает, что задача такого исследования не может быть ограничена лишь описанием важнейших событий в науке или даже выделением генеральных линий и главных этапов в ее развитии. Иначе говоря, задача историко-научного исследования не только в том, чтобы описать, что было достигнуто наукой в тот или иной период, но не в меньшей мере в том, чтобы раскрыть, *как, благодаря чему* были достигнуты ее успехи.

Эта задача относится к любому историко-биологическому исследованию, в котором рассматривается развитие какой-либо проблемы. Проследить во всех деталях и взаимосвязях условия, способствовавшие решению данной проблемы, – означает внести определенный вклад в выяснение путей развития данной науки и факторов научного творчества. Более того, такое конкретное изучение многообразных и сложных ситуаций, возникающих в процессе познания тех или иных явлений и закономерностей природы, в особенности, если при этом за деталями не упускается главное, существенное, характерное для научного познания в целом, значительно обогащает представления о его путях и особенностях. Здесь история науки тесно смыкается с философией.

Отражение в историко-научном исследовании процесса познания природы невозможно и фактически (что бы ни говорил и ни думал о себе историк науки) никогда не осуществляется без определенного философского подхода. Связь здесь и в том, что серьезная работа в области истории науки непременно требует высокой философской культуры. Кроме того, философский анализ проблем теории и истории познания опирается на выявленные и обобщенные историографией науки реальные, конкретные формы, в которых происходило развитие знаний в различных областях науки.

Таким образом, хотя историография науки и философия идут своими путями, не только их средства, но и цели в изучении общих закономерностей познания и его развития во многом близки. Только глубокое знание того, как реально, в действительности происходило продвижение познания, приращение научных знаний, может служить основой для гносеологических выводов. А эти знания может дать только изучение истории науки. Именно поэтому В.И. Ленин включил историю отдельных наук в число тех областей знания, из которых должны складываться теория познания и диалектика.

В труде по общей истории биологии, где, естественно, нет возможности вдаваться в освещение всех деталей, первым, необходимым шагом к решению указанной задачи является раскрытие исторической обусловленности основных этапов развития биологии, ее важнейших достижений.

Решающими факторами, определяющими развитие науки, являются потребности общественного производства. Степень удовлетворения этих потребностей, в конечном счете, зависит от уровня развития производительных сил, создающих возможности для их удовлетворения. Сами же производительные силы в первую очередь зависят от того, насколько социальные отношения в обществе открывают простор для их развития и способствуют ему.

По мере своего развития, чем более наука достигает зрелости, тем сильнее она воздействует на рост производительных сил, становится непосредственной производительной силой. Это, однако, не означает, что она теряет характер духовной, интеллектуальной деятельности со всеми присущими ей особенностями. Это означает лишь, что, если на ранних этапах развития производства и науки производство в значительной степени безразлично к науке, мало зависит от нее, редко ставит перед ней определенные задачи, почему наука и выступает на своих начальных стадиях главным образом в форме натурфилософии, то по мере их развития наука становится необходимым элементом материального производства.

Научное познание есть социально обусловленный процесс, детерминированный всей совокупностью материальных и духовных условий жизни общества. Казалось бы, это

положение незыблемо доказано многочисленными историко-научными исследованиями, выполненными и в нашей стране, и за рубежом под влиянием марксистской концепции развития науки. Между тем среди зарубежных историков науки еще немало таких, которые считают, что развитие науки определяется исключительно имманентными, внутренними закономерностями, присущими самому научному познанию.

Что удерживает известную группу историков науки вопреки огромному фактическому материалу о влиянии социальных условий на развитие науки на позициях так называемой имманентной школы? В одних случаях это идеологические соображения – нежелание принимать что бы то ни было, что исходит от марксизма; в других – это неспособность расстаться с привычной идеалистической концепцией в силу предрассудков той среды, в которой они воспитывались и живут (не будем упускать из виду, что предрассудки воздействуют на работников науки не меньше, чем на остальных людей, в особенности, когда они не очень мешают их непосредственным профессиональным занятиям); определенное влияние может иметь и то обстоятельство, что большинство зарубежных историков науки знакомились с марксистскими взглядами на науку из вторых рук и в сильно вульгаризированном и искаженном виде, например, в форме экономического детерминизма, выводящего все формы духовной деятельности непосредственно из экономической основы и игнорирующего относительную самостоятельность и активность сознания.

Объективная трудность восприятия тезиса о социальной обусловленности развития науки состоит в том, что общественные потребности и задачи, в какой бы форме они ни выступали, улавливаются и формулируются самой наукой. В этом ее главная социальная функция. Но это легко порождает извращенное представление о том, что задачи и направления развития науки определяются ею в принципе совершенно независимо от потребностей и состояния общественного производства, общественно-исторической практики. Общественное производство действительно никогда не определяло и не определяет, каким именно путем может быть решена та или иная задача, возникшая в процессе его развития. Например, когда после великих географических открытий усиление торговли и рост ремесленного производства увеличили потребности в различном природном, в том числе растительном и животном, сырье и возникла необходимость сначала в инвентаризации, а затем и систематизации видов растений и животных, общество, естественно, не видело, каким путем решительно продвинуть вперед систематику. Его открыл К. Линней. Но оно в общей форме выдвинуло задачу и через цепь опосредованных факторов создало предпосылки ее решения. И разве случайно, что именно Англия середины XIX в., с ее высокоразвитым скотоводством и высоким уровнем постановки методического искусственного отбора, стала родиной учения о естественном отборе? Конечно, дело было не в одном скотоводстве и даже искусственном отборе, а во многих особенностях материальной и духовной жизни английского общества того времени. Связь между ними и возникновением дарвинизма несомненна и доказана многими исследованиями.

Общественно-историческая детерминированность развития науки вуалируется далее тем, что наука может решить какую-либо задачу не раньше, чем созрели теоретические и экспериментально-методические предпосылки для ее решения, что опять-таки создает впечатление ее абсолютной самостоятельности и независимости от общественно-экономических условий, или параллельности социально-исторического и логического.

Закономерности движения научного познания чрезвычайно сложны. Каждая отрасль науки, так же как наука в целом, имеет внутреннюю логику, внутренние закономерности развития, определяемые предметом, который они изучают, и особенностями научного познания. Но это не исключает и не должно мешать обнаружению того коренного факта, что именно в процессе общественно-производственной деятельности людей по освоению природы в целях обеспечения и улучшения условий своего существования создавались стимулы и предпосылки познания и познавались закономерности природы.

В настоящее время мало кто из историков науки прямо отрицает связь между развитием

науки и социальными условиями. Но в большинстве случаев под ними понимают лишь политические и идеологические факторы, культурно-исторические традиции, интеллектуальный климат. Все это безусловно играет исключительно большую роль в развитии науки и чрезвычайно важно для понимания ее особенностей в той или иной стране и в ту или иную эпоху. Но вторичное, производное нельзя без ущерба для понимания сущности какого-либо явления принимать за первичное, исходное. А упомянутые факторы, при всей их важности, являются производными от материальных условий жизни общества, развития общественного производства. Именно в нем и заключен глубинный источник энергии, движущая сила научного прогресса. В отрицании, недооценке или недопонимании этого и кроется коренная ограниченность как имманентной (А. Койре), так и культурно-исторической (Дж. Сартон) школ в историографии науки, каждая из которых имеет свои заслуги в изучении истории науки, свои сильные стороны.

Мы остановились на этом вопросе не ради спора с некоторыми из школ в зарубежной историографии науки, а потому, что без осознания тесной связи развития науки с социально-экономическим базисом и производными от него общественно-политическими и культурно-историческими условиями, так называемым интеллектуальным климатом, особенностями мировоззрения данной эпохи, нельзя понять особенности развития науки этой эпохи. Чем глубже и тоньше, во всех ее конкретных проявлениях, вскрывается эта связь, тем яснее предстает перед нами во всей ее сложности картина развития науки. Поэтому в настоящей книге уделено сравнительно много внимания обрисовке социально-экономических и культурно-исторических условий, состоянию философской мысли и общему уровню научных знаний каждого рассматриваемого периода.

Соответственно той же позиции развитие науки рассматривается в настоящей книге не как «драма людей», а как «драма идей». Хотя личные особенности ученого, несомненно, накладывают сильный отпечаток на его творчество, все же не они определяют общую линию развития науки. Более того, сами особенности ученого, взятые в их наиболее характерных чертах, как и мотивация творческих поисков, формируются, развиваются и изменяются под влиянием социально-экономических, культурно-исторических и духовных условий эпохи. Это не означает недооценки роли личных особенностей ученого, черт его характера, склонностей, своеобразия его подхода, выбора путей исследования, мотивов его творчества и т. д. Напротив, изучение всех этих черт, характеризующих неповторимый психологический склад ученого, изучение личности ученого, соотношенное с результатами его творческой деятельности, имеет большое теоретическое и практическое значение, и является одной из важных задач истории науки.

В последние десятилетия в связи с возросшей социальной ролью науки и общественной потребностью в интенсификации научной деятельности на стыке истории науки и психологии зародилась специальная отрасль исследований – психология науки. С формированием науковедения она получила новые стимулы и средства для своего развития и начинает играть все большую роль в системе науковедческих исследований. И все же в книге по всеобщей истории какой-либо науки, а тем более в сравнительно кратком труде, каким является настоящая книга, биографические сведения могут занимать лишь самое ограниченное место, поскольку главная задача такого труда – проследить закономерности развития и преобразования важнейших, магистральных проблем данной науки на протяжении ее истории, условия и факторы, определявшие их постановку и способы решения на каждом этапе продвижения к более глубокому пониманию явлений и процессов. В связи с этим особый интерес представляет изучение эволюции основных концепций и методов исследования в биологии и ее роли в прогрессе знаний о закономерностях органической жизни.

Так же как в развитии производительных сил среди их составляющих исключительную роль играет изменение орудий труда, так и в науке наиболее революционизирующим ее элементом является возникновение новых методов исследования. Это, конечно, только аналогия, но она отражает то решающее воздействие, которое оказывает открытие новых

методов изучения явлений на прогресс научных знаний. В них аккумулируется творческий потенциал не только данной области исследования, но науки данного периода в целом; их зарождение почти всегда органически сопряжено с возникновением новых концепций, взглядов и служит как бы точкой перелома прямой, отражающей изучение проблемы в одной плоскости, в одном направлении, точкой, с которой начинается веер интенсивного изучения в новых направлениях. Поэтому в любом труде по истории науки вопрос о формировании новых методов исследования и их влиянии на решение задач, поставленных практикой и развитием самой науки, должен всегда находиться в центре внимания.

Какую бы отрасль биологии мы ни взяли, мы увидим, что непосредственным условием перехода к новой, более высокой ступени познания объекта или процесса всегда являлось возникновение нового метода исследования. Изобретение микроскопа открыло новый мир живых существ. Следующей ступенью было открытие методов окраски препаратов и серийных срезов, затем прижизненная окраска и прижизненное наблюдение, наконец, принципиально новый метод – электронная микроскопия. Каждый из этих методов знаменовал собой последовательные ступени углубления знаний о микроорганизмах и микроскопических, а затем ультрамикроскопических структурах в организме. Параллельно расширялось применение прежних методов к изучению все новых объектов. То же самое можно сказать, например, об эмбриологии животных. Разработка Х.И. Пандером и К.М. Бэрм метода наблюдения за развитием куриного эмбриона привела к открытию зародышевых листков установлению того факта, что развитие идет путем дифференциации более простых закладок, а применение К. Бэрм сравнительного метода позволило ему сформулировать учение об основных типах развития. Все это подняло эмбриологию на новую ступень, создало предпосылки для возникновения сравнительной эмбриологии. Следующим шагом было появление сравнительной и эволюционной эмбриологии в результате применения главным образом А.О. Ковалевским и И.И. Мечниковым эволюционного принципа (исторического метода) в эмбриологии. Однако и после возникновения этого направления многие эмбриологи еще долгое время руководствовались методом К. Бэра, распространяя его на новые объекты. Следующую страницу в развитии эмбриологии открыло применение в ней экспериментального метода, а в самое последнее время – метода меченых атомов.

Хорошо известны слова К.А. Тимирязева о том, что всеми своими достижениями физиология XIX в. обязана применением к изучению явлений жизни, физических и химических методов исследования.

Глубокое воздействие эволюционной теории Ч. Дарвина на всю биологию, вызвавшее революцию в этой науке, определялось утверждением в ней исторического метода изучения биологических явлений.

Конечно, если подходить строго, то исторический метод, утвердившийся в биологии благодаря Ч. Дарвину, нельзя рассматривать равнозначным какому-либо экспериментальному методу. Это была скорее концепция, новый принцип изучения органического мира, вызвавший полную перестройку теоретических основ биологии, способа мышления в этой науке. Но на этом примере как раз и выявляется тесная взаимосвязь теории и метода. Научный метод всегда имеет определенные идейно-теоретические предпосылки, и если он действительно расширяет возможности познания, то в свою очередь ведет к новым теоретическим обобщениям. Так, метод условных рефлексов, открытый И.П. Павловым, отвечал его системе взглядов на отношения организма со средой, обусловленность поведения взаимодействием организма с внешними воздействиями, его взглядам на природу психической деятельности, которые он воспринял от И.М. Сеченова. Используя же метод условных рефлексов, И.П. Павлов развил стройное учение о работе коры больших полушарий головного мозга, создал учение о высшей нервной деятельности.

Таким образом, если создание нового научного метода, как правило, связано с возникновением новых теоретических представлений, то открытие принципиально нового научного метода в свою очередь всегда вызывает перестройку установившихся

теоретических представлений, а новая теория становится исходным пунктом пересмотра накопленного наукой материала, в том числе ее методов, и в этом смысле играет роль инструмента углубления знаний. Такое взаимодействие тем более сложно, что на самом деле оно происходит не только между теорией и методом, но между ними и каждым из них с предметом исследования, который сам изменяется в процессе развития науки и, в конечном счете, играет определяющую роль в этом взаимодействии, поскольку отражает определенные стороны реального объекта, существующего независимо от нашего сознания.

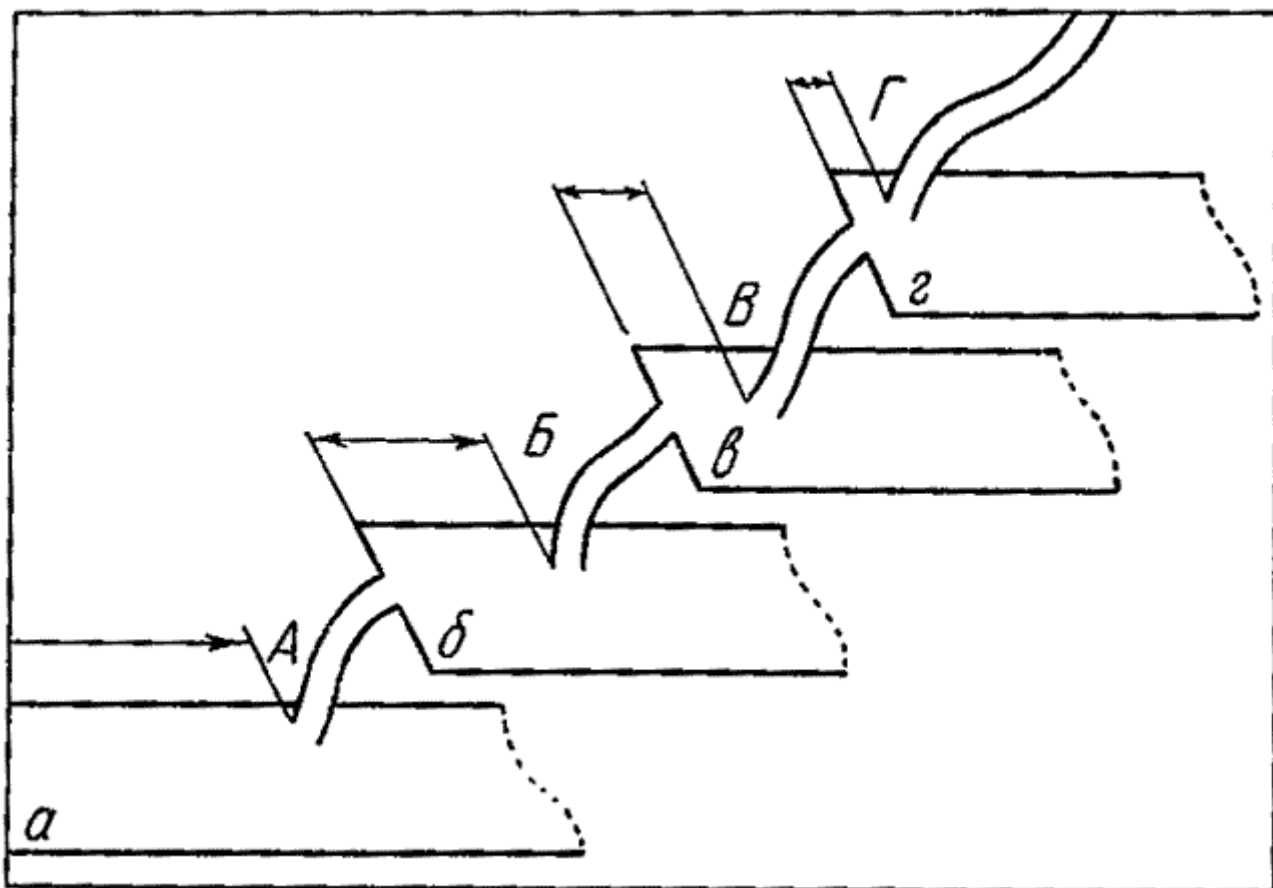
Примерно с середины 40-х годов нашего века начали быстро накапливаться данные о биохимических основах жизни. Наука стала проникать в неизведанную область химических и физических процессов, протекающих в организмах на молекулярном уровне, т. е. охватывать новые стороны объекта, которые оставались до того скрытыми от нас. Начался бурный рост новых отраслей науки, стоящих на грани биологии, с одной стороны, физики и химии, с другой – таких, как биохимия, биофизика, радиобиология. Возникла молекулярная биология, которая стремится сочетать методы и данные химии, физики и биологии и раскрыть биологические функции молекул различных химических веществ и пути осуществления этих функций.

Успехи изучения явлений жизни на субклеточном и молекулярном уровнях с помощью физических и химических методов и использование для описания биологических явлений системы понятий и теорий, выработанных в этих науках, привели к быстрому отпочкованию все новых и новых отраслей и направлений не только от давно существующих, но и от сравнительно недавно появившихся биологических наук. Возникла биохимическая эмбриология, раскрывающая химические основы регуляции роста, дифференциации и развития организмов на эмбриональных стадиях, биохимическая и радиационная генетика, радиоэкология и другие науки.

Все эти бурные процессы, происходящие в биологии в последние полтора-два десятилетия, тесно связаны с широким применением в ней новых методов исследования, революционизировавших ее. Многие из этих методов заимствованы из других наук, прежде всего из химии и физики. Ультрамикроскопия, рентгеноструктурный анализ, применение метода меченых атомов и другие приемы показали, что те клеточные образования, которые считались совершенно бесструктурными коллоидами, на самом деле имеют строго упорядоченную структурную организацию, обеспечивающую чрезвычайно согласованное функционирование всех элементов клетки.

Все чаще наблюдаются попытки применения в биологии математики и кибернетики, а также моделирования биологических явлений.

В свое время (см. «Вопросы философии», 1964, № 9, стр. 35) мы предложили ради наглядности следующую схему графического изображения общего хода развития науки, где плоскости *а*, *б*, *в*, *г* и т. д. отражают последовательные ступени ее развития.



После того, как в данной науке сложились определенные методы исследования и создана теория, обобщившая и систематизировавшая накопленные факты, эти методы или теория находят довольно широкое применение в различных областях науки и практики. По мере накопления новых данных на каком-то участке этой плоскости, большей частью в результате обнаружения фактов, не укладывающихся в рамки существующей теории, начинает возникать новое направление поиска и происходит скачок, переход к изучению явления с новой стороны, в новом аспекте. Как правило, такой скачок осуществляется тогда, когда открывается новый метод исследования. Это, так сказать, ароморфозы в развитии науки, узловые моменты в ее истории, знаменующие революционные преобразования в ней и переход исследований в новую плоскость, на новый уровень. Параллельно известное время продолжается изучение новых объектов с помощью прежних методов и теорий и расширение сферы их применения в практике, что отражено в схеме продолжением плоскостей *a*, *б*, *в*, *г* после возникновения точек скачка *A*, *Б*, *В*, *Г*. Изучение истории науки, в частности биологии, показывает, что длительность периодов плавного развития до очередного скачка, чем ближе мы приближаемся к нашему времени, сокращается. Тот путь, который выражается в предложенной схеме плоскостями *a*, *б*, *в*, *г* и т. д. может быть назван экстенсивным, а выраженный линиями подъема *A*, *Б*, *В*, *Г* и т. д., – интенсивным.

В 1962 г. американский историк науки Томас Кун в книге «Структура научной революции», (Th. Kuhn. The Structure of scientific Revolution. 1962), получившей широкую известность за рубежом, предложил выделять периоды плавного развития науки и ее революционных преобразований, завершающиеся формированием, по терминологии Куна, новой парадигмы, т. е. новой системы взглядов в данной области. Эта идея обращена против так называемой кумулятивистской схемы, рассматривающей развитие науки как простое последовательное, чисто количественное приращение новых фактических знаний к ранее известному. В этом смысле взгляды Т. Куна не являются чем-то принципиально новым для многих историков науки и советской историографии науки в особенности. Но Т. Кун сумел придать большую остроту вопросу о соотношении эволюционных и революционных

моментов в развитии науки, <о диалектике борьбы между старыми и новыми системами теоретических взглядов, концептуальными схемами (парадигмами) в науке.

Советская историография, опираясь на диалектико-материалистическую методологию, никогда не упускала из виду смену революционных и эволюционных периодов в развитии науки и трактовала революции в науке как периоды крутой ломки старых представлений, когда возникала потребность в концепциях, более адекватно отражающих закономерную связь вещей. При этом позитивное содержание знаний, накопленных в предшествующий период, не разрушается и не исчезает бесследно, а входит в преобразованном виде в новые теоретические концептуальные схемы. Однако выявление закономерной смены революционных и эволюционных периодов в истории науки *не завершение, а лишь начало работы*. Главное же в том, чтобы, правильно определив переломные, узловые моменты, скачки, ароморфозы в истории науки, или, если угодно, периоды формирования новой парадигмы, раскрыть, чем они были обусловлены, благодаря чему они были достигнуты.

Все, что сейчас говорилось о выявлении узловых, переломных моментов, скачков в истории той или иной науки, имеет прямое отношение к периодизации истории этой науки. Наметить правильную периодизацию истории биологии, как и любой другой науки, означает выделить в ней периоды, отражающие действительно существенные этапы, ступени (плоскости *а, б, в, г* и т. д. на нашей схеме) в ее развитии. Одновременно раскрывается единство преемственности и преобразования научных знаний. Таким образом, вопрос о периодизации – это не вопрос о наиболее удобном способе расположения или систематизации материала, а о выделении узловых моментов в истории данной науки.

Какими же критериями нужно пользоваться при построении периодизации общей истории какой-либо науки, из чего исходить? Было немало попыток строить периодизацию истории той или иной науки, исходя из смены философских взглядов, мировоззрения, исходя из этапов культурного или социально-экономического развития.

Прежде всего, нужно сказать, что периодизация истории отдельных проблем, общей истории той или иной науки, ее истории в отдельной стране и всеобщей истории естествознания будут различаться между собой. Вероятно, наиболее естественной периодизацией истории естествознания и техники в отдельной стране будет периодизация, исходящая: из коренных этапов истории данной страны, т. е. изменений во всех сферах ее жизни, наступающих со сменой социально-экономических формаций. Что же касается истории отдельной науки, то, на наш взгляд, при ее периодизации следует исходить, из важнейших, наиболее крупных этапов, сдвигов в самой этой науке. Таким образом, построение периодизации истории биологии, как и любой другой науки, является не началом, а итогом изучения истории данной науки, делом не внешним по отношению к самому предмету исследования, а отражением реального движения, развития этого предмета во времени. Такого взгляда и придерживались авторы настоящего труда. Любопытно, что, исходя лишь из этапов развития самой науки и строго следуя этому принципу, мы в итоге получаем периодизацию, крупные этапы которой в главном совпадают со сдвигами в социально-экономической структуре общества. Это легко проследить и на материале данной книги, и это как нельзя лучше подтверждает тезис о тесной зависимости духовного развития общества от его социально-экономического развития.

История биологии отражает процесс последовательного накопления знаний об органическом мире и его развитии, о, законах органической жизни и способах управления биологическими процессами в интересах человека. Отсюда вытекает тесная связь истории биологии как отрасли знания с самой биологией. Исследуя пути и внутреннюю логику накопления знаний об органическом мире, процессы зарождения, развития и преобразования теорий и методов биологии, место и роль этих теорий, гипотез и методов в истории познания биологических явлений и закономерностей, история биологии обогащает мышление современного биолога, способствует уточнению и развитию теоретических основ биологической науки, разработке ее методологических проблем, обогащает наши представления о процессе познания в целом. История биологии все дальше отходит от

простого описания событий и фактов (хотя тщательное изучение конкретных фактов остается в ней, как и в любой науке, основой, исходным пунктом) и все больше становится формой критического анализа путей и методой познания жизни, своеобразной формой научной критики, значение которой в нашу эпоху бурного развития науки стало особенно велико. Этим история науки служит современности, и этим объясняется все возрастающий интерес среди биологов всего мира к истории биологии.

Часть I

Первоначальные представления о живой природе и первые попытки научных обобщений

Глава 1

Биологические представления в древности

Накопление сведений о растениях и животных в первобытном обществе.

Первая попытка систематизировать, критически осмыслить и обобщить накопленные знания о растениях и животных и их жизнедеятельности была осуществлена Аристотелем (IV в. до н. э.), но еще задолго до него в литературных памятниках различных народов древности (египтян, вавилонян, индийцев и китайцев) излагалось много интересных, правда, по большей части отрывочных, сведений о растениях, о строении, развитии, образе жизни животных, об устройстве и жизнедеятельности человеческого тела главным образом в связи с агрономией, животноводством и медициной. Что же касается самих биологических знаний, то их корни уходят в глубокую древность, а их источником была непосредственная практическая деятельность людей. По наскальным и пещерным рисункам и резным изображениям эпохи кроманьонского человека (верхний палеолит: приблизительно 13 тыс. лет до н. э.) можно установить, что уже в то время люди хорошо различали большое число животных, служивших объектом их охоты. Встречаются удивительно точные, динамические изображения мамонта, северного оленя, древнего слона, шерстистого носорога, большеротого и благородного оленя, лося, сайги, косули, бизона, первобытного и мускусного быков, кабана, пещерного медведя, россомахи, пещерного льва и гиены, волка, лисицы, песца, зайца, сурка; из птиц – белой и тундряной куропаток, утки, гуся, лебедя, орла; из рыб – лосося, форели, карпа, леща, щуки, голавля; из беспозвоночных – краба, моллюсков (устрицы, морские блюдечки и др.). Известен верхне-палеолитический рисунок, который изображает женщину, собирающую мед диких пчел.

Некоторые из сохранившихся изображений позволяют судить об анатомических познаниях кроманьонцев. Обнаружены, например, рисунок головы быка с отходящим от нее позвоночным столбом, верхне-палеолитические рисунки, на которых в контурах тела животного показаны на надлежащих местах те или иные внутренние органы. На стене одной из пещер в Астурии изображен слон, у которого в области груди отчетливо нарисовано сердце.

Древнему человеку были известны сезонные кочевки оленьих стад, сезонность появления в районе его обитания перелетных птиц, миграции некоторых морских рыб и время их появления в реках.

Человек тогда не противопоставлял себя остальной природе: все предметы и явления казались ему «живыми». Так возник первобытный антропоморфизм и, как его следствие, религиозные верования в форме анимизма, для которого характерно представление о «душе», обладающей способностью выходить из тела и вести самостоятельное существование. Именно в этот период истории человечества возникает представление о «живом» и «мертвом». Все становится мертвым (человек, животное, растение, камень, вода и т. д.),

после того как «выходит» душа из тела.

В эпоху неолита, бронзы и железа окончательно сформировалось представление о «душе» как о самостоятельной сущности, которая при жизни находится в какой-либо жизненно важной части тела – в голове, груди, сердце, крови. Возникло представление и о множественности душ, каждая из которых, находясь в том или ином органе, выполняет присущую данному органу функцию.

С самого начала своего возникновения анимизм как религиозное верование противостоял вырабатываемому практикой рациональному и материалистическому в своей основе пониманию природы, которое только и может рассматриваться как зачаток будущей науки.

Значительной вехой в истории отношений человека к животному миру было одомашнивание собаки, что способствовало возникновению идеи приручения животных и указывало путь к ее осуществлению. Одомашнивание животных, положившее начало развитию скотоводства, и возникшее одновременно земледелие означали переход человека от использования готовых продуктов к их производству.

В позднем неолите уже было широко распространено возделывание достаточно большого числа культурных растений. Так, в VI–V тысячелетиях до н. э. в Передней и Западной Азии и Северной Африке культивировали пшеницу и ячмень. В неолите появились рожь, кукуруза и многие огородные культуры, плодовые деревья и технические культуры (лен, конопля). В период неолита в Китае, Индонезии и Индии начали разводить также рис, чай и хлопок, в Абиссинии – кофе, в Америке – какао, помидоры, картофель, подсолнечник.

В период неолита (VI–II тысячелетия до н. э.) были одомашнены овца, коза, свинья, крупный рогатый скот, осел, а затем лошадь и верблюд. Все эти животные произошли, подобно собаке, от различных диких форм.

Можно думать, что уже на самой ранней стадии одомашнивания растений и животных человек начал осуществлять их улучшение и изменение. Чарлз Дарвин очень убедительно показал, что искусственный отбор лучших особей на племя должен был возникнуть стихийно на самых начальных стадиях скотоводства. И действительно, в результате так называемого бессознательного отбора в разных направлениях в эпоху ранних рабовладельческих цивилизаций уже появились разнообразные породы собак, лошадей и рогатого скота.

Знания о живой природе и раннерабовладельческих государствах Азии и Восточного Средиземноморья.

В период цивилизации Древнего Востока человечество сделало значительный шаг вперед в познании природы. Накопленные здесь знания оказали впоследствии воздействие на науку античной Греции и Рима.

Хотя элементы древних представлений об организмах часто облекались в религиозную форму, а медицина развивалась в основном как система магических воздействий и оставалась в руках жрецов, все же медико-биологические воззрения начинали постепенно обособляться от религии и магии и приобретать характер натурфилософских систем.

Древнейшие (IV тысячелетие до н. э.) сведения о биологических объектах в Месопотамии содержатся в клинописных табличках. Во многих из них приводятся списки животных и растений. Народы Месопотамии делили животный мир на «рыб», т. е. водных животных вообще, членистых, змей, птиц и четвероногих. Среди последних различали плотоядных (собаки, гиены, львы) и травоядных (ослы, лошади, верблюды). Растения: подразделялись на деревья, овощи, пряности, лекарственные травы. В вавилонских и ассирийских медицинских табличках описаны различные болезни и способы их лечения, однако сведения о строении и деятельности органов человека отсутствуют. По мнению вавилонян, жизнь связана с кровью, а печень – главный орган жизни, содержащий запас крови. Органом мышления считали сердце.

Значительные успехи были достигнуты: народами Месопотамии при выведении новых пород домашних животных, в частности верховых лошадей. Под влиянием Ассирио-Вавилонии в Хеттском государстве в середине XIV в. до н. э. появился трактат о коневодстве – одна из наиболее древних рукописей, целиком посвященных специальной биологической теме, и вероятно, одно из самых первых сочинений по биологии, сохранивших имя автора – Киккули из Митаннии (область в Малой Азии в верховьях Евфрата).

В Месопотамии нее были выведены крупные породы ослов, рабочих лошадей, овец и крупного рогатого скота. Здесь, а также в некоторых других странах Азии и Европы скрещивали домашний рогатый скот с диким туром. Путем спаривания осла с кобылой впервые был получен мул...

Важным практическим открытием народов древней Месопотамии было искусственное опыление финиковой пальмы, что привело к широкому применению гибридизации ее разновидностей и получению большого сортового разнообразия этого дерева.

Биологические знания и воззрения древнего Египта очень близки к упомянутым представлениям ассирио-вавилонян. В так называемом папирусе Эберса, датируемом XVI столетием до н. э., содержится уже довольно дифференцированная анатомическая терминология, связанная с описанием заболеваний различных органов. Египетский автор говорит, что сердце является важнейшим органом тела, а биение пульса показывает, что «голос сердца может быть услышан во всех членах». В папирусе Эберса перечислено большое число лекарственных растений, простой перечень которых показывает, как много культурных растений было освоено в древнем Египте.

Больших успехов достигло земледелие: египтяне культивировали в то время несколько видов хлебных злаков, множество различных овощей, фруктовых деревьев, лен и маслину.

В Египте разводили крупный рогатый скот, лошадей, ослов, овец, коз, свиней. Были одомашнены одnogорбый верблюд, несколько видов антилоп, кошка, гуси, утки, лебеди, голуби. Из Индии были завезены куры. Подобно китайцам, египтяне практиковали инкубацию куриных яиц в особого рода печах.

Биологические представления в древней Индии и Китае.

Древние обитатели Индии уже в середине III тысячелетия до н. э. выращивали много культурных растений и разводили рогатый скот, собак и голубей. В Индии впервые были одомашнены куры, и уже в глубокой древности был приручен слон.

Анатомия, физиология и эмбриология вызывали к себе интерес в Индии только в связи с медициной, которая в течение очень долгого времени носила магико-религиозный характер. Однако уже с VIII в. до н. э. начинает проявляться тенденция к обособлению медицины от религии и магии. Она получила широкое выражение в одной из редакций главного медицинского сочинения индийцев «Аюр-веды» (VI в. до н. э.).

Древние индийцы считали, что в природе существует пять стихий, или элементов: огонь, земля, вода, воздух и эфир. Сочетаясь с ними, три вещества организма – слизь, желчь, воздух – образуют хилус, кровь, мясо, жир, кости и мозг.

Развитие зародыша, по древне-индийским представлениям, начинается с соединения мужского воспроизводительного вещества (понятие, соответствующее понятию семени), которое берет начало от всех членов тела, с женским воспроизводительным веществом, которое, по-видимому, идентифицировалось с менструальной кровью. Возникновение зародыша связывали с особой сущностью, которую, впрочем, не относили к сверхъестественным явлениям. Позднее некоторые комментаторы приравнивали ее к «душе», что, вероятно, является необоснованной модернизацией древне-индийских представлений. Относительно определения пола плода наряду с совершенно фантастическими взглядами допускали значение относительного количества «семени» и «крови» при зачатии. Избыток

первого приводит к рождению мальчика, избыток последней – к рождению девочки; при равном их количестве рождается разнополая двойня. О порядке возникновения органов и частей тела плода разные авторы, по свидетельству хирургического трактата Сушрута-Самхита, высказывали различные суждения. Одни полагали, что прежде всего образуется голова, поскольку с нею связаны чувства; другие первым органом считали сердце – «седалище» сознания и мышления; третьи за исходную часть принимали пупок; высказывались также мнения, что первыми формируются руки и ноги, как органы движения, или же туловище. Было широко распространено представление, что впечатления и иные воздействия (в частности, пища) во время беременности отражаются на физических и духовных признаках рождающегося ребенка. В индийских медицинских сочинениях VI–I вв. до н. э. проводилась мысль о наличии у живых существ неизменных наследственных качеств, которыми объясняется сходство детей с родителями. Великие памятники индийского народного эпоса «Махабхарата» и «Рамаяна», восходящие к VI–V вв. до н. э., донесли до нас яркие образцы точных описаний явлений природы. Они содержат многие сведения по экологии животных и растений, тонкие описания их образа жизни.

Уже в I тысячелетии до н. э. в индийской философии возникли материалистические течения, согласно которым единственным источником познания мира является восприятие органами чувств предметов внешнего мира, помимо которых в природе ничего не существует. Из комбинаций четырех материальных элементов (земли, воды, воздуха и огня) образуются все тела природы, в том числе и живые организмы – растения и животные. После смерти они распадаются на те же элементы.

Одним из крупнейших очагов возникновения многих важных видов культурных растений и домашних животных был древний Китай. В течение почти всего II тысячелетия-до н. э. в Китае существовало очень интенсивное земледельческое и скотоводческое хозяйство. Разведение шелковичного червя началось здесь, видимо, еще раньше.

Биологические представления в Китае, как и в других странах Древнего Востока, развивались в тесной связи с медициной под воздействием натурфилософских учений. В древнейших китайских натурфилософских сочинениях, созданных в IX–VII вв. до н. э., развивались представления о том, что все вещи состоят из полярных по своей природе материальных частиц. При их взаимодействии возникают пять основных стихий, или элементов – вода, дерево, огонь, земля и металл, – которые дают начало всему многообразию мира, включая растения, животных и человека.

Анатомия в Китае вследствие действовавшего на протяжении тысячелетий строгого запрета касаться ножом, как живого, так и мертвого тела была до крайности примитивной: расположение и форму внутренних органов знали лишь в самых общих чертах.

Стихийно-материалистические воззрения древнего Китая были обобщены в учении китайского философа-материалиста I в. н. э. Ван Чуна. Ван Чун учил, что природа материальна и развивается в силу слепой естественной необходимости, извечно присущей материальному миру. Учение о естественной необходимости привело Ван Чуна к решительному отрицанию телеологического понимания явлений природы, характерного для религиозного мышления.

Глава 2

Биология в древней Греции, в эпоху эллинизма и в древнем Риме

Биологические знания в древней Греции до начала V века до н. э.

В древнейшем, крито-микенском периоде истории древней Греции биологические знания были примерно на том же уровне, что и на Востоке. Главной предпосылкой к

знакомству с анатомией человека была медицина и хирургия. У Гомера мы встречаем весьма разнообразные медицинские и анатомические термины. «В Илиаде» и «Одиссее» можно найти много данных о домашних животных. Гомеру было известно значение целебных и ядовитых растений.

В VIII–VI вв. до н. э., в так называемый «архаический» период истории древней Греции в недрах целостной философии природы возникали первые зачатки античной науки. Основоположников греческой философии Фалеса, Анаксимандра, Анаксимена и Гераклита объединяли поиски материального первоначала, из которого в силу естественного саморазвития возник мир. Для Фалеса (VII–VI вв. до н. э.) этим первоначалом была вода. Анаксимандр (610–546 до н. э.)¹ также считал, что мир возник из единого и вечного материального первоначала. Это первоначало он назвал «апейрон», что значит «беспредельное»; он считал его материей неопределенной, находящейся в вечном движении.

Живые существа, согласно учению Анаксимандра, образуются из апейрона по тем же законам, что и предметы неживой природы. Животные, по мысли Анаксимандра, родились первоначально из влаги и земли, нагретых солнцем. Первые животные были покрыты чешуей, но, достигнув зрелости, они вышли на сушу; чешуя их лопнула, и, освободившись от нее, животные начали вести свойственный каждому из них образ жизни. Все виды животных возникли независимо друг от друга, так что в учении Анаксимандра нет и намека на генетическую связь между видами, на мысль об историческом развитии животного мира. Только в отношении человека Анаксимандр допускал возможность его происхождения от организмов другого вида. Он считал, что зародыши первых людей образовались в чреве существ, похожих на рыб. Лишь достигнув возмужалости, они скинули рыбью оболочку и вышли на землю в виде мужчин и женщин.

Третий ионийский философ Анаксимен (ок. 588–525 до н. э.) считал материальным первоначалом мира воздух, из которого все возникает и в который все возвращается обратно. Душу он также отождествлял с воздухом. Учение о всеобщей одушевленности материи было выражено у Анаксимена ярче, чем у других ионийцев.

Величайшим из ионийских натурфилософов был Гераклит Эфесский (544–483 до н. э.). Его учение не содержит каких-либо специальных положений о живой природе, тем не менее, оно имело огромное значение, как в истории биологии, так и в истории естествознания и философии в целом, ибо в нем был выражен стихийно-диалектический подход к пониманию природы. Гераклит, впервые ввел в философию и в науку о природе четкое представление о постоянном изменении.

Гераклит считал, что материальным первоначалом мира является огонь, который в силу необходимости закономерно воспламеняется и снова закономерно угасает. Он учил, что всякое изменение есть результат борьбы: «Все возникает через борьбу и по необходимости»². И далее. «Расходящееся сходится, из различия образуется прекраснейшая гармония и все возникает через борьбу»³. Приведенные суждения Гераклита отражают стихийную диалектику древнегреческих философов-материалистов. «Этот первоначальный, наивный, но по сути дела правильный взгляд на мир был присущ древнегреческой философии и впервые ясно выражен Гераклитом: все существует и в то же время не существует, так как все *течет*, все постоянно изменяется, все находится в постоянном процессе возникновения и исчезновения»⁴.

Отсюда, разумеется, нельзя вывести заключение, как это делали некоторые историки

1 Годы жизни античных мыслителей предположительны.

2 А. О. Маковельский. «Досократики», т. 1. Казань, 1914, стр. 161.

3 Там же, стр. 148.

4 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 20.

биологии, о предвосхищении Гераклитом, а равно и другими античными мыслителями подлинной идеи эволюции органического мира, которая в законченном виде была сформулирована и обоснована только в XIX в. В понимании Гераклита это постоянное изменение природы представляет вечно повторяющийся, замкнутый круговорот. Идея же исторического развития природы осталась Гераклиту чуждой.

Во второй половине VI в. до н. э. в Южной Италии возникла философская школа, основанная полубогатым Пифагором и имевшая по сравнению с ионийцами совсем иную направленность. Пифагорейцы стремились, прежде всего, установить господствующие в мире числовые закономерности; в связи с этим они много занимались арифметикой, геометрией, астрономией; им принадлежат также первые важные открытия в области музыкальной акустики. Большим уважением у пифагорейцев пользовалась медицина.

Близко к пифагорейцам стоял врач, астроном и философ Алкмеон Кротонский, живший предположительно в конце VI – начале V в. до н. э. Его по справедливости считают основоположником анатомии и физиологии в древней Греции. Сообщают, что он первый начал анатомировать трупы животных для научных целей, что позволило ему сделать ряд важных заключений о роли отдельных органов. Алкмеон признал мозг средоточием ощущений и мышления и уяснил роль нервов, идущих от органов чувств (глаз и ушей) к мозгу. На основе своих физиологических наблюдений он разработал обстоятельную теорию ощущений. Различие между животными и человеком он усматривал в том, что животные обладают только ощущениями, человек же не только ощущает, но и мыслит. Условием нормального функционирования организма является, по мнению Алкмеона, равновесие заключенных в нем «сил» – влажного и сухого, теплого и холодного, горького и сладкого и других. Нарушение этого равновесия (например, избыток теплоты) ведет к заболеванию. Это учение оказало большое влияние на дальнейшее развитие греческой медицины. Как и пифагорейцы, Алкмеон признавал бессмертие души.

Биологические воззрения греческих философов-натуралистов (Анаксагор, Эмпедокл, Демокрит). V век до н. э.

Основы материализма, заложенные в VI в. до н. э. ионийскими натурфилософами, в дальнейшем успешно развивали древнегреческие философы-натуралисты, которые пытались разрешить проблему строения и развития материи с позиций античной атомистической теории, созданной, но свидетельству Аристотеля, Левкиппом – учителем Демокрита.

В тесной связи с атомистическими представлениями находилось учение Анаксагора (500–428 до н. э.). Он считал, что материя состоит из мельчайших частиц, которые он сам называл «семенами» и которые, по почину Аристотеля, получили в дальнейшем название «гомоиomerий», т. е. «подобночастных». Согласно Анаксагору, семена различных встречающихся в природе веществ – земли, воды, воздуха, огня, золота, железа, мяса, костей, крови и т. д. – подобны по своим свойствам телам, в состав которых они входят. Учение Анаксагора о материи очень наглядно изложил римский поэт Лукреций в знаменитой поэме «О природе вещей»:

*Анаксагора теперь мы рассмотрим «гомеомерию»...
Прежде всего, говоря о гомеомерии предметов,
Он разумеет под ней, что из крошечных и из мельчайших
Кости рождаются кости, что из крошечных и из мельчайших
Мышцы рождаются мышцы, и что кровь образуется в теле
Из сочетанья в одно сходящихся вместе кровинок ⁵.*

⁵ Лукреций. О природе вещей, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1946, стр. 55.

В одном существенном отношении учение Анаксагора явно уступало системам ионийцев: начало, приводящее частицы (гомойомерии) в движение и упорядочивающее их, он считал внешним по отношению к материи. Под этим началом, которому Анаксагор дал название «нус» (разум), он, по-видимому, понимал особую тончайшую субстанцию, не смешивающуюся с другими веществами и обладающую двигательной и мыслительной способностью.

В соответствии со своим общефилософским учением Анаксагор объяснял и процессы питания и роста живых организмов. По его мнению, пища (например, хлеб или вода) только по виду кажется однородной, на самом же деле представляет собою смесь всевозможных семян, в том числе и таких, из которых состоят ткани нашего тела. В процессе пищеварения эти семена разделяются, причем частички мышц соединяются с мышцами тела, частички крови попадают в кровь и т. д.

Анаксагор полагал, что первоначально организмы образовались из соединения семян, увлеченных каплями дождя с неба на землю, с семенами, находившимися в земле. При этом во влаге возникли зародыши, из которых развились живые существа; в дальнейшем последние приобрели способность рождаться друг от друга. Различие полов заключено уже в семени, причем семя исходит от самца; самка же лишь предоставляет для него место. Зародыши мужского пола попадают в правую сторону матки, женского же – в левую. В ходе развития у зародыша, прежде всего, формируется мозг, с которым связаны чувства зрения, слуха, вкуса, обоняния и осязания.

Анаксагор не проводил принципиального различия между животными и растениями; в частности, он утверждал, что растения способны ощущать, радоваться и печалиться и что у них, как и у животных, есть ум и знание. Человек – самое разумное из всех животных вследствие того, что у него имеются руки.

Теория ощущений, предложенная Анаксагором, основана на идее взаимодействия противоположностей в воспринимаемом предмете и в наших органах чувств. По этой причине всякое ощущение, по его мнению, связано со страданием, только мы не всегда его замечаем.

Эмпедокл (ок. 490–430 до н. э.) положил в основу своего учения представление о четырех элементах (стихиях), или «корнях».

Эти четыре элемента мировой материи (огонь, воздух, вода и земля) состоят из вечных частиц, которые, вступая в соединение друг с другом в разных количественных соотношениях, образуют под влиянием двух взаимно противоположных сил, качественно различные, как неживые, так и живые, тела природы. Эти силы – «любовь», соединяющая разнородные частицы, и «вражда», разъединяющая их, – являются двигателями всех процессов во Вселенной.

Возникновение живых существ Эмпедокл представлял себе так. Сначала частицы четырех элементов, соединяясь, образовали органы и части тела животных, которые существовали самостоятельно. Затем из отдельных членов и частей тела возникли разного рода уродливые неполноценные существа, нежизнеспособные по той причине, что у них не было всех органов, необходимых для жизни и размножения; лишь в дальнейшем, также в результате случайных сочетаний, возникли гармоничные организмы, которые стали размножаться половым путем.

Питание и рост живых организмов Эмпедокл, как и Анаксагор, объяснял стремлением частиц соединяться с себе подобными. Ткани человеческого тела, по Эмпедоклу, отличаются различными пропорциями, в каких находятся входящие в них четыре элемента.

Интересны соображения Эмпедокла по вопросам физиологии и эмбриологии. Так, он считал, что слух зависит от напора воздуха на ушной хрящ, который висит в ухе точно колокольчик и колеблется при ударе. Главную роль в организме, по мнению Эмпедокла, играет кровь, и поэтому главенство принадлежит той части или тем органам, в которых крови больше всего. При умеренном охлаждении крови наступает сон, а при полном охлаждении –

смерть. Душа умирает вместе с телом, ибо она представляет собою лишь количественное отношение смешанных в теле элементов.

В отличие от Анаксагора Эмпедокл считал, что зародыш образуется из смешения мужского семени с женским, причем пол зародыша зависит от температуры, в которой он развивается. При развитии зародыша прежде всего образуется сердце как главный орган жизни. Ребенок больше похож на того из родителей, чье семя при зачатии было более горячим и обильным. В зависимости от того, какие элементы преобладают в теле животных, их виды с момента возникновения выбирают для жизни соответствующую среду – водную, воздушную или наземную.

Эмпедокл считал, что растения возникли из земли раньше животных. На их рост оказывает воздействие теплота земли, подобно тому, как на рост зародыша действует теплота матки. Разнообразие растений зависит от того, что они получают от питающей их почвы различные элементы.

Происхождение ощущений Эмпедокл трактовал иначе, чем Анаксагор: по его мнению, ощущения происходят от действия подобного на подобное. Так, например, он полагал, что в глазу имеются поры, заполненные попеременно огнем и водой. С помощью пор огня воспринимается белый цвет, с помощью же пор воды – черный.

Эмпедоклу приписывают также создание учения о четырех темпераментах. Наряду с теоретическими исследованиями Эмпедокл занимался медицинской практикой; как врач он считался основателем сицилийской школы в медицине.

Биологические воззрения Эмпедокла сыграли важную роль в распространении идеи о естественном происхождении живых существ. Она была далее успешно развита Демокритом (460–370 до н. э.), который утверждал, что мир состоит из мельчайших неделимых частиц – атомов, движущихся в пустоте. Атомы вечны и неизменны; они никогда и никем не были созданы и не могут быть уничтожены. Движение присуще атомам от природы, и для объяснения его незачем прибегать к находящимся вне материи силам. Атомы отличаются друг от друга только по своей форме и величине. Этого одного достаточно, по Демокриту, для того, чтобы объяснить возникновение всех тел природы – неживых и живых. Так как все состоит из атомов, то рождение любой вещи есть соединение атомов, а смерть – их разъединение.

Демокрит написал ряд сочинений, посвященных различным проблемам биологии, психологии и медицины; к сожалению, ни одно из них до нас не дошло, даже в Отрывках. Поэтому у нас имеются лишь случайные сведения о биологических воззрениях Демокрита.

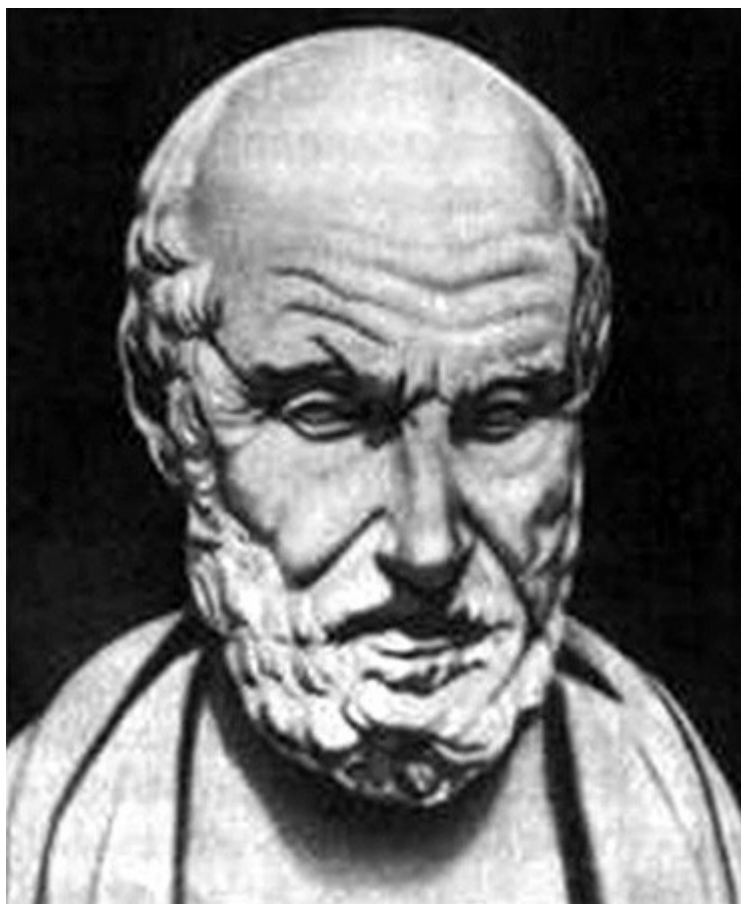
Живые существа произошли, по мнению Демокрита, в тот период развития нашего мира, когда земля, будучи насыщена влагой, вся состояла из мягкого ила. Под действием солнечного жара в отдельных местах, где скапливалась влага, возникло гниение, давшее начало образованию оболочек, или пузырей, внутри которых зародились первые животные. В зависимости от различия атомов, образовавших тела живых существ, некоторые животные стали летать в воздухе, другие – плавать в воде, третьи – жить на суше. На долю человека по сравнению с другими животными пришлось больше тепла и больше мелких, круглых атомов, из которых образована душа. В отдельных деталях (возникновение нежизнеспособных уродов и т. д.) взгляды Демокрита на происхождение живых существ напоминают соответствующие воззрения Эмпедокла.

Интересны эмбриологические идеи Демокрита. До него многие философы и врачи полагали, что семя является продуктом мозга, причем соответственно наличию двух полов существует два вида семени – мужское и женское. Демокрит выдвинул теорию о выделении семени всем телом, т. е. допускал наличие в семени частиц от всех органов и частей тела.

Согласно воззрению Демокрита, во время пребывания зародыша в матке, прежде всего, образуется пупок, а затем живот и голова. Уроды получаются вследствие неправильного сращения различных порций семени, искажающего форму развивающихся частей зародыша.

Гиппократ и его школа.

Современником Демокрита был величайший врач античного мира Гиппократ (ок. 460–377 до н. э.). В книгах, входящих в состав так называемого Гиппократова сборника, долю участия в котором самого Гиппократа установить невозможно, содержится наиболее полный свод знаний и учений греческих врачей доаристотелевского времени в области медицины, а также связанных с нею теоретических наук анатомии физиологии и эмбриологии. Весьма ценно, что этот свод представляет в основном материалистическую «демокритовскую» (по выражению В.И. Ленина) линию в греческой философии и науке.



Гиппократ. Ок. 460–377 до н. э.

Последователи Гиппократа окончательно порвали с религией и мистикой в медицине, отказавшись от объяснения происхождения и сущности болезней вмешательством сверхъестественных сил. Они учили, что медицина должна основываться не на умозрительных натурфилософских спекуляциях, а на тщательном наблюдении и изучении больных, на накоплении и обобщении практического опыта. В гиппократовской медицине были заложены первые основы метода эмпирической индукции.

Гиппократ и его последователи разработали представление о естественных причинах болезней, причем они различали факторы, исходящие от внешней среды, и наряду с ними учитывали возраст, наследственность образ жизни больного и т. п. Важнейший принцип гиппократиков состоял в том, что надо лечить не болезнь, а данного больного, поэтому все назначения врача должны быть строго индивидуализированы.

Гиппократ был создателем учения о четырех жидкостях тела – крови, слизи, желтой желчи и черной желчи, количественное и качественное соотношения которых лежат якобы в основе всех нормальных и патологических процессов в организме человека.

Вследствие запрета вскрывать человеческие трупы строение тела и отдельных органов изучалось, как правило, на животных. Тем не менее, анатомические знания в Греции во времена Гиппократов поднялись на более высокую ступень, чем в странах Древнего Востока.

Лучше всего был известен скелет, в частности, отдельные кости черепа, кости конечностей, их сочленения и кости верхнего пояса. Отдельные мышцы различали плохо. Сухожилия, называвшиеся по-гречески: «нейра», смешивали с нервами и сосудами. Из органов полости живота были известны желудок, тонкая и толстая кишка, сальник, брыжеечные железы, печень с ее долями, желчный пузырь, селезенка, почки, мочеточники, мочевой пузырь. Однако о детальном строении этих органов почти ничего еще не знали.

Автору книги Гиппократова сборника, посвященной сердцу, были известны желудочки и предсердия, полулунные клапаны и другие особенности строения сердца. Различал он артерии и вены. В отношении устройства кровеносной системы в Гиппократовом сборнике нет единой точки зрения. В одной книге сказано, что у человека имеются четыре пары кровеносных сосудов, которые начинаются в голове и проходят через все тело, в другой – началом двух сосудов считается печень и селезенка, а по мнению третьего автора, кровеносная система начинается в сердце двумя крупными сосудами – артерией и веной. Головной мозг рассматривается как железа, окруженная двумя оболочками. От него отходит спинной мозг, также имеющий две оболочки. Авторы Гиппократова сборника различали зрительный, слуховой, тройничный и блуждающий черепные нервы, а также плечевой, межреберные и седалищный спинномозговые нервы. Дыхание, осуществляемое посредством легких, служит, по их мнению, для охлаждения сердца.

В разных книгах Гиппократова сборника мозг рассматривается то как железа, освобождающая организм от излишних жидкостей, то как орган, вырабатывающий семя и т. п. Наряду с этим автор одной из книг высказывает гениальную догадку о глубокой связи с мозгом не только всей нормальной психической деятельности человека (мыслительная деятельность, восприятие ощущений, эмоций, сновидения и пр.), но и психических заболеваний.

Эмбриологические воззрения Гиппократовы и его последователей сходны с соответствующими представлениями Демокрита. По мнению автора книги «О семени и природе ребенка», семя происходит из всех частей тела, как у мужчины, так и у женщины. В зависимости от того, какое семя, мужское или женское, возобладало, и от того, из каких частей тела родителей оно происходит, зависит, будет ли ребенок мальчиком или девочкой, а также будет ли он, независимо от пола, более похож на отца или на мать. У родителей, получивших какое-либо повреждение, дети могут родиться вполне здоровыми, однако в иных случаях ребенок может унаследовать болезнь родителей.

Вокруг плода образуются оболочки, и формируется пуповина, через которую осуществляется его дыхание. Питание плода происходит за счет собирающейся вокруг него материнской крови, а на более поздних стадиях доставляется через орган, который автор книги называет хорионом (т. е. «оболочкой»).

Содержащееся в гиппократовой книге «О диете» утверждение о том, что «все члены отделяются в одно и то же время и растут, и ни один не возникает раньше или позже другого»⁶ дал повод известному историку эмбриологии Дж. Нидхэму считать, что якобы в этой фразе «предвосхищена идея преформации»⁷. Однако автор книги «О семени и о природе ребенка» утверждал, что органы человеческого плода последовательно формируются на протяжении 30–42 дней, и предлагал убедиться в этом, наблюдая за развитием куриного зародыша путем ежедневного вскрытия одновременно подложенных под наседку яиц.

6 Гиппократ. Соч., т. 2. М., Медгиз, 1944, стр. 452.

7 Дж. Нидхэм. История эмбриологии. М., ИЛ, 1947, стр. 41.

Платон и Аристотель. Биологические воззрения Теофраста. IV–III века до н. э.

В IV–III вв. до н. э. материалистической «линии Демокрита» была противопоставлена идеалистическая философская система Платона (427–347 до н. э.). Она оставила глубокий след в истории философии и науки. Согласно учению Платона, материальный мир – совокупность возникающих и преходящих вещей – является несовершенным отражением постигаемых разумом идей, идеальных вечных прообразов предметов, воспринимаемых чувствами. Мир идей, по Платону, есть цель и вместе с тем причина материального мира. Из этих воззрений Платона, составляющих основу его философской системы объективного идеализма, родилось представление о конечных, или целевых причинах, получившее развитие в философии Аристотеля и неоднократно возрождавшееся впоследствии в истории биологии.



Аристотель. 384–322 до н. э.

Биологические взгляды Платона, изложенные им в диалоге «Тимей», несут на себе печать его общефилософских взглядов. Жизнь, по мнению Платона, началась на Земле с появления человеческого рода. Творец мира, «демиург», создал человека как самое совершенное существо, в наибольшей степени приближающееся к божественному образу. Все остальные виды живых существ возникли из людей как их несовершенные модификации. Наряду с этими фантастическими идеями Платон высказывает ряд интересных соображений о соотношении между строением различных органов и их функциями. Следуя идущей от Алкмеона пифагорейской традиции, Платон придавал особое значение мозгу, который, по его словам, является местопребыванием высшей, бессмертной части души. Две другие части души имеют смертную природу и расположены соответственно в сердце и в области живота. Эти воззрения Платона оказали влияние на учение Аристотеля о трех родах

душ.

Попытку преодолеть платоновский идеализм предпринял Аристотель (384–322 до н. э.). Он утверждал реальность материального мира и его пребывание в состоянии постоянного движения. Аристотель впервые разработал учение о различных формах движения. В противовес идеалистической теории Платона, он развил сенсуалистическую теорию познания, согласно которой источником последнего являются ощущения, перерабатываемые затем разумом. В то же время Аристотель не избежал колебаний между материализмом и идеализмом, что отметил В.И. Ленин. Аристотель противопоставлял материи, которую он считал пассивной, активную нематериальную форму, объясняя жизненные явления с теологической точки зрения и допуская существование божественного «первого двигателя». Вопросы биологии занимают большое место в творчестве Аристотеля. В 4 больших и 11 малых биологических трактатах Аристотеля с исчерпывающей полнотой охвачен весь круг знаний того времени об организмах. В то дает полное право считать его основателем биологии как науки. В своем творчестве Аристотель широко пользовался трудами как современных ему греческих философов-натуралистов и врачей, так и предшественников.

В общебиологических представлениях Аристотеля нашел отражение его философский дуализм. Во всех телах природы Аристотель различал две стороны – материю, обладающую различными возможностями, и форму, под влиянием которой реализуется именно данная возможность материи. По учению Аристотеля, форма является одновременно причиной и целью превращений, через которые проходит материя: форма представляет конечную целесообразную причину, существующую наряду с зависящими от самой материи механическими причинами явлений, т. е. наряду с природной необходимостью.

В понимании явлений жизни Аристотель также основывался на указанном противопоставлении материи и формы. Зародыш образуется из смешения семени самца с выделениями самки. Последние образуют материю, т. е. возможность возникновения зародыша, но возможность эта может реализоваться лишь при воздействии на материю формы, происходящей из семени самца. В семени, таким образом, заложен принцип развития, который, по Аристотелю, есть не что иное, как душа. Ее влиянием Аристотель объяснял целесообразность строения и жизнедеятельности организмов. Предел целесообразной деятельности души ставит, однако, материя, которая в силу природной необходимости может иногда осуществлять такие образования, которые противоречат цели, – так Аристотель объяснял возникновение уродств.

По Аристотелю, существуют души трех родов: душа растительная, или питающая, душа чувствующая и, наконец, разум. Растениям свойственна только питающая душа, животным сверх того – чувствующая, человеку кроме двух первых свойств разум.

Крупнейший из биологических трактатов Аристотеля – «История животных». Здесь после некоторых предварительных сведений о животных дается сначала описание наружных и внутренних органов человека, которое служит как бы введением к сравнительно-анатомическому описанию животных. Далее рассматриваются половые различия у животных, различные способы размножения у яйцекладущих и живородящих животных и особо размножение у человека. Аристотель касается сроков спаривания у животных, пишет о половом размножении и самопроизвольном зарождении, о постройке гнезд, откладке яиц, развитии цыпленка в яйце, об особенностях развития рыб и птиц, о течке и беременности. Касаясь образа жизни и нравов животных, Аристотель говорит об их питании (и, в частности, об откормке домашних животных), описывает места их обитания, передвижение, зимнюю спячку, линьку, заботу о потомстве, психические особенности, а также рассматривает вопрос о благоприятных и неблагоприятных условиях для жизни.

В трактате, носящем название «О частях животных», Аристотель различает в организме однородные части, которые впоследствии получили название тканей, и неоднородные, т. е. органы, выполняющие те или иные функции (глаз, рука и т. д.).

Третий биологический трактат Аристотеля, озаглавленный «О возникновении животных», посвящен эмбриологии животных и человека. В нем рассматриваются также

вопросы, связанные с происхождением пола, наследованием признаков, возникновением уродств и многоплодия и с формированием признаков в процессе постэмбрионального развития.

Для суждения о биологических воззрениях Аристотеля чрезвычайно важен последний из четырех его больших биологических трактатов «О душе». В нем рассматриваются ощущения, воспринимаемые органами чувств, умственная деятельность человека, вопрос о взаимоотношении между душой и телом.

В трудах Аристотеля нередко встречаются ссылки на рисунки, однако сами рисунки не сохранились. Ссылаясь на свои рисунки, Аристотель столь ясно описал, например, протоки мочеполовых органов млекопитающих и связанные с ними сосуды, как это можно было сделать только в случае анатомических вскрытий.

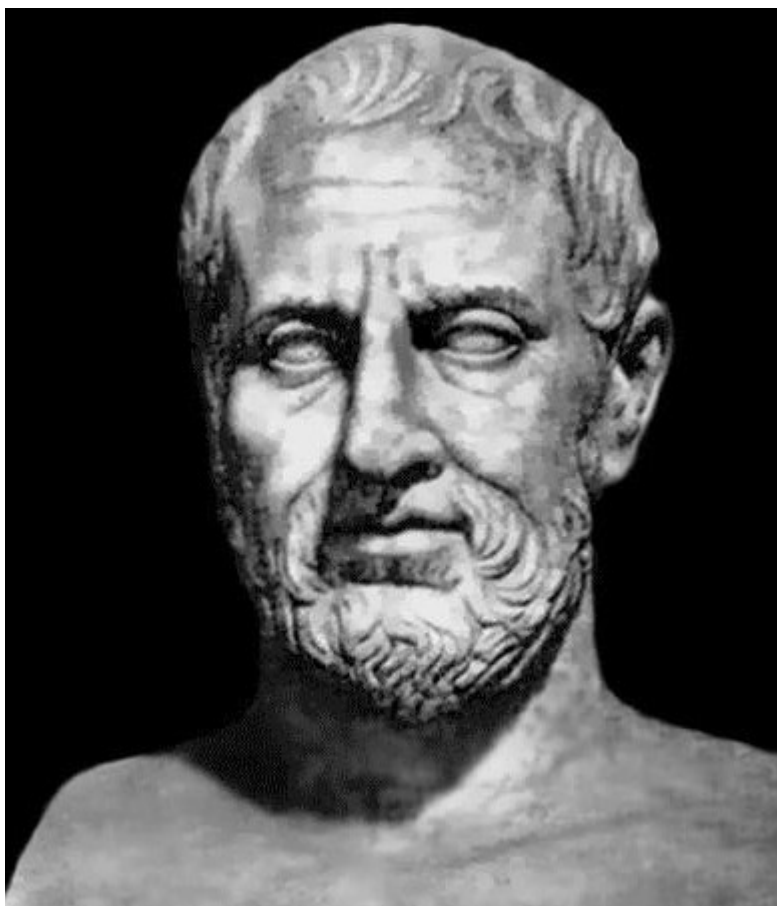
Аристотель имел представление о различиях между большими подразделениями животного мира и был знаком с анатомическими, эмбриологическими и физиологическими особенностями такой, например, группы, как млекопитающие. Он знал, что главнейшими признаками, характеризующими млекопитающих, являются наличие у них органов воздушного дыхания – легких и горячей крови; он знал, что они живородящи, питают детенышей молоком и что плод, находящийся в утробе матери, прикреплен к матке посредством пуповины и органа, который впоследствии был назван последом. Аристотель знал также, что ни один из этих признаков, как правило, не встречается у рыб. Учитывая все эти особенности млекопитающих, Аристотель отделил от рыб группу животных, известную под названием китов (собственно киты и дельфины), и поместил ее в непосредственном соседстве с млекопитающими.

Отметив живорождение как признак, отличающий млекопитающих от рыб, Аристотель писал, что существует группа рыб – он назвал ее селахе (акулы и скаты), – характеризующаяся способностью ее представителей рожать живых детенышей. Ему было также известно, что у одной формы селахе – акулы Галеос (лат. *Galeus*) – яйца прикрепляются к стенке матки с помощью органа, сходного с последом млекопитающих. Это наблюдение Аристотеля долго считалось ошибочным и только в середине XIX в. Иоганн Мюллер подтвердил, что описания Аристотеля были совершенно правильными.

Формально Аристотель не оставил классификации животных. Однако в его трудах встречаются в достаточном количестве определения, позволяющие воссоздать ту группировку животных форм, которую с правом можно рассматривать как аристотелеву классификационную схему. Всех животных Аристотель делил прежде всего на животных с кровью (энайма) и без крови (анайма). Первые соответствуют позвоночным, вторые – беспозвоночным современной систематики. Энайма делятся на живородящих (человек, киты и четвероногие) и яйцеродных, или яйцекладущих (птицы, яйцекладущие четвероногие, змеи и рыбы), а анайма подразделяются на животных с совершенными яйцами (головноногие, ракообразные), с яйцами особого рода (насекомые, пауки, скорпионы) и на животных, образующихся из генеративной слизи, из почек или возникающих самопроизвольно (моллюски, исключая головоногих, иглокожие и др.). Интересны попытки Аристотеля выделить естественные группы среди живородящих четвероногих (млекопитающих) по наличию раздвоенных копыт и резцов только в нижней челюсти или по признаку однокопытности, а также установить разделение на хрящевых и прочих (костистых) рыб.

В биологических работах Аристотеля обращает на себя особое внимание его стремление сопоставить между собой различные живые организмы. В ходе этого сопоставления он пришел к последовательному расположению живых существ по определенной шкале. «Лестница природы» Аристотеля представляет самую раннюю попытку такого рода, к которой затем вернулись натуралисты уже в XVII–XVIII вв. Намеченная Аристотелем последовательность тел природы начинается с неорганических тел и через растения идет к прикрепленным животным – губкам и асцидиям, затем к голотуриям и далее к свободно-подвижным морским организмам. Аристотель особенно подчеркивал нечувствительность переходов от одного звена такой цепи к другому. Эта идея,

детализированная и получившая в дальнейшем наименование «лестницы существ», играла важную роль в биологии XVIII в.



Теофраст. 370–285 до н. э.

Имеются сведения, что Аристотель занимался не только зоологией, но и ботаникой, но его ботанические труды не сохранились. Взгляды и познания Аристотеля в этой области получили развитие в работах его ученика Теофраста (370–285 до н. э.). Из трудов последнего наибольшее значение имеет «История растений». Наряду с народными поверьями и прикладными сведениями о лечебных растениях, о способе их собирания и применения Теофраст сообщил также некоторые данные о строении и размножении растений. Он впервые ввел в употребление термины – плод, околоплодник и сердцевина. Он различал такие способы размножения растений, как самопроизвольное зарождение, зарождение от семян, от корня, от клубня, от ветви, ствола и черенка. Теофраст описал прорастание семян разных видов растений, отметил места закладки в семени корня и стебля, обнаружил различия между однодольными (злаками) и двудольными (бобовыми) растениями, выражающиеся не только в наличии одной или двух семядолей, но в количестве и расположении корней и стеблей – многочисленных у злаков, и одиночных у бобовых. Теофраст, как и другие античные авторы, говорил о растениях мужского и женского пола, чаще всего относя их к разным видам или принимая плодущее растение за женское, а бесплодное за мужское. Однако только применительно к финиковой пальме его понимание различий между мужскими и женскими цветками и их значения для развития плодов оказалось ближе к истине. Созревание последних, пишет он, нуждается в «подведении мужского начала к женскому», для чего необходимо, чтобы цветочная пыль «дерева-самца» попала на соцветия «дерева-самки».

Развитие биологических знаний в период эллинизма и в древнем Риме (Лукреций, Плиний, Гален и другие). II век до н. э. – II век н. э.

Период от смерти Александра Македонского до завоевания Греции и Ближнего Востока Римом принято называть периодом эллинизма. Этот период характеризуется установлением греческого господства на Ближнем Востоке и взаимодействием двух культур: греческой и восточной. Центром научной мысли сделался Египет, правитель которого Птолемей II основал в Александрии библиотеку и музей. Этот «александрийский период» в развитии науки продолжался три последних столетия до н. э. Александрийская библиотека сгорела, и до нас дошли только небольшие фрагменты из произведений двух *ученых* вралей того времени – Герофила и Эразистрата.

Герофил изучал строение человеческого тела и сравнивал анатомическое устройство человека и животных. Он установил, что мозг является центром нервной системы, и рассматривал его как место сосредоточения умственных способностей. Особенно тщательно он изучал нервные центры и нервы, причем последние подразделялись им на подчиненные воле и воле неподвластные. Герофил впервые ясно указал на различие между артериями и венами, заметив, что артерии отчетливо пульсируют, в то время как пульсация вен совершенно отсутствует или едва обнаруживается. Однако он связывал движение крови не с работой сердца, а с функцией сосудов. Герофил считается первым греком, который начал практиковать вскрытие человеческих трупов.

Эразистрат в своем понимании жизнедеятельности тела исходил из представления, что каждый орган является системой, состоящей из трех элементов – вен, артерий и нервов. В александрийскую эпоху и еще долго спустя считали, что нервы имеют вид трубок и что в их полости циркулирует некоторое вещество, гипотетический нервный флюид, подобно тому, как кровь циркулирует в артериях и венах. Эразистрат установил различие между большим и малым мозгом (мозжечком). Он обратил внимание на извилины мозга человека и животных и связал их большую сложность у человека, с его более развитым интеллектом. Полагают, что Эразистрату было известно различие между передними и задними корешками спинно-мозговых нервов: связь передних корешков с работой мышц, а задних – с восприятием ощущений. Подобно Герофилу, он производил вскрытия человеческих трупов, а также делал живосечения на преступниках (нередко в присутствии сирийского царя, придворным врачом которого он долгое время являлся).

После превращения Египта в Римскую провинцию Александрийская медицинская школа просуществовала еще несколько столетий, но утратила свой прогрессивный характер. Известные успехи были достигнуты лишь в области медицинской ботаники.



Лукреций Кар. Ок. 99–55 до н. э.

Блестящим представителем античного материализма, не только пропагандировавшим, но и развивавшим идеи Демокрита, был римский поэт и философ Лукреций Кар (I в. до н. э.). В бессмертной поэме «О природе вещей» Лукреций утверждал бесконечность вселенной и допускал возможность жизни на других, удаленных от Земли мирах. Природа, по мысли Лукреция, никем не создана и управляется присущими ей самой законами. Мир материален, все тела природы состоят из атомов («первичных телец») и подвержены изменениям. Следуя за Эпикуром, Лукреций особенно подчеркивал и развивал мысль о спонтанном отклонении атомов от прямолинейного движения, о вызванных этим отклонением встречах атомов друг с другом, что в свою очередь являлось источником образования новых тел природы. Их естественное, самопроизвольное возникновение Лукреций распространял и на живые существа, которые, по его мнению, зарождаются из земли под влиянием влаги и солнечного тепла. Животные, согласно Эпикуру (учение которого развивал Лукреций), возникли из растений; в частности, он думал, что бабочки – это цветки, оторвавшиеся от стеблей и получившие способность летать по воздуху. Сходно с Демокритом и Эпикуром представлял себе Лукреций возникновение сначала бесчисленных уродливых, неприспособленных к жизни живых существ, и потому погибавших, а затем наряду с ними появление таких, которые могли нормально осуществлять необходимые для жизни функции – движение, питание, защиту от врагов и размножение.

*Много и чудищ тогда земля сотворить попыталась
Необычайного вида и странного телосложения:
Жено-мужей, не причастных ни полу тому, ни другому,
Или уродов без ног, или вовсе безруких напротив,
Или безротых немых и безглазых слепых, порождая*

*Даже таких, у кого на теле все члены сцепились,
Так что ни делать они не могли ничего, ни податься,
Чтобы избежать беды иль достать то, что было им нужно.
Всяких других создавала она и страшилищ и чудищ –
Тицетно: природа запрет на развитие их наложила.
Были не в силах они ни жизни расцвета достигнуть,
Ни пропитанье добыть, ни в объятиях слиться любовных.
Много, как видно, должно сочетаться различных условий.
Чтобы породы сковать, размножение их обеспечив.
...
Много животных тогда поколений должно было сгинуть,
Коль размножением приплод не могли они выковать новый⁸.*

Развитие организма Лукреций представлял себе как результат смешения мужского и женского «семени», причем это смешение обуславливает передачу потомству признаков, присущих отцу и матери Лукреций представлял себе, будто первые люди появились из выросших на земле «маток».

Психическую жизнь человека Лукреций объяснял материалистически. Душа человека, по его мнению, как и все в мире, состоит из мельчайших и наиболее подвижных «первичных телец», она неразрывно связана с телом и смертна, подобно последнему. Ощущения, по мысли Лукреция, являются следствием отделения от воспринимаемых чувствами тел «первичных телец», достигающих органов чувств. Приятными или, наоборот неприятными для глаза, уха, органов обоняния и вкуса ощущениями являются те, которые порождаются в первом случае нежными и гладкими, а во втором – грубыми тельцами. Так, на уровне современных ему представлений, Лукреций пытался осмыслить единство объективного мира и субъективного восприятия его человеком.

Практические потребности сельского хозяйства и медицины стимулировали интерес к специальному изучению растений, животных и человека, появлению сочинений, так сказать, прикладного характера. Одной из первых книг, посвященных определению полезных для медицины растений, было сочинение Diosкорида (I в н. э.), оказавшее большое влияние на ботанику последующих веков. В его кратких и нередко очень точных описаниях растений зачастую отмечаются места произрастания и происхождения растений. Позднейшие списки Diosкорида были снабжены изображениями описанных им растений.

Современником Diosкорида был римский натуралист Плиний. Он собрал огромное количество выдержек из прочитанных им античных произведений, большая часть которых не сохранилась до настоящего времени. Эти выдержки он включил без особого разбора в свое знаменитое многотомное сочинение «Естественная история». Хотя критическое чутье Плиния далеко уступало его трудолюбию, и его сочинение было в сущности сборником занимательных и часто неправдоподобных рассказов, все же оно является важным источником для суждения об уровне знаний и представлений древних римлян о природе. Труд Плиния получил широкое распространение в последующее время и на протяжении тысячи лет служил главным источником сведений о природе.

После Плиния можно указать только одного выдающегося биолога-исследователя античного времени, имя которого прочно вошло в историю медицины и биологии. Это врач Гален (130–200), написавший множество трудов по всем отраслям медицины. Как великий врач, анатом и физиолог, Гален получил всеобщее признание еще при жизни, а его авторитет в вопросах медицины, анатомии и физиологии считался непререкаемым на протяжении полутора тысяч лет, вплоть до Везалия.

⁸ Лукреций. О природе вещей, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1946, стр. 331.



Клавдий Гален. 130–200.

Гален изучил анатомию овец, быков, свиней, собак, медведей и многих других позвоночных животных. Он подметил сходство в строении тела человека и обезьяны. Маленькая обезьянка *Inuus ecaudatus* – единственный вид европейских обезьян – во времена Галена была широко распространена на юго-западе Европы. Она послужила Галену основным объектом изучения мышечной системы, костей и суставов. Многие из наблюдений Галена, принятые за описание человеческого тела, в действительности сделаны на этой берберийской обезьянке.

Гален занимался также физиологией. В ее основу он положил учение Гиппократов о четырех первичных жидкостях, входящих в состав всех частей организма. Детальному изучению Гален подвергнул центральную и периферическую нервную систему; в частности, он исследовал функции нервов спинного мозга и пытался определить способ их действия на дыхание и биение сердца. Одной из крупных ошибок, допущенных им и долго удерживавшейся в науке под влиянием его авторитета, было его убеждение в том, что воздух поступает непосредственно в сердце через дыхательные пути, а кровь проходит из одного желудочка сердца в другой через отверстие в перегородке между желудочками.

В соответствии с религиозными представлениями Гален развивал мысль, что каждый орган человеческого тела был создан богом в наиболее совершенной форме и в предвидении той цели, для достижения которой этот орган предназначен. Это обстоятельство способствовало упрочению авторитета Галена в средневековой христианской Европе. Его работы признавались непогрешимыми. Ни одна из описанных Галеном деталей строения тела не подлежала проверке, и все его ошибки повторялись в последующие века. Вплоть до эпохи Возрождения анатомия и физиология представляли собой лишь слабое и все более тускневшее отражение того, что было сделано Галеном. Все же действительно прогрессивное в его работах оставалось без внимания и забывалось.

Глава 3

Биология в Средние века

Период с V по XV в., именуемый «средними веками», или «средневековьем», даже применительно к европейскому культурно-историческому региону понятие весьма расплывчатое и условное. Это было время возникновения и развития феодализма со свойственной ему политической и идеологической надстройкой.

Переход к феодализму сопровождался в Западной Европе разрушением хозяйственных и культурных связей, разобщением и изоляцией отдельных районов, глубоким упадком городской культуры, утратой многих достижений науки и техники и установлением безраздельного господства церковной идеологии. Вместе с тем тысячелетие, которое мы условно называем «средневековьем», было далеко не однородно. Период с V по X в., когда складывались и упрочивались феодальные отношения, и время с XI по XV в., на которое падает расцвет феодализма в Европе, весьма различаются по своим социально-экономическим и культурно-историческим условиям. Однако можно все же выделить некоторые общие черты, характерные для средневекового мышления и естественнонаучной картины мира, свойственной тому времени.

Особенности средневековых воззрений на природу.

Представление о природе в этот период опиралось прежде всего на ветхозаветное ерзание о сотворении мира: мир создан богом, он – реальное воплощение его идей; во всех явлениях природы видели проявление божественного промысла. Вера считалась необходимой предпосылкой познания природы, физика – лишь вспомогательной наукой религиозной метафизики, а природа – иллюстрацией истины божественного откровения. Средневековое воззрение на природу хорошо выражено в словах Фомы Аквинского – «созерцание творения должно иметь целью не удовлетворение суетной и преходящей жажды знания, но приближение к бессмертному и вечному»⁹. Если для человека античности природа – действительность, то для человека средневековья – лишь символ божества.

Учение о природе опиралось на идею миропорядка, выражающего божественный замысел. Образ мира – единое, логически стройное целое. В нем познается замысел творца, создавшего природу для человека. Утверждая, что «все вещи в мире созданы для человека, и день, и ночь работают на человека, и постоянно служат ему», что «вселенная устроена столь чудесно для человека и ради человека, и на пользу ему»¹⁰, Раймунд Сабундский только сформулировал представление, общее для того времени.

«Признание реальности мира во времени и пространстве сочеталось с уверенностью, что за этим несовершенным миром вещей существует мир трансцендентный, и именно он составляет предмет и цель изучения природы»... «Поскольку начало всех вещей, – писал Фома Аквинский, – находится вне мира – в Боге, – то и последней целью всех вещей должно быть благо, находящееся также вне мира»¹¹. Поэтому мир символов для средневекового человека представлялся более реальным, чем земной, ощущаемый. Таким выступает он в сочинениях средневековых авторов.

Символическое видение мира – одна из характерных черт средневекового мышления,

⁹ *Th. Aquinat. Summa theologiae*, II, II, quaest., 167, art. 1.

¹⁰ Цит. по кн.: Г. Эйкен. История и система средневекового мирозерцания. СПб., 1907, стр. 544.

¹¹ *Th. Aquinat. Summa theologiae*, II, I, quaest., 103, art. 2.

для которого природа есть не что иное, как аллегория религиозной идеи, отражающей и защищающей авторитарно-иерархическую систему общественного устройства того времени. Природа, по Венсану де Бове, «как бы книга, написанная перстом Божиим».

В эпоху, когда в Западной Европе распространились учения Аристотеля и Платона (XII–XIV вв.), в значительной степени искаженные в интересах богословия, центральным в средневековой схоластике стал спор между номиналистами и реалистами. Реализм зрелого средневековья признавал подлинное существование универсалий; номиналисты считали, что сущность вещей выражают только индивиды, универсалии же являются лишь словесным обозначением этой сущности. Номиналисты нередко вступали в противоречие с догматами церковного вероучения. В номинализме – начало рационального взгляда на природу. Спор между реалистами и номиналистами нашел отражение и в естественнонаучных сочинениях средневековых авторов.

Средневековая мысль еще скована страхом перед церковной ортодоксией, мистической верой, но в то же время вера иногда отступает перед мощью реального опыта, имеющего дело с фактами, составляющими содержание повседневного бытия. Это противоречие средневекового сознания порой выступало в остродраматической форме, как, например, в сочинениях и самой личной судьбе выдающегося мыслителя XIII в. Роджера Бэкона.

Роджер Бэкон подверг решительной критике схоластику и веру в авторитеты, темпераментно и язвительно обличал он пороки духовенства и феодальной знати, невежество. Церковь не могла простить ему этого. Он был лишен кафедры в Оксфорде и поставлен под строгий надзор монахов ордена францисканцев, а затем брошен в монастырскую темницу, откуда вышел дряхлым, больным стариком только накануне смерти. В своем главном сочинении «Opus Majus» он утверждал, что не авторитеты, а наблюдения и опыт являются надежными источниками и мерилami подлинного научного знания. Посягая на непререкаемый авторитет Аристотеля, он писал, что «простой опыт учит лучше всякого силлогизма». Философия, по Роджеру Бэкону, – общая теория познания, дающая направление другим наукам, но сама она должна основываться на данных других наук. Наиболее существенны физико-математические знания, к которым Бэкон помимо математики относил все известные в то время разделы физики, астрономию, алхимию, земледелие, знания о растениях и животных. Ценность науки – в практической пользе, которую она может принести. От развития науки «зависит благосостояние всего мира», писал он в «Письмах о могуществе и тайных действиях искусства и о ничтожестве магии» и стремился раскрыть возможные практические применения научных знаний для совершенствования механизмов и машин, приемов и способов строительства, возделывания растений, разведения животных, сохранения здоровья. Он мечтал о летательных машинах, повозках, движущихся без помощи животных, кораблях, плывущих без парусов и т. н. Надежда на всемогущие магии, утверждал он, нелепа и бесплодна.

Критикуя схоластику, отвлеченные рассуждения, он настаивал на том, что описания явлений природы должны быть не только математически точными, но приближаться к математическому выражению. Стремление к точному мышлению, к математической обработке результатов наблюдения и опыта выразилось и в выборе тех биологических явлений, которыми интересовался Бэкон. Считая оптику важнейшей из физических наук, он занимался изучением строения и функционирования глаза.

Несмотря на различие между живыми и неживыми телами, и те, и другие, по Бэкону, построены из одних и тех же материальных частиц. Живые существа, по мысли Бэкона, находятся в тесной зависимости от окружающей среды, солнечного света, тепла и т. д.

Взгляды, которые развивал Роджер Бэкон, и сама его жизнь были героическим подвигом. Роджер Бэкон безусловно намного опередил свое время, но даже гениям не дано целиком вырваться из своей эпохи.

В историко-философской литературе стало почти традицией непомерно сближать и даже отождествлять взгляды Роджера Бэкона со взглядами его великого однофамильца – Фрэнсиса Бэкона, творившего в XVI–XVII вв., т. е. на рубеже науки нового времени. Для

такого отождествления нет оснований. Как бы ни был велик тот или иной исторический деятель, как бы далеко он ни заглянул вперед, он остается, и не может не оставаться, сыном своего времени. Таков был и Роджер Бэкон. Хотя он и выступал в защиту рационального начала против мистической веры средневековья, но порвать с ней он не смог. Говоря о наблюдении и опыте как источнике знаний, он отводит им все же подчиненное место по сравнению с «внутренним опытом», озарением, исходящим от божественного начала, мистического трансцендентального разума. Вечные истины и подлинная сущность вещей достигаются лишь в божественном откровении. Запальчиво и остро критикуя схоластический метод, Р. Бэкон не мог полностью отбросить его. Для этого в то время еще не хватало знаний, и Бэкону нужно было приложить большие усилия и огромную изощренность ума, чтобы раскрыть несовершенство этого метода и очистить его, по крайней мере, от веры в магические начала, предрассудков, слепого следования за авторитетами.

Церковь позаботилась о том, чтобы труды Бэкона не увидели света, и его главное сочинение впервые было опубликовано только в 1733 г. Поэтому его идеи, естественно, не могли оказать влияния на современников. Но они свидетельствуют о том, что уже в XIII в. зарождались принципы эмпирической науки. Бэкон намного опередил свое время, однако время опытного естествознания еще не пришло.

Биологические знания в средние века.

В средневековых текстах, имевших в известной мере естественнонаучный характер, естественнонаучное и образное видение мира как бы сливаются. Это не позволяет выделить в них собственно биологические знания. Поэтому о биологии в средние века можно говорить очень условно. В это время наука вообще, и биология в частности, еще не выделились в самостоятельные области, не отделились от целостного религиозно-философского, искаженного восприятия мира. Средневековая биология – скорее отражение средневековой культуры, нежели отрасль естествознания с собственным предметом изучения.

Источниками сведений о биологических предприятиях в период раннего средневековья служат сочинения типа «Физиолога», «Бестиария» и т. п.¹². В этих книгах содержались описания упоминаемых в Библии животных и фантастических чудовищ, а также рассказы по мотивам (весьма вольно истолковываемым) из жизни животных, целью которых были религиозно-нравственные поучения. «Физиолог» в рукописном виде имел хождение на многих европейских и восточных языках; в X–XI вв. он был переведен на славянский язык в Болгарии, откуда распространился и на Руси.

От сочинений этого типа мало отличаются и так называемые «Шестодневы», излагавшие – библейскую легенду о шести днях творения, ни возникли в первые века христианства. На Руси в X–XI вв. был распространен «Шестоднев» экзарха Иоанна болгарского, представлявший компиляцию из ранее созданных «Шестодневов» с привлечением сведений, взятых у античных авторов. В упомянутом сочинении приведена классификация животных, взятая у Аристотеля, но сильно упрощенная и искаженная. Так, в один «образ» (т. е. группу) животных, именно птиц, отнесены летучие мыши и летающие насекомые.

Сведения о животных и растениях содержались в «Поучении Владимира Мономаха» (XI в.), ходившем в списках на Руси, и других источниках.

Наиболее фундаментальными источниками сведений о биологических знаниях средневековья являются многотомные сочинения энциклопедического характера Альберта Великого и Венсана де Бове, относящиеся к XIII в. В энциклопедии Альберта Великого есть

¹² Здесь речь идет именно о литературных источниках, поскольку действительные знания о растениях и животных, постепенно накапливающиеся благодаря практическому опыту земледельцев, долго оставались необобщенными и научно не обработанными.

специальные разделы «О растениях» и «О животных». Детальные описания известных в то время видов растительного и животного царств во многом заимствованы у древних, главным образом у Аристотеля. Следуя за Аристотелем, Альберт связывал жизнедеятельность растений с «вегетативной душой».



Альберт Великий. 1206–1280.

Развивая учение о функциях отдельных частей растений (ствол, ветви, корни, листья, плоды), Альберт Великий отмечал их функциональное подобие с отдельными органами у животных. В частности, корень он считал тождественным рту животного. В средние века было обнаружено наличие растительных масел и ядовитых веществ в плодах некоторых растений. Были описаны разнообразные факты по селекции культурных растений. Идея изменяемости растений под воздействием среды выражалась в довольно фантастических утверждениях, будто бук превращается в березу, пшеница – в ячмень, а дубовые ветви – в виноградные лозы. Растения в сочинениях Альберта располагались в алфавитном порядке. Зоологические сведения у него представлены также весьма подробно. Они даются, как и ботанические, в чисто описательном плане со ссылками на Аристотеля, Плиния, Галена как на высшие авторитеты. Деление животных на бескровных и обладающих кровью заимствовано у Аристотеля. Физиология сводится исключительно к описанию, нередко весьма выразительному, поведения и нравов животных. В духе средневековых антропоморфных воззрений говорилось об уме, глупости, осторожности, хитрости животных. Механизм размножения у животных излагался по Гиппократу: семя возникает во всех частях тела, но собирается в органах размножения. У Аристотеля было заимствовано представление о том, что женское семя содержит материю будущего плода, а мужское, кроме того, побуждает эту материю к развитию.

На энциклопедию Альберта во многом похож свод средневековых знаний – «Зеркало

природы», принадлежавший Венсану де Бове.

В естественнонаучной части энциклопедии де Бове речь идет о растениях и животных. Сведения о растениях заимствованы из средневековой поэмы «О силах трав». Описания животных у де Бове подробны и образны. Кювье отмечал, что рыбы и птицы у де Бове описаны точнее, чем у Альберта Великого, хотя источники и у того, и у другого были, по-видимому, общими – сочинения Плиния и энциклопедические «Начала» епископа VI в. Исидора Севильского. Во многих случаях описания де Бове содержат сведения о практической пользе тех или иных растений или животных. Млекопитающие подразделены на домашних и диких. Отдельная книга посвящена пресмыкающимся и насекомым, особое внимание уделено описанию поведения пчел. Специально выделены рассуждения о принципах зоологии. Психологии, анатомии и физиологии отведено несколько книг. В них говорится о пяти чувствах, о так называемом «общем чувстве», о бодрствовании, сне и сновидениях, содержатся характерные для средневековья рассуждения о видениях ангелов и бесов, об экстазе, восхищении и пророческом даре. Анатомическая часть содержит подробное описание человеческого тела, составленное по данным античных и частично арабских авторов.

В сочинениях средневековых авторов многое носит символический характер. Растение или животное часто интересуют автора не столько сами по себе, сколько как символы, обозначающие и выражающие идею творца.

Уши, по словам Венсана де Бове, предназначены воспринимать слова людей, глаза же, зрящие творения, – воспринимать слово Божие. Соответственно этим задачам, глаза расположены спереди, а уши по бокам, как бы обозначая то, что наше внимание должно быть, прежде всего, обращено на Бога, и лишь потом на ближнего.

За животными, равно как и за растениями, закреплялись символические знаки, толкуемые в строго определенном, не терпящем разночтений, смысле. Это во многом определяло их собственно биологическое описание. В мире животных агнец и единорог – символы Христа; голубь – символ Святого Духа; дракон, змей и медведь – символы дьявола и т. п. В мире растений, виноградная лоза – знак Христа; лилия – невинность; кедр – стойкость и т. п.

В этой связи интересен особенный принцип классификации растений и животных в трактате «О поучениях и сходствах вещей» доминиканского монаха Иоанна де Санто Джеминиано из Сиены (первая четверть XIV столетия). Расположение и здесь алфавитное, но не по объекту природы, а по символам, которыми служили те или иные растения или животные. Так, сведения о Льве – символе мужества, надо было искать на слово «мужество».

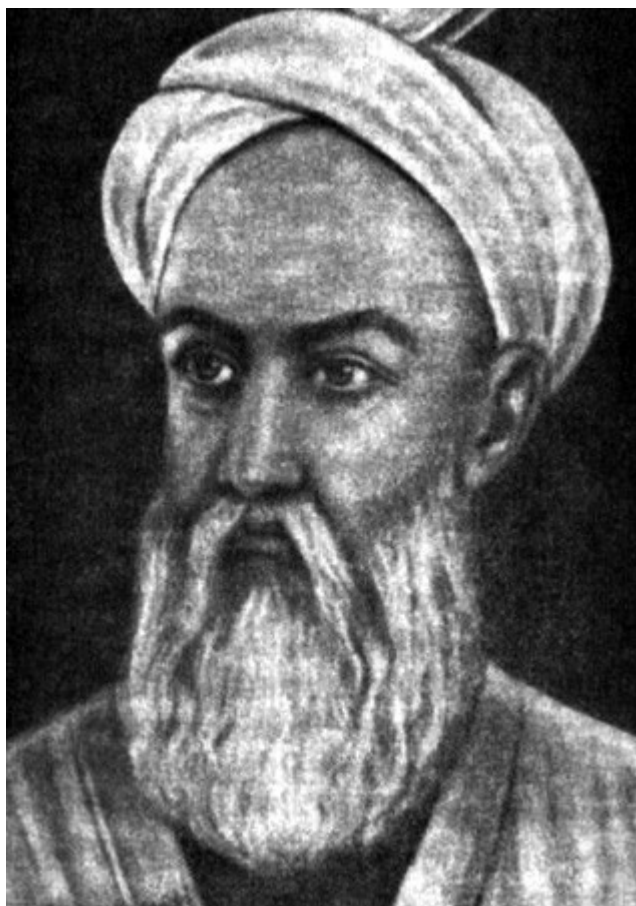
Источниками сведений не только о химических, но и о биологических знаниях могут служить алхимические трактаты. Алхимики оперировали не только с объектами минерального царства, но и с растительными и животными объектами. «Книга растений» знаменитого алхимика XV столетия Иоанна Исаака Голланда представляет значительный интерес как своеобразный алхимический свод биологических знаний. Изучая процессы гниения, брожения, алхимики знакомились с химическим составом растительного вещества.

В связи с врачеванием к изучению животных и растений допускалось иное, порой чисто практическое отношение. Лечебные действия трав и минеральных веществ становились предметом специального интереса врат чующих монахов позднего средневековья.

Вопрос об инстинктах и поведении животных и человека рассматривал Роджер Бэкон. Сравнивая поведение животных с сознательной деятельностью человека, он считал, что животным свойственны только восприятия, возникающие независимо от опыта, тогда как человек обладает разумом.

В «Учении о перспективе» он пытался подойти к объяснению душевных явлений, исходя из оптико-геометрических представлений. «Перспектива», в понимании Р. Бэкона, имела широкое толкование, оно включало объяснение зрительных ощущений. Но и Р. Бэкон при всей оригинальности оставался в своих оптико-геометрических изысканиях в пределах традиции арабской физики (Вителло, Альгазен).

Венсан де Бове также довольно широко пользовался античной и арабской литературой. Арабо-язычная литература X–XII вв. стояла на более высоком уровне, чем западноевропейская литература того же времени. Сочинения Ибн-Рашда (Аверроэса), «Канон медицины» Ибн-Сины (Авиценны) – ярчайшие тому подтверждения.



Ибн-Сина (Авиценна). 980-1037.

Субстратом любых жизненных и психических явлений Ибн-Сина считал пневму – летучую субстанцию, зарождающуюся из четырех парообразных соков организма. Пневма, согласно Ибн-Сине, может быть носителем различных, в том числе и душевных сил, но они не присущи ей изначально. Развивая эту точку зрения, Ибн-Рашд в противоположность учению Фомы Аквинского допускал смертность души.

«Канон медицины», «Книга исцелений» Ибн-Сины наряду с изложением и комментированием античных авторов, содержали оригинальные данные и мысли в области медицины и биологии. – Особенно обширны и интересны в них сведения по физиологии.

Назовем еще три сочинения, посвященные частным областям практической описательной биологии: – «Травник из Гланстобери» (первая половина X в.), содержащий подробное описание лекарственных растений, труд лондонского врача и натуралиста Эдварда Уоттона «О различии животных» (первая половина XVI в.) и, наконец, один из первых трудов по описательной энтомологии (XVI в.) лондонского врача Моуфета. Эти сочинения не содержат сколько-нибудь существенных теоретических обобщений.

В пору зрелого средневековья пробудился заметный интерес к природе. Этот поворот к реальному миру, быть может, раньше, чем в других сферах, нашел отражение в поэзии. «Весенние песни средневековой лирики воспринимали как непосредственные чувственные жизненные ценности те же самые предметы, которым призрачная абстракция религиозной

символики придавала значение лишь в силу их косвенного сверхчувственного отношения»¹³. Это был, правда, еще слабый, противовес теологическим воззрениям на природу. Знамением нового мироощущения было появление таких высокохудожественных повествований, как «Божественная комедия» Данте, «Витязь в тигровой шкуре» Руставели, «Искандер-Намэ» Низами.

Круг тогдашних представлений о животных и растительности дальних стран расширяли поэтические описания путешествий в заморские края. Так, например, византийский поэт Мануил Фил (XIII–XIV вв.) побывал в Персии, Аравии, Индии. Его перу принадлежат три стихотворных сочинения, содержащих большой познавательный биологический материал. Это поэмы «О свойствах животных», «Краткое описание слона» и «О растениях». Фил любил рассказывать об экзотических, иногда фантастических, зверях. Однако и фантастические образы животных сложены у него из вполне реальных, хорошо известных и точно переданных элементов, отражавших уровень зоологических знаний XIV в.

Изучение истории биологических знаний в средние века убеждает в том, что и в этой области продвижение вперед достигалось в напряженной борьбе между рациональным и теолого-мистическим взглядами на природу. Господство феодальных отношений, раздробленность и изоляция, низкий уровень техники и всемогущество церкви, характерные для феодализма, задержали прогресс человеческих знаний, но не смогли его остановить. Рост городов, ремесленного производства и товарных отношений подточили устои феодализма. После тысячелетнего существования наступил период его быстрого разложения, ускорилось развитие производительных сил, а вместе с ними и развитие науки и техники; начал изменяться и сам тип мышления. Религиозно-догматическое мышление и сопровождавшее его символично-мистическое восприятие мира начало вытесняться рационалистическим мировоззрением, верой в опыт как главный инструмент познания.

Часть II

Расширение и систематизация биологических знаний в XV–XVIII веках

Глава 4

Социально-экономические и культурно-исторические условия, общее состояние естествознания и философские воззрения в XV–XVIII веках

Социальной основой развития естественных, в том числе и биологических наук, в XV–XVIII вв. явилось вызревание в рамках феодального общества новых, капиталистических общественных отношений. Быстрый рост производительных сил, более полное и разностороннее использование природы, открытие новых Источников сырья и драгоценных металлов, а также новых рынков, в результате многочисленных путешествий и расширения торговли – все это изменило экономику Европы и привело к перевороту в общественной жизни европейских стран.

Этот переворот происходил отнюдь не в мирной обстановке. Эпоха первоначального накопления Капитала, – время жесточайшей безудержной эксплуатации трудящихся, экспроприации земли у крестьян, физического уничтожения туземцев в новооткрытых «заморских» странах, обостренной конкуренции, борьбы внутри эксплуататорской верхушки.

Период ломки феодальных отношений и перехода к капитализму не совпадал по времени в различных странах и отличался в каждой из них определенным своеобразием. В Италии, например, так называемая эпоха Возрождения началась уже в XIV в. В XV–XVI вв.

¹³ Г. Эйкен. История и система средневекового мирозерцания. СПб., 1907, стр. 357.

она достигает здесь расцвета. Однако затем Италия в силу ряда причин начала отставать в развитии капитализма от Англии и Франции. В Голландии и в Англии ломка феодальных отношений происходила на протяжении XVI–XVII вв. Во Франции она происходит в XVIII в. и завершается Великой французской буржуазной революцией 1789 г. Германия вплоть до начала XIX в. была экономически отсталой, политически раздробленной; капиталистические отношения были развиты крайне слабо. В России разложение феодализма в основном завершилось к середине XIX в., хотя остатки его сохранялись и давали знать о себе до начала XX в.

Переворот в социальной структуре европейских стран, завершившийся буржуазными революциями, вызвал коренные сдвиги и в общественной идеологии.

Эпоха Возрождения и революция в идеологии и естествознании.

В XIV–XVII вв. было воскрешено лучшее из культурного достояния античного мира. Великие достижения греческих философов, ученых, художников становятся в эпоху Возрождения образцами для подражания. Начинается ломка канонов схоластического, догматического мышления средневековья, идеологии феодального общества. Развертывается напряженная борьба против сковывавшей человеческий разум духовной диктатуры церкви.

Величайшее значение имело изобретение книгопечатания. В 40-х годах XV в. И. Гутенберг ввел печатание при помощи наборных литер. Книгопечатание бурно развивалось, и уже к началу XVI в. было напечатано около 30 тыс. названий книг (в том числе часть произведений Плиния, «История животных» Аристотеля, естественнонаучные сочинения Альберта Великого и др.).

Начиная с XVI в. все усиливающимся атакам подвергаются теология, схоластика, средневековая феодальная идеология. Вера в «божественный произвол», которому мир обязан своим существованием, идеи геоцентризма и антропоцентризма, представление о косности природы, телеология, как учение о божественной целесообразности всего существующего, подвергаются сомнению, а иногда и резкой критике.

«Буржуазии для развития ее промышленности нужна была наука, которая исследовала бы свойства физических тел и формы проявления сил природы. До того же времени наука была смиренной служанкой церкви и ей не позволено было выходить за рамки, установленные верой... Теперь наука восстала против церкви; буржуазия нуждалась в науке и приняла участие в этом восстании»¹⁴.

Это была эпоха огромного культурного подъема, характеризовавшаяся бурным развитием науки, философии, литературы, искусства; развитием, происходившим в напряженной борьбе старого и нового во всех областях духовной жизни человечества. «Это был величайший прогрессивный переворот из всех пережитых до того времени человечеством, эпоха, которая нуждалась в титанах и которая породила титанов по силе мысли, страсти и характеру, по многосторонности и учености, – пишет Ф. Энгельс и несколько дальше продолжает. – И исследование природы совершалось тогда в обстановке всеобщей революции, будучи само насквозь революционно: ведь оно должно было еще завоевать себе право на существование»¹⁵.

Во многих областях науки начинаются смелые исследования, которые ведут ко все более глубокому познанию закономерностей природы. Жизнь, практика, производство ставили перед наукой все новые и новые задачи, создавая основу для бурного подъема всех отраслей знания. Перед естествознанием открылась широчайшая неизведанная область природных явлений, которую нужно было познать для того, чтобы покорить. Рамки мира

14 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 22, стр. 307.

15 Там же, т. 20, стр. 346–347.

должны были быть раздвинуты. «Средневековый хлам» – теология и догматические, схоластические методы мышления должны были быть отброшены и уничтожены, как препятствия на пути свободного познания законов природы и овладения ее силами. Наиболее интенсивно развиваются механика, математика, астрономия. Другие отрасли естественных наук также делают первые успехи. Естествознание этой эпохи явилось одним из факторов, революционизировавших жизнь. Достаточно в этой связи напомнить великие имена Леонардо да Винчи, Коперника, Джордано Бруно, Галилея, Кеплера, Ньютона, Ломоносова.

Объем знаний, унаследованный от древности и средневековья, был невелик. «Главная работа в начавшемся теперь первом периоде развития естествознания заключалась в том, чтобы справиться с имевшимся налицо материалом. В большинстве областей приходилось начинать с самых азов, – пишет Ф. Энгельс и дальше, останавливаясь специально на биологических науках, продолжает, – ... в области биологии занимались главным образом еще накоплением и первоначальной систематизацией огромного материала, как ботанического и зоологического, так и анатомического и собственно физиологического»¹⁶.

В XVI–XVIII вв. в Европе складываются новые организационные и материальные возможности для развития естественных наук. Увеличивается число научных учреждений и обществ. В конце XVI начале XVII в. в Италии возникает несколько ученых ассоциаций, именовавшихся академиями, например знаменитая флорентийская Академия дель Чименто. Вскоре и в других странах Европы наряду с ростом числа университетов, которые в рассматриваемую эпоху, как правило, занимали весьма консервативные позиции, организуются научные учреждения нового типа – Академии наук. Так, в 1660 г. организуется и в 1662 г. официально открывается в Лондоне Королевское общество Английская Академия наук, в 1666 г. – Парижская, в 1700 г. – Берлинская, в 1724 г. Петербургская, в 1739 г. – Стокгольмская, в 1739 г. Мюнхенская Академия наук и т. д.

Во Франции XVII–XVIII вв. в «академии» превращается ряд научных обществ и кружков, существовавших в провинции. В конце XVI в. в Дании открывается знаменитая обсерватория Тихо Браге. Постепенно возникают обсерватории почти во всех странах Европы Парижская (1667), Гринвичская (1675), Московская (1701), Петербургская (1726), Пражская (1751), Вильнюсская (1753), Краковская (1791) и др.

В XVI–XVII вв. открываются многочисленные ботанические сады, перед которыми ставятся как чисто научные задачи, так и задачи, вытекающие из потребностей сельского хозяйства, медицины, промышленности. В 1627 г. закладывается знаменитый Ботанический сад в Париже, позже при нем были созданы зоологический сад и естественно-исторические музеи. В 1713 г. в Петербурге учреждается Ботанический сад, а в 1824 г. Ботанический музей Академии наук. В 1759 г. открылся ботанический сад в Кью (Англия). Развертывает свои работы ботанический сад в Упсале (Швеция), где трудится Линней. Для изучения и «освоения» индийской флоры в 1786 г. открывается Ботанический сад в Калькутте. Организуются крупные музеи. Одним из первых в Европе естественнонаучных музеев стала «Кунсткамера», учрежденная в 1714 г. ... Петром I. С 1753 г. в Лондоне начинает работать знаменитый Британский музей и т. д.

Начинают выходить труды многочисленных академий. Издается все возрастающее количество естественнонаучных сочинений на самые различные темы. Академии разных стран объявляют конкурсы на премии, что также способствует разработке определенных научных вопросов.

Создается или расширяется ряд крупных государственных библиотек. Существовавшая еще в XIV в. французская королевская библиотека переводится в 1595 г. в Париж, где на ее основе возникает знаменитая «Национальная библиотека». В 1661 г. организуется Государственная библиотека в Берлине, в 1753 г. – библиотека Британского музея, в 1714 г. – библиотека, в Петербурге, ставшая основой академической библиотеки, а в 1795 г. – Петербургская публичная библиотека и т. д.

16 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 347–348.

Развитию биологических наук в то время способствовали, во-первых, использование изобретенных в ту эпоху приборов (микроскоп, термометр, барометр и т. д.), во-вторых, многочисленные путешествия. За великими географическими открытиями XV – начала XVI в., связанными с именами Колумба, Васко да Гама, Магеллана и других, последовало множество путешествий. Голландские моряки в начале XVII в. открывают Австралию. В XVIII в. важнейшие географические открытия связаны с экспедициями Бугенвиля, Лаперуза, Ванкувера, Кука и др. Огромное значение приобретают предпринятые в России «Великая северная экспедиция» (1733–1743) и так называемые «академические экспедиции» (1768–1777). Участники русских экспедиций И.Г. Гмелин, С.П. Крашенинников, С.Г. Гмелин, Г.В. Степлер, В.Ф. Зуев, И.И. Лепехин, Н.Я. Озерецковский и другие сильно увеличили объем не только географических, но и биологических знаний.

Одновременно с бурным накоплением нового фактического материала идет разработка новых принципов познания. Их провозвестниками явились такие мыслители эпохи Возрождения, как Леонардо да Винчи, Джордано Бруно, Телезио и др. Одним из основоположников нового экспериментального естествознания стал Леонардо да Винчи. Он утверждал, что знания, не рожденные опытом, бесплодны и лишены всякой достоверности. Природа не нарушает своих закономерностей, их можно познать и положить в основу научного предвидения. Законы природы могут быть математически сформулированы, ибо «основой основ» являются математика и механика. Леонардо да Винчи плодотворно работал в разных областях естествознания, в том числе в области анатомии и ботаники, о чем подробнее будет рассказано в главе 7.

Джордано Бруно, сожженный в 1700 г. по приказу инквизиции, выступал как поборник учения Коперника, защищая представления о материальном единстве вселенной, вечности и бесконечности мироздания. Итальянский естествоиспытатель и философ материалист Б. Телезио, руководитель известного в ту эпоху неаполитанского научного общества *Academia Telesiana*, ратовал за опытное изучение природы и ее закономерностей, вел борьбу со схоластикой.

Эти мыслители опирались на достижения современного им естествознания. Их взгляды оказали влияние на формирование материалистических принципов познания природы.

Развитие принципов естественнонаучного познания природы в трудах Бэкона, Галилея и Декарта.

Широкую попытку сблизить науку с философией и обосновать новые материалистические принципы познания природы предпринял в XVI в. английский философ Фрэнсис Бэкон.

«Настоящий родоначальник *английского материализма* и всей *современной экспериментирующей* науки – это *Бэкон*»¹⁷, – писали К. Маркс и Ф. Энгельс. Они дали яркую характеристику его воззрений.

Ф. Бэкон звал к изучению природы, к открытию ее законов. «Целью нашего общества, – писал Бэкон, – является познание причин и скрытых сил всех вещей и расширение власти человека над природой, покуда все не станет для него возможным»¹⁸. Помочь в этом должно естествознание – «мать всех прочих наук», которое познает природу, или, как выражается Бэкон, «рассекает, анатомирует» ее.

Бэкон решительно восстает против средневековой схоластики, суеверий, мистики. Сознание должно быть очищено от предрассудков, ложных понятий, которые Бэкон именует «призраками», «идолами». Не слепое преклонение перед авторитетами, а изучение самой

¹⁷ К. Маркс и Ф. Энгельс . Соч., т. 2, стр. 142.

¹⁸ Ф. Бэкон. Новая Атлантида. М., Изд-во АН СССР, 1954, стр. 33.

природы, ее законов, наблюдения и сравнения, опыт (в широком смысле) и эксперимент, индукция и анализ – вот что, согласно Бэкону, должно лечь в основу познания природы.

Выдвинутый Ф. Бэконом опытный, индуктивный, аналитический метод был важным вкладом в развитие материалистической философии и естественных наук. Вместе с тем взглядам Бэкона были присущи черты механистической, метафизической ограниченности. Они выражались в одностороннем понимании индукции и анализа, недооценке роли дедукции, сведении сложных явлений к сумме составляющих их первичных свойств, рассмотрении движения только как перемещения в пространстве, признании внешней по отношению к природе первопричины движения. Механистическая трактовка природных явлений и метафизический способ мышления укрепились в дальнейшем в естествознании и философии XVII–XVIII вв.

Идея, что только опытное исследование явлений может дать истинное знание, овладевает умами ученых. Лондонское Королевское общество избирает своим девизом слова «Nullius in verba» («Ничему не верить на слово»). Знаменитая флорентийская Академия дель Чименто берет своим девизом слова «Provare e riprovare» («Проверять и снова проверять [на опыте]»). Известный французский естествоиспытатель и медик XVII в. К. Перро, отражая настроения своей эпохи, писал: «...факты являются единственной силой, которая нам поможет превозмочь авторитет великих людей»¹⁹. Английский натуралист XVIII в. С. Гейлс говорил о том, что опыт и наблюдения – единственное основание, на которое мы должны опираться. «В физике нужно искать опыта и бояться систем»²⁰ – писал Бюффон в предисловии к французскому изданию книги Гейлса.

Дух эпохи замечательно отображен и в словах М.В. Ломоносова:

*О вы, счастливые науки!
Прилежно простирайте руки
И взор до самых дальних мест.
Пройдите землю и пучину,
И степи, и глубокий лес.*

*И нутр Рифейский, и вершину,
И саму высоту небес.
Везде исследуйте всечасно,
Что есть велико и прекрасно,
Чего еще не видел свет...*

Большое влияние на развитие всех отраслей естествознания оказали труды современника Бэкона Галилео Галилея. Он вошел в историю науки и философии как один из основоположников современного естествознания и экспериментального метода познания. Он развил и упрочил материалистические воззрения на природу. Общеизвестны его выдающиеся открытия в области механики, астрономии, его вклад в защиту и развитие гелиоцентрической системы Коперника, в открытие и обоснование важнейших принципов механики.

Галилей утверждал, что бесконечный и вечный мир построен из неизменных атомов, движущихся по незыблемым законам механики, и его познание, в конечном счете, сводится к раскрытию количественных математических отношений; математика, естественно, рассматривалась им как высшая форма познания. Выдвигая на первый план метод индукции и анализ, он подчеркивал значение синтетической работы человеческого ума («композитивного метода»). Церковь ясно поняла, какую страшную опасность для

19 C. Perraut. Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux. Paris, 1676, Préface.

20 S. Haies. La statique des végétaux. Paris, 1735, p. 4.

религиозного мировоззрения представляет учение Галилея, и он подвергся жесточайшим преследованиям инквизиции.

Бэкон и Галилей жили и творили примерно в одно время, но Галилей, будучи сам великим естествоиспытателем, пошел дальше в истолковании мироздания в механистическом духе и обосновании новых принципов познания природы. Еще дальше в этом направлении продвинулся их младший современник Рене Декарт, создавший в XVII в. первую систему природы, содержащую не только учение о строении мироздания (как это сделали Коперник и Галилей), но и о его происхождении. Эта система, основанная на принципах механики, была ярким выражением механистического материализма той эпохи.

Декарт оказал огромное влияние на развитие философии и естествознания. Если Бэкон был одним из основоположников эмпиризма, то Декарт более чем кто-либо из философов, способствовал развитию рационализма. Его физические воззрения в своей основе были материалистическими, но имели механистический характер и способствовали распространению механистических взглядов в естествознании.

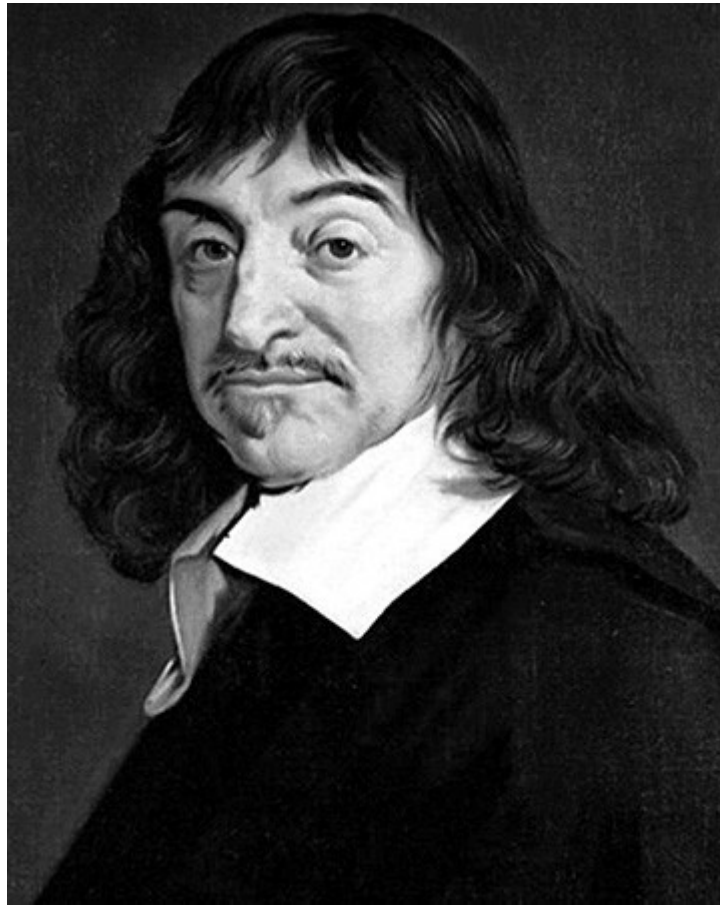
Основное содержание физического учения Декарта сводится к следующим положениям. Материя тождественна протяженности. Единая материальная субстанция, из которой построена вся вселенная, состоит из бесконечно делимых и полностью заполняющих пространство частиц-корпускул, находящихся в состоянии непрерывного движения. Декарт отрицал пустоту. Движение материи трактуется им как перемещение в пространстве в соответствии с законами механики. Он не допускал возможностей действия тел на расстоянии, так называемого дальнего действия. Чтобы избежать признания непостижимых сил, лишенных протяженности, и в то же время объяснить взаимодействие тел, он выдвинул теорию «вихрей». В процессе механического «вихревого» движения возникают связь и взаимодействие между телами природы. Согласно Декарту, количество движения в мире постоянно, движение неуничтожимо. Этот тезис Декарта бил по теологическим попыткам объяснять природные явления божественным вмешательством и имел важное значение для их научного познания. В бесконечном мире вихреобразно движущиеся частицы сочетаются друг с другом; по законам механики происходит упорядочение, объединение частиц, и естественным путем возникают все тела природы. В конечном итоге природа – это огромный механизм, а все тела, ее составляющие, все качества этих тел сводятся к чисто количественным различиям. Образование мира не направляется никакой сверхъестественной силой, не идет в направлении какой-то цели, а подчинено естественным законам природы. Особенно интересно, что Декарт аналогичным образом пытается подойти и к вопросу о происхождении организмов, которые, с его точки зрения, также являются механизмами, сформировавшимися по законам механики. Декарту принадлежат смелые и гордые слова: «Дайте мне материю и движение, и я построю мир».

Велик был вклад Декарта и в конкретные области естествознания.

Он явился одним из создателей аналитической геометрии. Механика обязана ему идеей об относительности покоя и движения, о сохранении общего количества движения, а биология – учением о рефлексе. На примере зрительного восприятия он обосновал идею о замкнутой дуге рефлекса. Ему принадлежат также специальные исследования по эмбриологии животных (подробнее об этом см. в главе 7).

Но если в своей «физике» – учении о мироздании – Декарт был в основном материалистом, хотя и непоследовательным (он считал, что материя сотворена богом, который придал ей движение и установил его законы), то в «метафизике» – учении о познании – он был идеалистом. Декарт отрывал мышление от материи, признавал наличие, кроме материальной, протяженной субстанции, особую субстанцию – мышление. Он признавал бессмертие души, а также существование бога как высшей третьей субстанции. Идеалистический характер носит и присущий Декарту отрыв разума от чувств, его представление о врожденных идеях, к числу которых он относил идею о боге, духовной и телесной субстанциях. Декарт полагал, что всеобщность математических законов вытекает из природы ума. Отсюда преувеличение Декартом роли рационального начала в познании. Эти

идеи Декарта легли в основу рационализма.



Рене Декарт. 1596–1650.

Учение Декарта о природе и ее развитии сыграло выдающуюся роль в истории науки и материалистической философии XVII–XVIII вв. Его же идеалистическая метафизика подвергалась неоднократно решительной критике. Так, французский философ и естествоиспытатель XVII в. Пьер Гассенди, который доказывал бесконечность и вечность вселенной, считал ее состоящей из неуничтожаемой материи и пустоты и подчиненной закону причинности, критиковал идеализм декартовской метафизики. Он утверждал, что источником познания является чувственный опыт, и отвергал существование бессмертной души. Гассенди не соглашался с Декартом и в том, что между животным-«машиной» и мыслящим человеком существует непроходимая пропасть, и пытался механистическое понимание жизнедеятельности распространить и на человека.

Критически относился к некоторым сторонам воззрений Декарта и голландский философ-материалист и атеист Спиноза, который, в особенности в начале своей деятельности, находился под сильным влиянием Декарта и в известной мере может рассматриваться его учеником. Спиноза считал природу вечной и бесконечной, причиной самой себя, подчиняющейся во всем строгой необходимости. Все элементы природы находятся в причинной закономерной взаимозависимости. Спиноза резко критиковал теологию и телеологию. Он считал мышление и протяженность атрибутами единой субстанции – природы и поэтому решительно отбрасывал декартовский дуализм.

Лейбниц и идея «лестницы существ».

Одной из центральных фигур в философии и естествознании XVII – начала XVIII в. был Готфрид Вильгельм Лейбниц. Начав с сочувствия механистическому материализму, он вскоре создал собственную философскую систему объективного идеализма, ядром которой явилось его учение о монадах.

Под монадами Лейбниц понимал абсолютно простые, неделимые духовные субстанции, составляющие «элементы вещей». В отличие от трактовки субстанции Спинозой и Декартом Лейбниц наделил монады способностью к деятельности и движению. Поскольку монады, по Лейбницу, абсолютно самостоятельны и вместе с тем образуют весь окружающий нас мир, в котором мы наблюдаем единство и развитие, то Лейбниц ввел в свою систему телеологический принцип изначальной целесообразности, «предустановленной гармонии», предусмотренной богом при создании мира.

На естественные науки особое влияние оказало учение Лейбница о континууме – признании абсолютной непрерывности явлений; ему принадлежит ставший впоследствии весьма популярным афоризм: «Природа не делает скачков». Этот принцип он стремился распространить на всю природу; исходя из него, он пытался, в частности, объяснить *историю Земли*.

Распространение принципа непрерывности на биологические явления привело Лейбница к разработке учения о «лестнице существ», получившей широкое признание в XVIII в. Согласно этому учению, все живые существа составляют единый, непрерывный ряд; все дело лишь в том, чтобы отыскать промежуточные формы. Даже между растениями и животными, считал Лейбниц, должны существовать промежуточные формы. Однако все ступени лестницы существ Лейбниц мыслил существующими одновременно, изначальными, созданными богом и вечными. Хотя таким образом в идее «лестницы существ» не было ничего эволюционного, она послужила впоследствии одним из источников зарождения эволюционной идеи. Этому способствовали проявления диалектики в философской системе Лейбница, который писал, например, что «все во вселенной находится в такой связи, что настоящее скрывает всегда в своих недрах будущее, и всякое данное состояние может быть объяснено естественным образом лишь из непосредственно предшествовавшего ему состояния»²¹.

Из общих философских воззрений Лейбница и его учения о предустановленной гармонии вытекали его преформистские представления и отрицание им самозарождения. Вся живая природа, по Лейбницу, берет начало от «семенных животных», возникших «вместе с началом мира». Ничто не возникает заново, но лишь претерпевает изменение через увеличение или уменьшение. Развитие есть развертывание заранее данного.

При всей ограниченности взглядов Лейбница его идеи о всеобщей связи в природе, упорядоченности *составляющих ее тел и ненарушимости* закона непрерывности, о связи между прошлым, настоящим и будущим – были, большим шагом вперед и оказали существенное влияние на натуралистов.

II. Ньютон.

Большое влияние на развитие науки и философской мысли XVII–XVIII вв. оказали труды Исаака Ньютона. Ньютон сформулировал основные законы классической механики, открыл закон всемирного тяготения, разработал теорию движения небесных тел, обосновал важнейшие принципы оптики, внес крупнейший вклад в математику, (дифференциальное и интегральное исчисление) и т. д.

Стремление Ньютона вывести все явления природы из начал механики нашло воплощение в созданной им механической системе мира. После Ньютона представление о господстве в природе определенных закономерностей, механическая картина мироздания

21 G.W. Leibniz. Hauptschriften zur Grundlegung der Philosophie, Bd. 2. Leipzig, 1924, S. 75.

входят в плоть и кровь науки. Такое же влияние на естествоиспытателей оказали представления Ньютона о материи, массе, движении, времени и пространстве.

Труды Ньютона, как и труды Декарта, были направлены на создание научной картины мира, в основу которой были положены «начала механики». Но между воззрениями Ньютона и Декарта были крупные различия, что вызвало длительный и горячий спор сторонников «ньютонианского динамизма» и «картезианской физики». Спор этот шел по ряду вопросов. В отличие от Декарта Ньютон и его последователи признавали наличие пустоты, действие тел друг на друга на расстоянии, сформулировали понятие «сила», развили так называемую корпускулярную теорию света (в противовес декартовской волновой теории света) и т. д. Сторонники Ньютона отвергали декартовскую теорию вихреобразного движения и некоторые другие его построения, не отвечавшие новым открытиям в физике.

Механистический материализм в воззрениях Ньютона переплетался с идеалистической метафизикой. Ньютон отрывал материю от движения, считал материю инертной, лишенной собственной активности. В отличие от Декарта он считал движение отнюдь не вечным, а привнесенным в материю действующей извне силой. По Ньютону, оно может возникнуть и исчезнуть. С точки зрения Ньютона, пространство и время – это не формы существования материи, а какие-то особые, внешние по отношению к материи, категории. Не удивительно, что эти механистические и метафизические концепции открывали лазейку идеализму. Ньютон признавал «первый толчок» якобы давший начало миру, и даже повторные вмешательства божества в дела природы.

Если Декарт стремился показать мир в его возникновении и изменении, если в рамках его механицизма имеются хотя бы элементы исторического подхода, то мир Ньютона косный, застывший, лишенный истории. Общие воззрения Ньютона еще глубоко увязают в теологии.

Французский материализм XVIII века.

Наиболее крупным, ярким и боевым материалистическим течением XVIII в., оказавшим огромное влияние на развитие естествознания, был французский материализм XVIII в. «Механистический французский материализм примкнул к физике Декарта в противоположность его метафизике»²². Французские материалисты XVIII в. были идеологами окрепшей и революционной тогда буржуазии, готовившейся штурмовать феодализм. «Великие люди, которые во Франции просвещали головы для приближавшейся революции, – писал Ф. Энгельс, – сами выступали крайне революционно. Никаких внешних авторитетов, какого бы то ни было рода они не признавали. Религия, понимание природы, общество, государственный строй – все было подвергнуто самой беспощадной критике; все должно было предстать перед судом разума и либо оправдать свое существование, либо отказаться от него»²³. В другом месте К. Маркс и Ф. Энгельс пишут следующее: «... французское Просвещение XVIII века и в особенности *французский материализм* были борьбой не только против существующих политических учреждений, а вместе с тем против существующей религии и теологии, но и *открытой, ясно выраженной* борьбой против *метафизики XVII века* и против всякой *метафизики*, особенно против метафизики Декарта, Мальбранша, Спинозы и Лейбница»²⁴.

Одним из источников воззрений французских материалистов XVIII в. были труды английских философов Т. Гоббса, Д. Локка и Д. Толанда. Гоббс выступал с решительной критикой идеалистических представлений о «духах», «нематериальной субстанции» и т. п. и

22 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 2, стр. 140.

23 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 16.

24 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 2, стр. 139.

утверждал, что материя (основным свойством которой он считал протяженность) – это единственная реальность, существующая вне человека. Материальные тела отражаются в нашем сознании, формируя представления. Но Гоббс понимал движение только как механическое перемещение материи и не считал его неотъемлемым свойством материи. Маркс и Энгельс характеризовали Гоббса как «систематика» бэконовского материализма.

Философские взгляды Бэкона и Гоббса в известной мере продолжал развивать Локк. В истории материалистической философии большое значение имела локковская критика идеалистического представления о «врожденных идеях», развитие им материалистического положения о чувственном, опытным характере наших идей, человеческих знаний. Хотя у Локка и были отступления к идеализму (идея о «самодетельности души» и т. п.), его материалистические воззрения оказали большое влияние на последующее развитие передовой философской мысли и, в частности, на формирование взглядов французских философов-материалистов XVIII в.

Произведения Ламеттри, Дидро, Гольбаха, Гельвеция и других французских материалистов XVIII в. знаменуют более высокую ступень развития материализма, опиравшегося на возросшие успехи естественных наук и решительно боровшегося с религией и идеалистической метафизикой.

Французские материалисты стремились доказать, что вся вселенная, начиная от простейших тел и кончая человеком с характерными для него сложнейшими душевными свойствами, образуется по естественным законам природы, по законам движения материи. Они утверждали, что движение является неотъемлемым свойством материи, и, таким образом, преодолели в этом пункте ошибочные воззрения Декарта и Ньютона, оставивших место для представления о «первом толчке».

Ламеттри писал, что «материя содержит в себе оживляющую и движущую силу, которая является непосредственной причиной всех законов движения». Отрыв же материи от движения он характеризует как «гипотезу, которую пытаются приспособить к данным веры»²⁵. Ясно высказывается по этому вопросу и Дидро: «Тело, по мнению некоторых философов, не одарено само по себе ни действием, ни силой. Это ужасное заблуждение, стоящее в прямом противоречии со всякой физикой, со всякой химией. Само по себе, по природе присущих ему свойств, тело полно действия и силы, будете ли вы рассматривать его в молекулах или в массе. Чтобы представить себе движение, прибавляют они, вне существующей материи, следует вообразить силу, действующую на нее. Это не так»²⁶. Не менее ярко высказывается по этому поводу и Гольбах, утверждающий, что «движение есть способ существования, вытекающий необходимым образом из сущности материи». Гольбах решительно отвергает идею первого толчка: «Если бы к наблюдению природы подходили без предрассудков, то давно убедились бы, что материя действует по своим собственным силам и не нуждается ни в каком внешнем толчке, чтобы быть приведенной в движение»²⁷.

Вселенную французские материалисты рассматривали в ее вечном движении, в непрерывном и всеобщем изменении. Идеи превращения – трансформации одних природных тел в другие, мысль о вечном круговороте красной нитью проходят через произведения этих философов. «Разве вокруг нас не изменяется все?.. Разве не очевидно, что вселенная не была в своем бесконечном прошлом в точности такой, какова она теперь, и что невозможно, чтобы в своем вечном будущем она была хоть на мгновение в точности той же самой, какова она теперь? Как же можем мы угадать, что принесет с собой бесконечная смена разрушений и созиданий, сочетаний и разложений, метаморфоз, изменений, перемещений?» – писал

25 Ж.О. Ламеттри. Избранные сочинения. М., 1925, стр. 53.

26 Д. Дидро. Собр. соч., т. 1. М.-Л., 1935, стр. 358.

27 П. Гольбах. Система природы. М., Соцэкгиз, 1940, стр. 18, 24.

Гольбах²⁸. Конечно, необходимо, отличать эту идею механистического материализма от представления об историческом развитии природы. Но в борьбе с идеалистическими, богословскими представлениями о косности, неизменности созданной богом природы, мысль о закономерном естественном происхождении всех природных тел имела огромное значение. Впрочем, в трудах французских философов-материалистов XVIII в., особенно Дидро, мы встречаем серьезные элементы исторического подхода к природе (подробнее об этом см. в главе 9).

Основной вопрос философии – об отношении духа к материи, мышления к бытию – французские философы-материалисты безоговорочно разрешали с позиций материализма. Материи присуще свойство чувствительности, ощущения и, наконец, сознания. Ламеттри отвергал взгляды Спинозы на всеобщую одушевленность материи (гилозоизм), а Дидро проводил различие между низшими формами чувствительности, присущими, по его мнению, телам неживой природы, и их более высокой формой – мышлением. Источник мышления, познания – это ощущения, чувства, отражающие внешний мир. Это было развитием идей материалистического сенсуализма, прежде всего учения Локка.

Исходя из охарактеризованных выше позиций, философы-материалисты рассматривали и органический мир, в том числе и жизнедеятельность человека. Их взгляды по этим вопросам будут освещены в соответствующих главах.

«Материализм прошлого века, – писал Ф. Энгельс, – был преимущественно механическим, потому что из всех естественных наук к тому времени достигла известной законченности только механика, и именно только механика твердых тел (земных и небесных), короче – механика тяжести. Химия существовала еще в наивной форме, основанной на теории флогистона. Биология была еще в пленках: растительный и животный организм был исследован лишь в самых грубых чертах, его объясняли чисто механическими причинами. В глазах материалистов XVIII века человек был машиной так же, как животное в глазах Декарта. Это применение исключительно масштаба механики к процессам химического и органического характера, – в области которых механические законы хотя и продолжают действовать, но отступают на задний план перед другими, более высокими законами, – составляет первую своеобразную, но неизбежную тогда ограниченность классического французского материализма.

Вторая своеобразная ограниченность этого материализма заключалась в неспособности его понять мир как процесс, как такую материю, которая находится в непрерывном историческом развитии. Это соответствовало тогдашнему состоянию естествознания и связанному с ним метафизическому, то есть антидиалектическому, методу философского мышления. Природа находится в вечном движении; это знали и тогда. Но по тогдашнему представлению, это движение столь же вечно вращалось в одном и том же круге, и таким образом оставалось, собственно, на том же месте: оно всегда приводило к одним и тем же последствиям. Такое представление было тогда неизбежно»²⁹.

Несмотря на ограниченность материалистической философии XVIII в., она сыграла огромную роль в раскрепощении человеческого духа от оков религии, прокладывала пути новым принципам научного познания, оказала большое влияние на формирование мировоззрения многих натуралистов.

Схоластика и идеализм, против которых вели борьбу французские материалисты, не сразу сошли со сцены: они еще долго господствовали в умах многих философов и натуралистов.

28 П. Гольбах. Система природы. М., Соцэкгиз, 1940, стр. 55.

29 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 21, стр. 286–287.

Глава 5

Развитие ботанических исследований

Главным результатом развития ботаники на протяжении XV–XVIII вв. было описание и классификация большого числа растительных видов. Поэтому этот период часто называют периодом «первоначальной инвентаризации» растений. В это время были разработаны основные понятия ботанической морфологии, заложены начала научной терминологии, выработаны принципы и методы классификации растений и, наконец, были созданы первые системы растительного царства.

Попытки классификации растений в XVI веке.

К концу XV – началу XVI в. ботаника располагала весьма ограниченными сведениями, доставшимися ей от античного мира и средневековья. Основными источниками ботанических сведений были труды Теофраста, Плиния, Диоскорида, Колумеллы, Альберта Великого, «травники», содержавшие описание и изображение немногих, главным образом полезных растений. Почти все нужно было начинать сначала: исследовать местную флору, разобраться в растительном покрове, описать его состав, а затем, выделив главные формы растений, попытаться систематизировать их и классифицировать по определенным, легко распознаваемым признакам. К этой работе приступили «отцы ботаники» – И. Бок, О. Брунфелс, Л. Фукс, П. Маттиоли, М. Лобеллий, К. Ключиус, К. и И. Баугины и др. В их сочинениях мы находим описания и рисунки значительного числа растительных видов. В XVI в. широкое распространение получило составление гербариев.

Германский флорист XVI в. И. Бок описал 567 видов растений, объединив близкие растения в группы, которые известны сейчас как семейства губоцветных, сложноцветных, крестоцветных, лилейных и др. У Бока нет каких-либо сознательно выработанных принципов классификации. Он группировал растительные формы по общему сходству. Это уже было шагом вперед, если учесть, что некоторые современники Бока описывали растения просто в алфавитном порядке. Его современник Л. Фукс делал попытку ввести некоторые морфологические термины, чтобы облегчить описание и сравнение растений. Он же дал описания большого количества растительных форм, однако они носили подчас весьма поверхностный характер, так как он обращал внимание главным образом на внешнюю форму и размеры растений. Иногда Фукс снабжал их так называемыми сигнатурами, т. е. характеристиками, указывавшими на значение того или иного растения. Но они были весьма наивными. Так, если растение было красного цвета, то говорилось, что оно помогает при заболеваниях крови; если форма листа напоминала очертания сердца, считалось, что растение может служить средством для лечения сердечных заболеваний, растения с желтыми цветами – для лечения печени и т. п. Под одним названием часто объединялись растения, принадлежащие к различным видам.

Во второй половине XVI в. нидерландский ботаник К. Ключиус, широко изучивший европейскую флору и растения, привезенные из «заморских» стран, предложил классифицировать все растения на следующие группы: 1) деревья, кусты и полукустарники; 2) луковичные растения; 3) хорошо пахнущие растения; 4) непахнущие растения; 5) растения ядовитые; 6) папоротники, злаки, зонтичные и др.

Несколько дальше пошел фламандский ботаник М. Лобеллий, главные работы которого относятся к XVI в. Он пытался классифицировать растения главным образом по форме листьев. Так, например, Лобеллий выделил группу злаков и, исходя из строения листьев, сблизил ее с группами лилейных и орхидей. В то же время у него можно найти наивное объединение в «род пшеницы» всех растений, произрастающих на полях, включая сорняки.

Значительный успех в развитии ботаники в конце XVI – начале XVII в. связан с именем швейцарского ученого Каспара Баугина. Баугин изучил и описал около 6000 видов растений,

так что даже в количественном отношении его работы знаменовали крупный шаг вперед. Большим достижением Баугина были весьма точные описания многих форм, выполненные в виде кратких диагнозов. Баугин выявил много синонимов. Не имея еще ясных представлений о систематических категориях, он часто пользовался приемом, который теперь называется бинарной номенклатурой. Зачатки бинарной номенклатуры встречаются также у Брунфелса, Фукса, Лобеллия. Баугин давал иногда четырехчленные названия, что свидетельствовало о его умении весьма точно диагностировать растения вплоть до разновидностей (в современном понимании). Так, он различал *Anemona alpina alba major* и *Anemona alpina alba minor*. Подобные обозначения, использованные Баугином, правда, не всегда последовательно и не для всех видов, имели несомненно положительное значение, так как облегчали изучение и «инвентаризацию» растительного мира. Напомним, что в этот период (вплоть до работ Линнея) виды обычно обозначались десятью и более словами. После Баугина бинарную номенклатуру предлагал также немецкий натуралист А. Ривинус.

Баугин, подобно некоторым своим предшественникам, пытался объединять виды по признаку общего сходства в определенные группы. Он подразделил растения на 12 «книг». Каждая «книга» разделялась на секции, секции на роды, а роды на виды. Многие секции, более или менее соответствующие семействам современной систематики, были намечены вполне правильно. У Баугина встречаются первые наброски естественной системы, однако они были еще очень несовершенными.

Если в этот период виды получили во многих случаях достаточно ясные характеристики и ботаники научились видеть их отличительные особенности, то систематические единицы выше рода они различали плохо. Показательно, например, что хвощи, злаки и эфедра (хвойник) оказались у Баугина в одной группе, равно как ряска и мхи.

Накопление материала настоятельно требовало углубления приемов систематизации. Определенную роль в этом отношении сыграли работы итальянского ученого XVI в. Андреа Чезальпино, попытавшегося установить некоторые исходные принципы классификации.

Следуя за Аристотелем, он рассматривал растение как несовершенное животное. Основными функциями растения он считал питание и размножение. Питание связано, по его мнению, с корнем, размножение – со стеблем. Считая, что семена олицетворяют собой «жизненный принцип» растения – его «душу», он предлагал наибольшее внимание при классификации обращать на семена, плоды и защищающие их «оболочки» – цветки. Несмотря на ошибочность исходных положений, Чезальпино поднялся выше чисто эмпирических и часто наивных приемов классификации. Однако предложенная им классификация (он делил растения на 15 групп) была совершенно искусственной. Чезальпино смешивал даже однодольные и двудольные, различие между которыми подметил Баугин.

Систематика и морфология растений в XVII веке.

Важное значение для развития ботаники и ботанической систематики имели также работы немецкого натуралиста и философа первой половины XVII в. Иохима Юнга. Труды Юнга заложили основание ботанической морфологии и органографии, создав тем самым возможность для более углубленной систематизации материала. Юнг кратко и точно диагностировал различные органы растений. Он настаивал на введении в науку следующего принципа: все растительные органы, сходные по своей «внутренней сущности», должны носить одно и то же название, хотя бы даже они и были различны по форме. Иначе говоря, Юнг близко подошел к понятию гомологии органов растений, дав тем самым четкий критерий, для сравнения различных растительных органов между собой. Он подчеркивал необходимость учета всего комплекса основных признаков растений и отвергал характерный для Чезальпино телеологический аристотелевский подход к растительному организму. Заслугой Юнга является и то, что он уточнил существующую и ввел новую ботаническую

терминологию.

Следует упомянуть «Новую систематику зонтичных растений» (1672) английского ботаника Р. Морисона и особенно трехтомное сочинение «История растений» (1686) английского натуралиста Джона Рей. Рей описал множество растений, при этом он опирался на морфологические идеи и терминологию Юнга. Рей подразделял растительный мир на 31 группу. Некоторые из этих групп были близки к естественным (злаки, крестоцветные, губоцветные, мотыльковые и др.). Рей заметил, что по особенностям строения зародыша все растения делятся на две большие группы, именуемые ныне однодольными и двудольными.



Джон Рей. 1627–1705.

Рей предпринял попытку дать четырехчленную классификацию. Он различал понятия рода и вида, причем первое из них он разделял на три: *genus* (род в узком смысле), *genus subalternum* (иногда *ordo*, что соответствует примерно порядку или семейству), *genus summum* (класс). Рей расположил свои «классы» в виде восходящего ряда в порядке усложнения. Хотя предложенное им расположение было еще весьма несовершенным, в нем можно усмотреть зачатки того плодотворного подхода, который получил затем развитие в трудах А. Жюссье и особенно Ламарка.

Из других работ, относящихся ко второй половине XVII – началу XVIII в., следует отметить труды французского ботаника Ж. Турнефора.

Турнефор изучил и описал около 500 родов растений. В основу их классификации он положил строение венчика. Турнефор различал растения безлепестковые и лепестковые, а последние делил на однолепестковые и многолепестковые. К однолепестковым он относил, например, колокольчики и губоцветные, к многолепестковым – розоцветные и др. Деревья, кустарники и травы Турнефор разделил на несколько классов. Всего в его системе было 22 класса.

Турнефор ввел в ботанику новое четырех членное разделение систематических категорий: класс, секция (категория, близкая к теперешнему отряду), род и вид. Турнефор давал детальные диагнозы родам. У него встречаются интересные фитогеографические сведения. Теоретические воззрения Турнефора не отличались особой оригинальностью, тем не менее, они оказали влияние на работы многих ботаников последующего периода.

Развитие микроскопической анатомии растений в XVII веке.

Изучение тонкой анатомической структуры растений стало возможным только после изобретения микроскопа.

В XII–XIII вв. в ремесленных мастерских были изобретены очки, во второй половине XVI в. появляются камера-обскура и первая сложная оптическая трубка, в самом начале XVII в. – микроскопы. Изобретение микроскопа приписывают обычно голландцам – отцу и сыну Янсенам. Для подобного утверждения нет, однако, достаточных оснований. Как показал С.Л. Соболев – крупный знаток истории микроскопа, этот прибор был впервые сконструирован Галилеем в самом начале XVII в. Вошедшие же в обиход сложные дулинзовые микроскопы с выпуклыми одиночными объективами и окулярами появились в Англии или Голландии в 1617–1619 гг. Их изобретателем, возможно, был физик Дреббель. На протяжении XVII–XVIII вв. усовершенствуется оптическая система и конструкция штативов. Объекты начинают рассматриваться не в падающем, а в проходящем свете, в конце XVIII в. устраняются путем сочетания сортов стекла с разными коэффициентами преломления сферическая и хроматическая аберрации. Прогресс микроскопической техники явился предпосылкой для успехов важных разделов биологической науки, в том числе и анатомии растений.

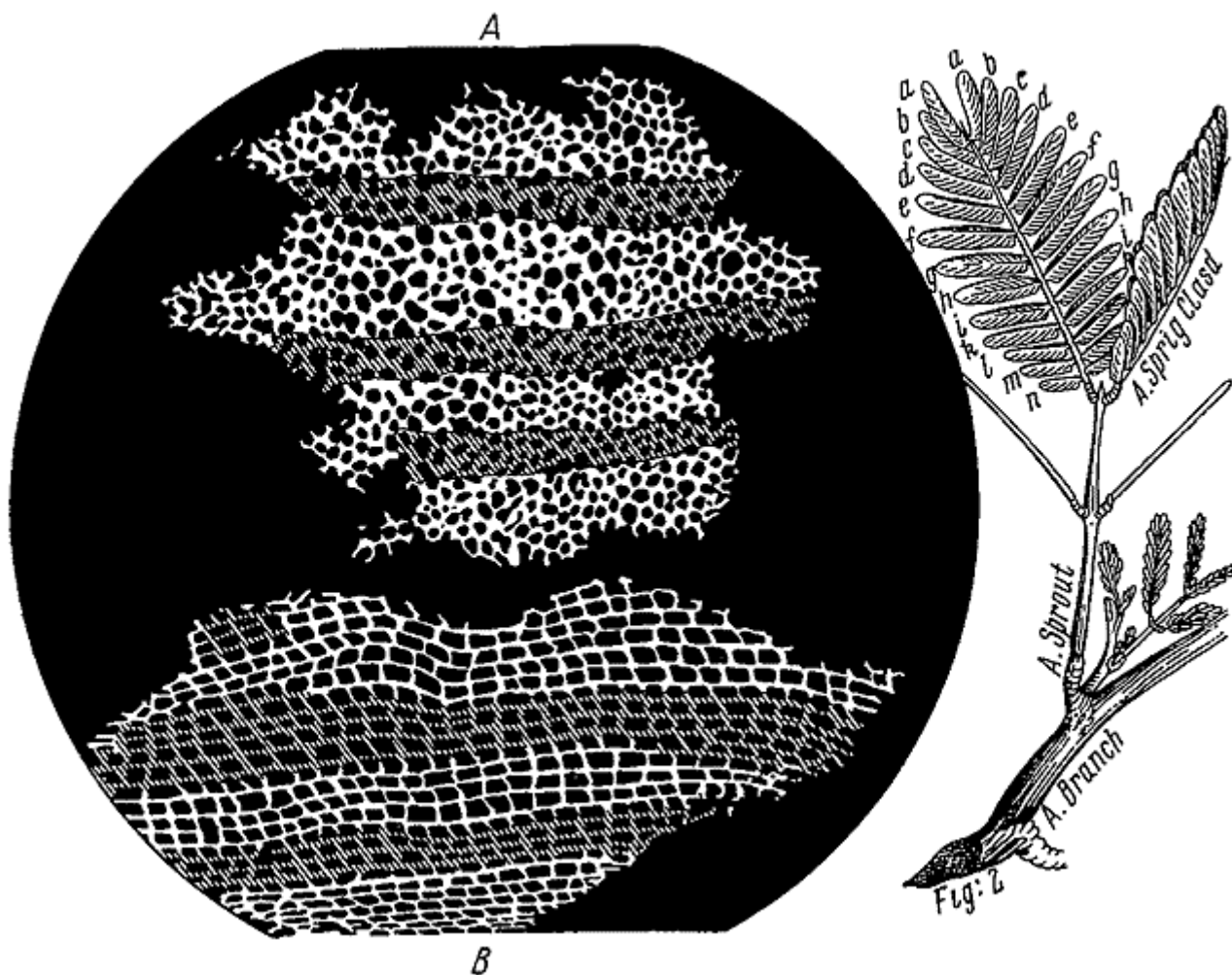


Таблица из «Микрографии» Роберта Гука (1665) с изображением срезов пробки.

Одно из первых описаний тонкой структуры растений было дано в книге английского ученого Роберта Гука «Микрография или некоторые физиологические описания мельчайших телец при помощи увеличительных стекол» (1665). Гук описал некоторые растительные ткани и заметил их клеточное строение. Истинную природу этих образований он понять не мог и трактовал клетки как поры, пустоты, «пузырьки» между растительными волокнами.

Итальянский ученый М. Мальпиги во второй половине XVII в. тщательно описал микроструктуру листьев, стеблей и корней. Особенно детально он изучил строение стебля (коры, древесины и сердцевины). Он обнаружил сосудисто-волокнистые пучки и их отдельные элементы, указал на их непрерывность в теле растения. Подробно исследовал он и органы размножения растений. Но функции цветка и его частей оставались ему непонятными. Он уподоблял семяпочки – яйцу, завязь – матке и т. п.

Почти одновременно с Мальпиги исследовал строение растений и английский натуралист Неэмия Грю, автор «Анатомии растений» (1682). Он сделал много тонких и тщательных наблюдений, установил понятие «ткань», описал строение разных тканей растения. Отметив, что любая ткань состоит из переплетений сходных элементов – волокон, он трактовал ткани по аналогии с кружевами и тканями, вырабатываемыми человеком, а клеточки – как пузырьки между волокнами.

Система К. Линнея.

Вершиной искусственной классификации явилась система, разработанная шведским натуралистом Карлом Линнеем, автором выдающихся трудов: «Основания ботаники», «Философия ботаники», «Роды растений», «Виды растений», «Система природы» и других, пользовавшихся широкой известностью и оказавших глубокое влияние на науку XVIII в.



Карл Линней. 1707–1778.

С именем Линнея связано описание большого количества растительных и животных форм, их точная диагностика и удобная систематизация. Так, во втором издании сочинения «Виды растений» (1761) было описано 1260 родов и 7540 видов, причем отдельно выделены разновидности. Линней делил растения на 24 класса. В отличие от Турнефора, классифицировавшего растения на основе строения венчика и не обращавшего внимания на тычинки, Линней, признававший существование пола у растений, положил в основу своей классификации, получившей название сексуальной (половой), характерные особенности тычинок и пестиков. Первые 13 классов Линней различал по числу тычинок, 14 и 15-й – по различной длине тычинок, 16, 17 и 18-й – по характеру срастания тычинок, 19-й – по признаку срастания пыльников, 20-й класс по способу срастания нитей тычинок со столбиком пестика, к 21-му классу относятся однодомные, к 22-му – двудомные растения, к 23-му – растения, одна часть цветков которых раздельнополая, другая обоеполая, и наконец, к 24-му – тайнобрачные. Внутри классов Линней выделял отряды по характеру строения женских органов растения – пестиков.

Система Линнея была искусственной. Растения относились к той или иной группе на основании единичных признаков. Это приводило к множеству ошибок, несмотря на всю проницательность Линнея.

Основной заслугой Линнея является окончательное утверждение бинарной номенклатуры, усовершенствование и «стандартизация» ботанической терминологии. Вместо прежних громоздких определений Линней ввел краткие и четкие диагнозы, содержавшие в определенном порядке перечень характеристик растений. Он различал следующие соподчиненные друг другу систематические категории: классы, отряды, роды, виды, разновидности.

Линней сознавал искусственность своей системы, условность классификации по произвольно выбранным признакам. Стремясь к естественной системе, Линней параллельно и независимо от своих 24-х искусственных классов ввел другую классификацию. Все растения были распределены в ней по 65–67 порядкам (лучше сказать семействам), которые ему казались естественными. Однако дать точный критерий этих порядков Линней не мог.

Попытки создания «естественных» систем в XVIII веке.

Понятие «естественная группировка» прошло в своем развитии несколько этапов. Некоторые ботаники, руководствуясь общим сходством растений, пытались объединить их в естественные группы. Эти попытки не прекращались на протяжении всего XVIII в. Однако господствующими оставались приемы искусственной классификации. Но даже авторы искусственных систем были склонны к убеждению, что самой природе, не зависимо от принципов, которых придерживаются классификаторы, присущи «естественный порядок», «естественное сродство» растений. Многие систематики понимали, что искусственная систематика – это сугубо «технический» прием, и искали более совершенные методы классификации, которые позволили бы отразить «естественный порядок» в природе, естественную близость отдельных форм.

Говоря о попытках построения естественных систем растительного мира, которые предпринимались в рассматриваемый период, следует иметь в виду, что все они были только приближением к естественной системе.

Уровень науки той эпохи, недостаток критериев для систематики (и прежде всего, сравнительно-морфологических критериев) не позволял этим системам преодолеть «искусственность». Более того, в понятия «естественный» и «сродство» не вкладывалось эволюционное содержание, представление о родстве растительных форм. Тем не менее, стремление Баугина, Рея, Маньоля и других создать естественные группировки растений имело большое научное значение. Их работы создавали известные предпосылки для эволюционного учения.

Попытки построения естественной системы находят еще более яркое выражение у некоторых ботаников XVIII в. Так, французский ботаник М. Адансон в своем стремлении построить естественную систему растений добивался использования не какого-нибудь одного признака, а их комплекса. Правда, Адансон не учитывал в достаточной мере значимости отдельных признаков, их качественную неравноценность для классификации.

Другой французский ботаник – Бернар Жюссье в 1759 г. сгруппировал на грядках королевского сада в Трианоне в Версале около 800 родов растений, объединив их в 65 «естественных порядков» (более или менее соответствовавших тем естественным порядкам, которые были намечены Линнеем). Каталог растений Трианона был опубликован в 1789 г. в книге «Роды растений», автором которой был племянник Бернара Жюссье – Антуан Лоран Жюссье. Система А.Л. Жюссье содержала 15 классов, 100 порядков (приблизительно соответствуют теперешним семействам), около 20 000 видов. Классы были объединены в три большие группы: бессемядольных, однодольных и двудольных. Внутри однодольных и двудольных классы выделялись сообразно наличию верхней, нижней или полунижней завязи. Классы и семейства были расположены в порядке восходящего ряда.

Жюссье уделил большое внимание вопросу о критериях, которыми надлежит, пользоваться при распределении растений в естественные группы. Он считал необходимым,

тщательно «взвешивать» признаки, выявляя наиболее характерные, важные и постоянные, устанавливая их субординацию и отмечая корреляцию между ними.

Многие группы в системе Жюссье носят достаточно естественный характер и с теми или иными видоизменениями вошли в современные им системы. В то же время в его системе сильны еще пережитки искусственной классификации. К ним относится, в частности, выделение «классов» почти по единственному признаку – положению завязи. Особенно искусственным является 15-й «класс», куда собраны раздельнополые покрытосеменные «*Diclines irregulares*». Ближайшие преемники Жюссье в деле построения естественной системы (Декандоль, Окен) упразднили этот «класс», а его представителей объединили с безлепестковыми растениями.

Решительным шагом к коренной реформе принципов систематики явились ботанические работы Ламарка. В своем труде «Флора Франции» (1778) он критически пересмотрел системы растительного мира Линнея, Б. Жюссье и Турнефора, четко провел бинарную номенклатуру, выявил многие синонимы, впервые предложил определительные таблицы, основанные на дихотомическом принципе. В «Классах растений» (1786) Ламарк подразделил растительный мир на 6 классов и 94 семейства и в известной мере приблизился к естественной классификации. Здесь он высказал мысль о градации различных уровней организации.

В «Естественной истории растений» (1803) Ламарк, ставший в это время на позиции эволюционизма, разделил растительный мир на 7 классов, заключающих 114 семейств и 1597 родов. Он расположил все формы в порядке восхождения от простого к сложному. В основании растительного мира он поместил грибы, водоросли и мхи, на его вершине многолепестковые цветковые растения. Таким образом, в попытке создания естественной системы он пошел значительно дальше своих предшественников, истолковав связь между различными группами растений в эволюционном смысле.

К работам Ламарка примыкают труды в области ботанической систематики одного из творцов современной ботаники – Огюста Пирама Декандоля. Он участвовал в подготовке третьего издания «Флоры Франции» Ламарка (это издание вышло в 1805 г.) и сам был автором одной из оригинальных естественных систем растительного мира. Декандолю принадлежат также важные работы по морфологии растений. Они относятся к началу XIX в. и будут освещены в главе 16.

Для развития ботаники большое значение имело расширение флористических исследований в связи с многочисленными путешествиями во все части света. Благодаря этому стали известны тысячи новых видов растений, своеобразные флоры различных стран. Среди этих работ следует отметить труд И.Г. Гмелина «Флора Сибири» (1747–1769), в котором описано 1178 видов растений (из них около 500 новых видов), С.П. Крашенинникова «Описание земли Камчатки» (1755), содержащий сведения о ее растительности, труды П.С. Далласа «Путешествие по разным провинциям Российской империи» (1773–1788) и «Флора России» (1784–1788) и др. Намного расширил знание растительного покрова земного шара великий немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт. Его сочинения заложили основы географии растений.

Зарождение физиологии растений.

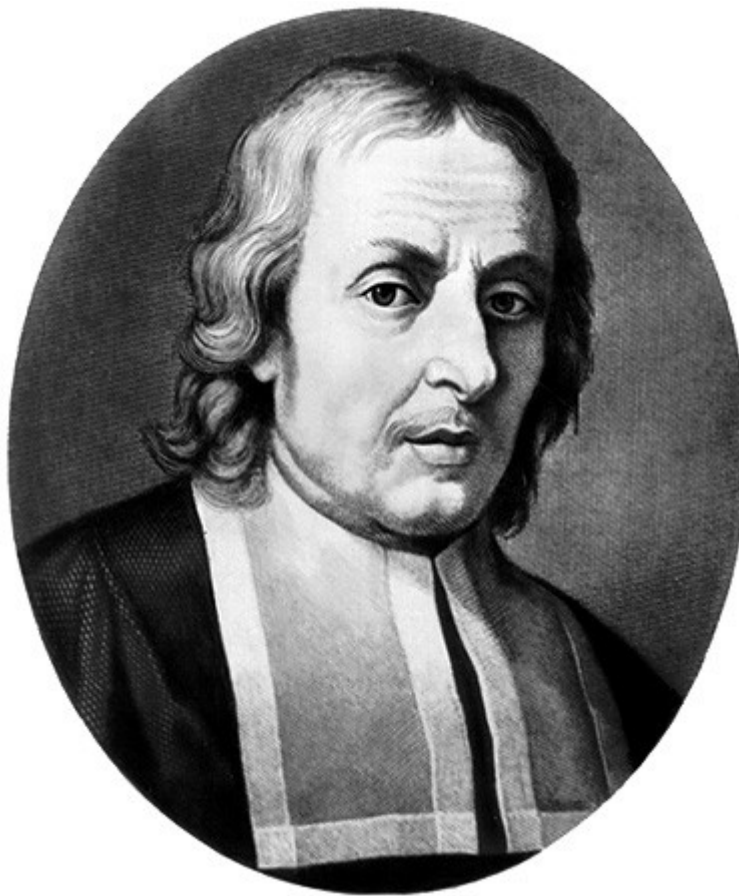
Развитие ботаники и, в частности, анатомии растений создало предпосылки для зарождения физиологии растений. Ее формирование стимулировалось потребностями сельского хозяйства, нуждавшегося в выяснении условий, позволяющих успешно выращивать хороший урожай. Не случайно уже первые фитофизиологические исследования касались преимущественно проблем питания растений. Важную роль в возникновении физиологии сыграло распространение в XVII в. экспериментального метода и, в частности, использование методов химии и физики для объяснения различных явлений в жизни

растений.

Первая попытка научного толкования Вопроса о почвенном питании растений принадлежит французскому ремесленнику Б. Палисси. В книге «Истинный рецепт, посредством которого все французы могут научиться увеличивать свои богатства» (1563) он объяснял плодородие почв наличием в них солевых веществ. Его высказывания, предвосхитившие основные положения так называемой минеральной теории плодородия почв, были затем забыты и только спустя почти три столетия их по достоинству оценили.

Опыт голландского естествоиспытателя ван Гельмонта, поставленный в 1600 г. в связи с изучением питания растений, принято считать первым физиологическим экспериментом. Выращивая ивовую ветвь в сосуде с определенным количеством почвы при регулярном поливе, он через пять лет не обнаружил какой-либо убыли в весе почвы, в то время как ветка выросла в деревцо. На основании этого опыта ван Гельмонт сделал вывод, что своим ростом растение обязано не почве, а воде. Аналогичное наблюдение в 1661 г. провел с тыквой английский физик Р. Бойль. Он также пришел к выводу, что источником роста растений является вода.

Несовершенство начальных попыток применения экспериментального метода к изучению процесса питания растений привело первых его исследователей к ложному выводу о том, что для нормального роста и развития растений достаточно одной чистой воды. Положительной стороной этой так называемой водной теории было лишь то, что питание растений рассматривалось ею не как пассивное всасывание корнями из земли уже готовой пищи (мнение средневековых ученых), а как процесс, происходящий за счет активной синтетической деятельности растений.



Марчелло Мальпиги. 1628–1694.

Идея активности растения как живого организма получила экспериментальное

подтверждение и развитие в работах М. Мальпиги. На основании наблюдений за развитием семян тыквы, ее семядолей и листьев Мальпиги высказал предположение, что именно в листьях растений, подвергающихся действию солнечного света, должна происходить переработка доставляемого корнями «сырого сока» в пригодный для усвоения растением «питательный сок». Это были первые высказывания и робкие попытки научного объяснения участия листьев и солнечного света в процессе питания растений. Мальпиги сочетал изучение строения различных органов растения с изучением функций. Так, описав в своей классической работе «Анатомия растений» (ч. I, – 1675, ч. II – 1679) ряд микроскопических структур стебля, в том числе неизвестные до того наполненные воздухом сосуды со спиральными утолщениями в стенках (он называл их трахеями), Мальпиги тут же привел наблюдения, касавшиеся функций этих образований, проводящих питательные вещества. Посредством кольцевания стеблей он установил, что вода с растворенными в ней питательными веществами, передвигается по волокнистым элементам древесины к листьям. Это движение он объяснял разницей давления окружающего воздуха и воздуха, находящегося в трахеях. Из листьев переработанный сок передвигается по коре в стебель и к другим частям растений, осуществляя их питание и рост. Таким образом, Мальпиги установил существование в растении восходящих и нисходящих токов и их непосредственную связь с процессом питания растений. Кроме сосудов, проводящих питательные соки, Мальпиги отмечал существование в древесине и коре различных каналов, содержащих млечный сок, смолистые вещества и воздух. По его мнению, воздух растению также необходим, как и животному.

Догадки Мальпиги об участии листьев в питании растений не обратили на себя внимания его современников, а его данные о движении растительных соков были использованы лишь для рассуждений об аналогии этого явления с кровообращением животных. Представления Мальпиги о питании растений разделял лишь Н. Грю, который полагал (1682), что растения поглощают пищу корнями, здесь она «ферментирует» и дальше направляется к листьям, где подвергается переработке.

Более определенные предположения о выработке самим растением питательных веществ в ходе химических превращений высказал в 1679 г. французский физик Э. Мариотт. Он ссылаясь на тот факт, что на одной и той же почве различные растения продуцируют разнообразнейшие вещества, которых нет в почве. Мариотту принадлежат также первые опыты по количественному учету выделенной растением воды в процессе транспирации.

Представления Мальпиги, подкрепленные доводами Мариотта, послужили обоснованию новой точки зрения на проблему питания растений, противоположной господствовавшей два тысячелетия.

В 1699 г. английский ученый Джемс Вудворд тщательно поставленными экспериментами по выращиванию растений в воде, взятой из различных мест, показал, что в свободной от минеральных примесей воде растения развиваются хуже. Эти опыты убедительно свидетельствовали о несостоятельности водной теории, но они, очевидно, остались неизвестными на континенте, и водная теория даже в начале XIX в. пользовалась широким признанием в научных кругах Европы.

Особое значение для формирования физиологии растений имели исследования английского ботаника и химика Стивена Гейлса. Последователь Ньютона, он попытался построить учение о движении соков в растении и проникнуть в сущность процессов их питания, исходя из строгих начал физики. Этим вопросам был посвящен его классический труд «Статика растений» (1727). Гейлс полагал, что всасывание воды *через корень* и передвижение ее по растению происходит в результате действия капиллярных сил пористого тела. Он обнаружил корневое давление, а в наблюдениях над испарением растений – засасывающее действие листьев в этом процессе. Таким образом, Гейлс установил нижний и верхний концевые двигатели, обуславливающие передвижение воды в растении снизу вверх.

Большое количество опытов было поставлено им для изучения процесса транспирации. Он определил время, проходящее с момента всасывания воды корнями до ее испарения через

листья, Гейлс вычислил скорость движения воды в растениях. Он определил также количество воды, испаряемой за день растением или отдельной веткой. Измерял интенсивность транспирации растений с листьями и без них, в различные часы дня и в разное время года, у листьев нежных и кожистых, у освещенных и затененных.

Гейлс определил примерную силу, с которой впитывают в себя воду разбухающие семена. Он объяснил биологическое значение разбухания, которым начинается процесс прорастания. Оно состоит в том, что возникающая благодаря ему механическая сила позволяет разорвать оболочку семян. Разбухание дает им также возможность преодолеть сопротивление частиц почвы, окружающей прорастающее семя.

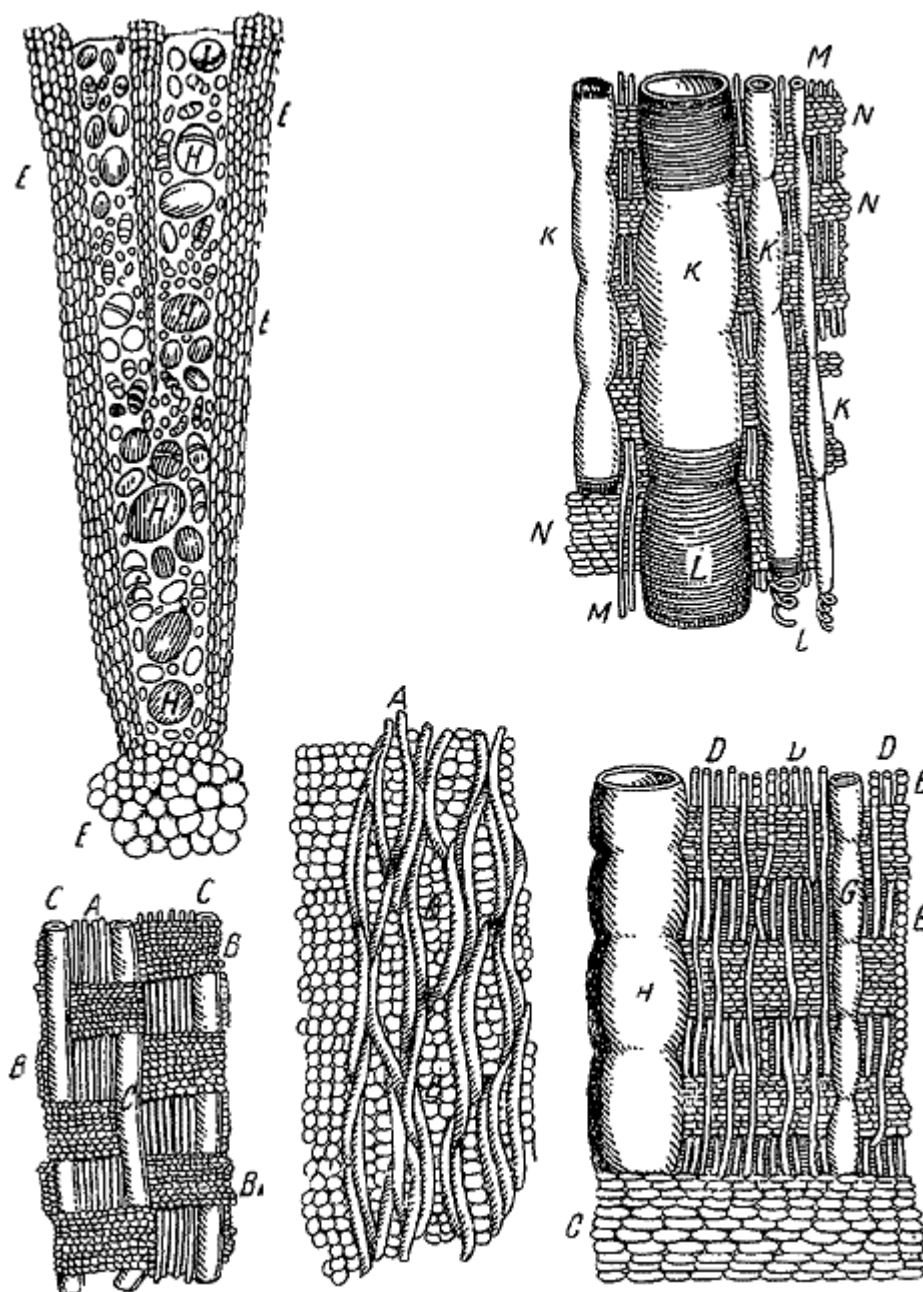
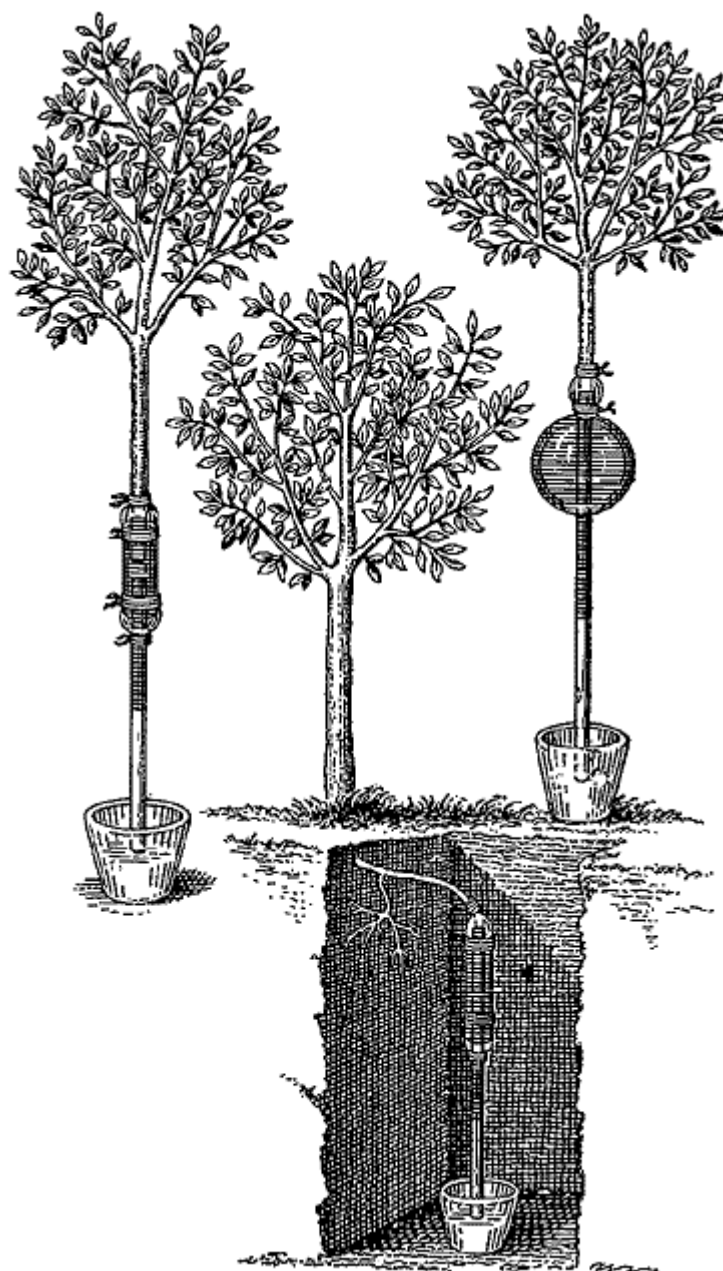


Таблица из «Анатомии растений» Марчелло Мальпиги. 1675.

Многое сделал Гейлс и для развития представлений о питании растений. Он первый высказал мысль о том, что большая часть растительных веществ происходит из воздуха, поскольку при их разложении выделяются газообразные вещества. Каким образом воздух

перерабатывается в твердые растительные вещества, Гейлс не знал, но он был недалек от правильного решения вопроса, полагая, что одной из действительных субстанций питания растений является свет, проникающий в листья и способствующий осуществлению этого процесса. Гейлс пытался даже исследовать происходящий при этом обмен газов. Но поскольку химики еще не умели различать газы, входящие в состав воздуха, научное разрешение вопроса о воздушном питании растений было невозможно. Вероятно, по той же причине ценное наблюдение Шарля Бонне (1754), установившего выделение пузырьков газа растениями, погруженными в воду, на свету и прекращение этого процесса в темноте, осталось непонятым.

С именем Гейлса связана и первая попытка научного истолкования процесса корневого питания растений. Он обратил внимание на загадочное явление почвенного питания растений – на так называемую избирательную способность корней при усвоении ими из почвы минеральных веществ.



Опыт Стивена Гейлса с корнем дерева. 1727.

Гейлс доказывал, что раскрыть сущность процессов жизнедеятельности организмов можно только с помощью методов физических наук – измерения, взвешивания и вычислений. Заимствовав эти методы из лабораторной практики физики, Гейлс применил их к изучению жизнедеятельности растений и получил блестящие для того времени результаты. Имя Гейлса стало известно далеко за пределами Англии, его по праву называют «отцом физиологии растений», родоначальником экспериментального метода в изучении жизни растений.

После Гейлса темпы развития физиологии растений резко снизились. До 70-х годов XVIII в. можно отметить лишь несколько небольших исследований отдельных проявлений жизнедеятельности растений, которые не влекли за собой сколько-нибудь существенных изменений в этой области знаний, а иногда и означали шаг назад. В ботанике середины XVIII в. под влиянием К. Линнея утвердилось господство чисто систематизационного направления. Ученые снова и снова возвращались к ошибочной водной теории, и только М.В. Ломоносов поднял голос против этой теории. В 1763 г. в работе «О слоях земных» он выступил против водной теории в целом и в ясной форме говорил о наличии воздушного питания растений, осуществляемого при помощи листьев, которые усваивают из воздуха «тонкую земляную пыль». Мысль о роли воздушной среды как источника питания растений Ломоносов высказал еще в 1753 г. в трактате «Слово о явлениях воздушных, от электрической силы происходящих». Однако она осталась незамеченной современниками и очень скоро была забыта.

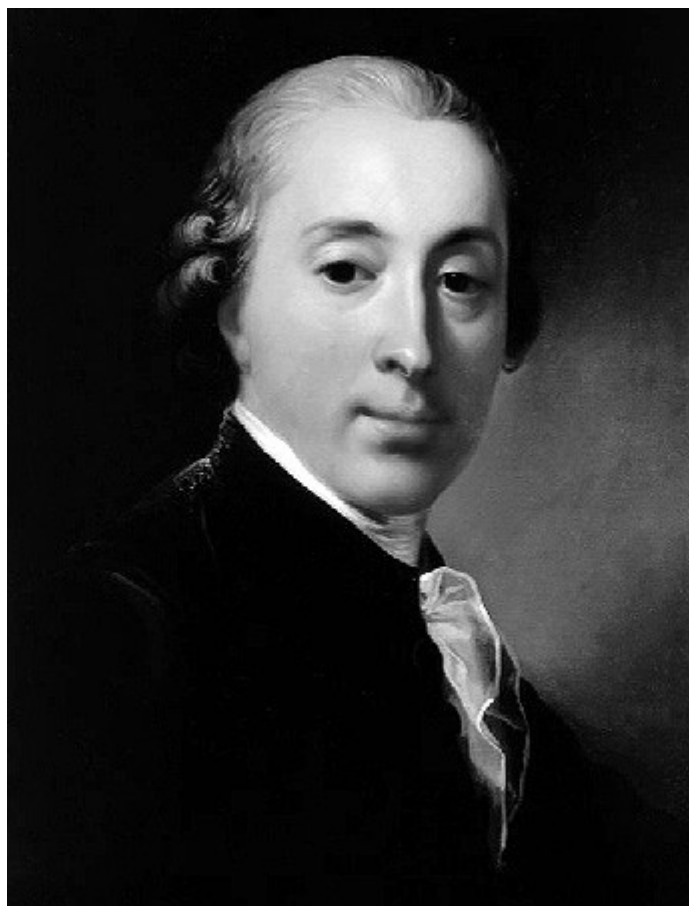
Почти в те же годы другой русский ученый, один из основоположников отечественной агрономии, А.Т. Болотов (1770, 1784), наметил основные принципы минеральной теории питания растений и подверг критике водную теорию. Ясно осознавая первостепенное значение почвенного питания растений, Болотов разработал приемы внесения удобрений в почву. При этом он, правда, был склонен золу и навоз считать равноценными по эффективности.

Правильное понимание роли минерального питания растений отличало также работы известного французского химика А. Лавуазье (1777). Он выступал против водной теории. Научно-экспериментальное доказательство правильности представлений о большой значимости минерального питания в жизни растений и выявление его закономерностей было осуществлено лишь спустя более четверти века женеvским естествоиспытателем Н.Т. Соссюром (1804).

Со второй половины XVIII в. начала развиваться гумусовая теория питания растений. Сторонники этой теории считали, что основное значение для роста растений имеет почвенный перегной (гумус), а минеральные вещества почвы только косвенно влияют на интенсивность усвоения гумуса.

Значительно успешнее в 70-х годах XVIII в. шло формирование представлений о воздушном питании растений. Во многом этот успех был обусловлен быстрым развитием в 50-70-е годы «пневматической» химии, как тогда называли химию газов. Совершенствование методов исследований позволило открыть углекислый газ (Блэк, 1754), водород (Кавендиш, 1766), кислород (Шееле, 1773; Пристли, 1774), дать правильное объяснение явлениям горения, окисления и дыхания, а также вскрыть несостоятельность представлений о флогистоне.

Первые экспериментаторы, исследовавшие значение воздуха и солнечного света в жизни растений, – англичанин Д. Пристли, голландский врач Я. Ингенхауз и женеvский ботаник Ж. Сенебье – в своей деятельности были тесно связаны с химией.



Жан Сенебье. 1742–1809.

Замечательные работы Пристли «Опыты и наблюдения над разного рода воздухом» (1772, 1780); Ингенхауза «Опыты с растениями» (1779) и Сенебье «Физико-химические мемуары о влиянии солнечного света на изменение тел трех царств природы и особенно царства растений» (1782) знаменовали собой не только экспериментальное подтверждение наличия у растений процесса воздушного питания, но и начало его всестороннего изучения. Опыты Пристли, начатые им в 1771 г., указывали на определенную зависимость между растением и воздушной средой при солнечном освещении. Однако сами по себе, без объяснения причин этого явления, они не могли привести к разработке нового учения. Они лишь дали толчок для продолжения работ в этом направлении.

Зависимость поглощения растением углекислого газа и выделения кислорода от солнечного освещения для Пристли стала ясной лишь в 1781 г. после того, как Ингенхауз в 1779 г. вскрыл основное условие фотосинтеза – наличие света и зеленой окраски растений. А в 1782 г. последовало открытие Сенебье – участие в этом процессе углекислоты воздуха, что выдвинуло на очередь дня вопрос о воздушном углеродном питании растений. Таким образом, исследования Пристли, Ингенхауза и Сенебье дополняли друг друга, так как касались разных сторон фотосинтеза, без изучения совокупности которых невозможно было раскрыть его сущности. Положение о фотосинтезе как процессе воздушного питания растений под воздействием солнечных лучей, выдвинутое вскоре после выхода в свет работ Пристли, Ингенхауза и Сенебье, стало темой обсуждения широких научных кругов. Большинство английских ученых безоговорочно приняло это положение и даже склонно было считать воздух чуть ли не единственным источником питания растений. Напротив, Лавуазье, который в последние годы своей жизни заинтересовался этим вопросом, предлагал рассматривать воздушное питание растений в комплексе с минеральным. Тем не менее, некоторые ученые выступили против идеи воздушного питания растений вообще и, в

частности, против опытов Сенебье по усвоению листьями растений углекислоты воздуха.

Развитие учения о поле и физиологии размножения растений.

Отдельные разрозненные сведения о наличии пола у некоторых растений имелись еще в глубокой древности; этими знаниями тогда пользовались при искусственном опылении финиковых пальм. Однако вплоть до второй половины XVII в. вопрос о поле у растений представлялся неясным.

В конце XVI в. вышел труд чешского ботаника Адама Залузянского «Метод гербария». Залузянский высказал мысль, что среди растений имеются «андрогинные» (т. е. гермафродитные) и раздельнополые (двудомные) виды. Он предупреждал против возможного смешения половых отличий и видовых признаков.

В XVII в. Грю описал тычинки, пыльцевые зерна, пестики, семяпочки, семена растений и высказал мнение, что тычинки и пестики имеют отношение к зарождению семян. Аналогичные мысли высказал и Дж. Рей, хотя Рею, как и Грю, многое в этой области оставалось неясным. В это же время Мальпиги трактует тычинки (и лепестки) как органы, служащие для выделения из растений «избыточной жидкости» и «очищения» сока, идущего на построение семян.

Первые попытки доказать экспериментально наличие пола у растений относятся к 1678 г., когда смотритель Оксфордского ботанического сада Я. Бобарт показал на двудомном гвоздичном растении *Lychnis* необходимость пыльцы, производимой мужскими цветками, для образования семян в женских цветках.

Ясные и полные экспериментальные доказательства наличия пола у растений были приведены немецким ученым Р. Камерариусом. Он проделал ряд опытов над двудомными и однодомными растениями (пролеской, кукурузой, шпинатом, коноплей и др.) и пришел к выводу о наличии половой дифференциации у растений. «Так же как пыльники растений являются местом образования мужского семени, так завязь со своим рыльцем и столбиком соответствует женским половым органам...», — писал Камерариус. «Если, — говорилось далее, — отсутствуют пыльники мужского цветка или столбик женского..., то зародыш не образуется»³⁰. Камерариус говорил о распространенности гермафродитизма в мире растений, допускал возможность оплодотворения растений одного вида пыльцой другого вида и т. д. Размножение тайнобрачных растений изучали в XVIII в. Михели, Шмидель, Гедвиг и др. Михели обнаружил споры у шляпных грибов и понял их значение для размножения. Но основное в этой области было выяснено только в XIX в.

Несомненное значение для разработки вопроса о поле растения имели труды Линнея. Помимо того, что представление о наличии пола у растений отображено в предложенной Линнеем системе растительного мира, он сам провел много наблюдений над опылением растений и поставил опыты с 11 видами для уяснения процессов оплодотворения. В 1760 г. за сочинение «Розыскание о различном поле произрастений» он был удостоен премии Петербургской Академии наук.

С изучением пола и размножения растений тесно связаны исследования по гибридизации, давшие обширный материал не только для понимания процессов опыления и оплодотворения, но и для суждения об изменчивости видов. Особенно значительные успехи в этой области связаны с именем И. Кельрейтера, работавшего в Германии и в России. Хотя сущность полового размножения, его «механизмы» во многом оставались Кельрейтеру неясными, он не сомневался в истинности представления о «зарождении посредством двоякого рода семян» и о существовании пола у растений. Он убедился в этом, прежде всего благодаря опытам по искусственной гибридизации. Он работал с 50 видами растений,

³⁰ Р.Я. Камерариус. О поле у растений. — В кн.: И. Кельрейтер. Учение о поле и гибридизации растений. М.-Л., 1940, стр. 228, 233.

относящихся, в частности, к родам *Nicotiana*, *Dianthus*, *Verbascum*, и получил множество гибридов – «растительных мулов». Гибриды оказывались по своей форме промежуточными между обоими родительскими видами. Реципрокные скрещивания давали сходные результаты. Все это укрепило Кельрейтера в мысли о необходимости для формирования нового поколения как мужского, так и женского «семени». Что касается самой сущности процессов оплодотворения у растений, то она была раскрыта только в первой трети XIX в. В XVIII в. был распространен взгляд, что из семени (или пыльцы) исходит некое «оплодотворяющее испарение»; Линней полагал, что на рыльце смешиваются мужская и женская «семенные жидкости».



Йозеф Готлиб Кельрейтер. 1733–1806.

В работах Кельрейтера содержались описания некоторых явлений, важных для понимания наследственности. Так, он констатировал особую мощь первого поколения гибридов, прибегал к тому типу скрещивания, который теперь называется анализирующим; заметил явления расщепления в потомстве гибридов и т. д. Кельрейтер (а до него Ф. Миллер и Добс) описал роль насекомых как опылителей, но он считал основной формой опыления самоопыление и не понимал роли перекрестного опыления.

Велико значение исследований немецкого ботаника К.Х. Шпренгеля. Его работы остались незамеченными современниками, и лишь Дарвин по достоинству оценил их. Труд Шпренгеля «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов» (1793) был одним из серьезнейших биологических произведений того времени, основные его положения

сохранили свое значение до наших дней. Путем наблюдений в природе над 461 видом растений Шпренгель доказал, что различные особенности строения и окраски цветков являются приспособлениями, обеспечивающими опыление растений насекомыми, переносящими пыльцу. Одним из крупнейших открытий Шпренгеля было обнаружение дихогамии. Он показал, что у ряда растений пестики и тычинки созревают не одновременно и это препятствует их самоопылению (явление замеченное, но не понятое Кельрейтером). Таким образом, Шпренгель обнаружил одно из самых замечательных приспособлений в растительном мире. Однако, несмотря на наличие указанных работ, в представлениях о поле растений в XVIII в. и даже в первой трети XIX в. не было единодушия.

Следует подчеркнуть то обстоятельство, что в защите и развитии правильных представлений о поле у растений значительную роль сыграли труды русских ученых – А.Т. Болотова, В.Ф. Зуева, И.М. Комова, Н.М. Максимовича-Амбодика, В.А. Левшина и др. Особенно большое значение имели работы А.Т. Болотова, который не только правильно оценил и описал сущность половых различий у растений и роль перекрестного опыления, но также подметил явление дихогамии (у яблони) и даже подошел к пониманию биологического значения перекрестного опыления для повышения биологической мощности потомства. Несколько позже (в 1799 г.) то же самое отметил и английский ученый Т. Найт, писавший о «стимулирующем эффекте скрещивания».

Глава 6

Развитие зоологических исследований

В отличие от ботаники развитие описательной и систематизирующей зоологии шло в рассматриваемый период несколько иными путями. «Первичная инвентаризация» многочисленных видов животных проводилась в большем масштабе. Однако работа по классификации животных, созданию рациональных систем животного мира велась значительно слабее. Огромная область низших беспозвоночных животных была мало затронута исследованием. Положение в зоологии изменилось коренным образом только в конце XVIII – начале XIX в.

Описания и попытки классификации животных в XVI–XVII веках.

Интенсивная работа по составлению сводок энциклопедического характера, содержащих описание животных, началась в XVI в. Типичным образцом зоологических исследований XVI в. можно считать работы швейцарского натуралиста Конрада Геснера.

Геснер – автор энциклопедической пятитомной «Истории животных», содержавшей описание всех известных тогда зоологических форм. Первый том был посвящен млекопитающим, второй – яйценесущим четвероногим, третий – птицам, четвертый – водным животным, главным образом рыбам, и пятый (вышедший после смерти Геснера) носил сборный характер. Материал был расположен в алфавитном порядке (что вообще характерно для зоологических работ этого периода). Описание каждого вида следовало определенным правилам. Сначала приводилось название животного, затем сообщались сведения о его географическом распространении, строении тела и жизнедеятельности, его отношении к среде; описывались инстинкты, нравы и т. д., значение для человека и, наконец, сообщались сведения о данной форме, имеющиеся в литературе.

У Геснера не было ясных представлений о виде, не было четкой номенклатуры и терминологии. В некоторых случаях он сближал формы действительно близкие, в других случаях группировал их произвольно.

В труде Геснера имеются элементы самостоятельного исследования, но главная ценность этого труда в том, что он является весьма обширной популярной зоологической

«сводкой». Подобных сочинений в XVI в. вышло несколько. Так, французский врач и зоолог Г. Ронделе выпустил интересный труд, посвященный описанию рыб (1554), его соотечественник П. Белон изучил и описал птиц (1555), труды итальянца У. Альдрованди были посвящены описанию птиц и рыб (1599–1603), лондонский врач Т. Моуфет, используя данные Геснера и Т. Пенна, выпустил труд о насекомых.

Более глубоким представляется труд английского врача и натуралиста Э. Уоттона «О различиях животных» (1552). Он дал описание большого количества как высших, так и низших животных, придерживаясь при этом в основном принципов аристотелевской классификации. В его описаниях встречаются и естественная группировка животных, и весьма искусственное их объединение.

Среди работ XVII в., посвященных классификации животных и особенно позвоночных, выделяются исследования Дж. Рей. Как и Уоттон, он исходил из аристотелевского деления животных на кровеносных и бескровных. Кровеносных животных (позвоночных) Рей делил на легочнодышащих и жаберкодышащих. Среди легочнодышащих он различал живородящих и яйцекладущих. При выделении более частных подразделений Рей учитывал и другие особенности в строении животных. Так, легочнодышащих и яйцекладущих с одним желудочком сердца Рей выделил в отдельную группу. Он принимал во внимание строение и других органов, например челюстей. Что касается беспозвоночных животных, то Рей делил их на мягкотелых, ракообразных, черепнокожих и насекомых. Первые три группы он объединял в категории *Majora* (крупные), насекомых же отнес к *Minora* (мелкие). Классифицируя насекомых, Рей учитывал особенности их строения и метаморфоза.

Сводки, посвященные рыбам, птицам, моллюскам и различным морским беспозвоночным, выпустил также немецкий натуралист Я. Клейн. В них делались попытки разработать принципы искусственной классификации животных.

В целом с выработкой принципов систематики в зоологии дело обстояло значительно хуже, чем в ботанике. Особенно неясными были подразделения в пределах крупных систематических групп; здесь царил большой произвол: не было четких критериев для систематизации, весьма неопределенным было употребление понятия «род». Рей, например, в это понятие вкладывал в разных случаях самое различное содержание. Зачастую в пределах рода отдельные виды четко не выделялись. Например, многочисленные виды летучих мышей фигурировали просто под термином «летучая мышь».

Ботаники, обслуживая потребности медицины, сельского хозяйства или производства, должны были уметь весьма точно отличать виды, ибо разные виды одного рода часто имели весьма различные технологические или лечебные свойства. Зоологический же материал в большинстве случаев не требовал столь тонкой дифференцировки.

Зоологические исследования в XVIII веке.

Значительным шагом вперед явилась система животных К. Линнея. Свою первую классификацию животных он предложил в 1735 г. в «Системе природы». В последующем в большинстве зоологических классификаций вплоть до начала XIX в. принималась система, изложенная в десятом издании этого труда (1758 г.). Заслугой Линнея было введение четких четырехчленных таксономических подразделений (класс – отряд – род – вид). В пределах вида он выделял также разновидности «вариации».

Линней ясно показал ступенчатое многообразие органических форм – субординацию систематических категорий. Он делил животных на шесть классов: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, насекомые, черви; человека Линней поместил во главе отряда приматов, к которому отнес также человекообразных обезьян. Линнеевская классификация беспозвоночных была весьма несовершенна. Искусственными и недифференцированными оказались классы червей и насекомых. В класс насекомых Линней включил многоножек, ракообразных и паукообразных, а в класс червей – моллюсков, «раковинных», «зоофитов» и

др. Часто очень искусственными были и выделенные Линнеем отряды. На основании какого-нибудь одного, произвольно выбранного признака, он объединял в отряд весьма далекие друг от друга формы. Так, по строению клюва в один отряд попали страус, казуар, павлин, курица и другие; слон, морж, ленивец, муравьед и ящер были объединены по признаку строения зубной системы. Классификация Линнея мало дифференцирована. Так, род *Lacerta* включал крокодила, ящерицу, саламандру, хамелеона и др.

Линней изучил, описал и систематизировал свыше 4000 зоологических видов. Его характеристики многих из них отличались большой меткостью и точностью. Система Линнея явилась венцом искусственных систем и была широко принята. Большинство ученых XVIII в. придерживалось направления, которое придал зоологическим исследованиям Линней.

Часть исследователей, однако, основное внимание уделяла не систематизации зоологических материалов, а изучению и описанию разных сторон жизни животных. Наиболее характерны в этом отношении были труды Ж. Бюффона. Ему принадлежит одно из наиболее известных произведений того времени, «Естественная история», 36 томов которой вышли в 1749–1788 гг. (в соавторстве с Л. Добантоном и др.), а 37 – 44-й тома были завершены в 1805 г. Б. Ласепедом. В этом сочинении содержалось много замечательных очерков о жизни животных, их распространении, жизнедеятельности, связи со средой и т. д. Работы Бюффона заложили основы зоогеографии; в них отчетливо выступают элементы трансформистских воззрений (см. главу 9).

Строение и жизнедеятельность насекомых ярко отражены в шеститомном труде «Мемуары по истории насекомых» (1734–1742) французского естествоиспытателя Рене Реомюра. Особенно подробны его описания инстинктов насекомых.

Регенерацию червей, партеногенетическое размножение тлей, метаморфоз многих насекомых изучал швейцарский натуралист Ш. Бонне. Очень популярны были экспериментальные исследования швейцарца А. Трамбле, посвященные питанию, размножению и регенерации гидры, и исследования итальянца Л. Спалланцани, посвященные регенерации и оплодотворению у низших позвоночных.

В эту эпоху было издано много зоологических сочинений монографического характера, посвященных отдельным классам животного мира. В них содержался большой систематический материал, а в некоторых приводились сведения о жизни животных. Сюда относятся труды датского энтомолога И. Фабрициуса и французских естествоиспытателей Ж. Брюггера по беспозвоночным, особенно моллюскам, Б. Ласпеда, автора обширных сводок по естественной истории рыб, амфибий и рептилий, М. Бриссона, выпустившего шеститомное сочинение по орнитологии (1760), и т. д.

В XVIII в. получили дальнейшее развитие микроскопические исследования простейших.

В целом нужно отметить, что в конце XVIII в. было изучено около 18–20 тыс. видов животных и было сделано много важных наблюдений и открытий в области зоологии.

Многочисленные путешествия, предпринятые в XVII–XVIII вв., сильно расширили сведения зоогеографического характера. Большой новый фаунистический и зоогеографический материал был собран, в частности, благодаря исследованиям русских натуралистов С.П. Крашенинникова, Г.В. Стеллера, П.С. Далласа, В.Ф. Зуева, И.И. Лепехина, И. Гильденштедта, Н.Я. Озерцовского и др.

Изучение ископаемых организмов.

Ископаемые организмы были известны с древнейших времен. В XVI–XVII вв. сведения о них сильно расширились. Французский натуралист-любитель Бернар Палисси, который собирал и описывал ископаемые остатки животных, в 1575 г. демонстрировал свою коллекцию в Париже.

Большое внимание описанию ископаемых остатков животных и растительных

организмов уделял немецкий ученый XVI в. Георг Бауэр (Агрикола), получивший всемирную известность благодаря своим работам по геологии, минералогии и горному делу.

Описания ископаемых моллюсков, плеченогих, иглокожих, рыб приводятся в сочинениях Николауса Стено, Колумна и других авторов XVII в. Еще больше данных об ископаемых организмах было собрано в XVIII в. Джон Хантер располагал в своем музее большой коллекцией различных окаменелостей. Швейцарец Н. Ланге в 1708 г. выпустил сочинение «История ископаемых», содержащее 163 таблицы хороших рисунков остатков ископаемых животных. Один из представителей известной семьи французских натуралистов – А. Жюссье в 1718 г. описал многочисленные отпечатки ископаемых растений, обнаруженных им во Франции в районе разработок угля. К концу XVIII в. выходит несколько обзорных сочинений, часто снабженных хорошими и точными иллюстрациями.

В ранних работах об остатках вымерших организмов еще не было понимания того, что ископаемые формы являются звеньями в цепи развития живых существ, что они генетически связаны с современными животными и растениями. В XV–XVII и даже в XVIII вв. имели хождение нелепые представления о том, будто ископаемые – это вообще не остатки организмов, а «своеобразные камни» (*lapides sui generis*), «игра природы» (*lusus naturae*). Считалось, что они возникли под влиянием различных мистических сил, которым давали всевозможные названия вроде: «осеменяющий воздух», «созидающий воздух» (*aiga seminalis*) и т. п. Полагали также, что «осеменяющее начало», происходящее от тех или иных животных, действуя на камни, может придать им форму, характерную для этих животных. Такого взгляда держался, например, упомянутый выше Ланге.

Однако были ученые, которые высказывали совершенно правильные взгляды на природу ископаемых форм. К их числу принадлежали Леонардо да Винчи, Фракасторо, Палисси, Агрикола, а позже Гук, Хантер, Рей, А. Жюссье, Бюффон, Ломоносов, Адансон и др. Бюффон, например, в середине XVIII в. писал, что ископаемые являются остатками некогда живших форм. Многие из них, по его мнению, вымерли, другие изменились. Научные взгляды на природу ископаемых защищал в середине XVIII в. М.В. Ломоносов. В трактате «О слоях земных» (1763) он доказывал, что «видимые телесные на земле вещи и весь мир не в таком состоянии были с начала от создания, как ныне находим, но великие происходили в нем перемены»³¹.

Характерно, что большинство ученых, находясь в плену метафизических представлений и библейских догм, не могло допустить, что ископаемые являются остатками организмов, принадлежавших к каким-то другим видам, отличным от тех, которые населяют земную поверхность в настоящее время. Они серьезно верили, что ископаемые остатки – это остатки организмов современных видов, погибших в большом количестве во время каких-то катастроф или библейского всемирного потопы. Метафизике была чужда идея о том, что органический мир некогда мог быть иным, что в течение длительного времени одни виды вымирали, а другие изменялись. В случаях, когда при раскопках обнаруживали остатки организмов, совершенно непохожих на современные, утверждали, что они принадлежат каким-то ныне живущим, но еще не обнаруженным видам, обитающим в других странах, и т. п. Именно так объяснял А. Жюссье нахождение во Франции ископаемых остатков растений, свойственных тропическому поясу. Он полагал, что эти растения в результате какой-то катастрофы были вырваны из почвы в местах их произрастания и переброшены во Францию.

Ссылки на «мировые катастрофы», время от времени разыгрывавшиеся на поверхности Земли, были очень характерны для естествознания рассматриваемого периода. Учение о катастрофах вполне соответствовало библейскому преданию о всемирном потопе. Так, в 1681 г. Бэрнет выпустил в Лондоне «Священную историю Земли», в которой факты геологии и палеонтологии трактовались в полном соответствии с Библией. Другой английский натуралист – Уистон в 1708 г. даже вычислил, что «всемирный потоп» произошел 18 ноября

31 М.В. Ломоносов. Избранные философские произведения. М., Госполитиздат, 1950, стр. 396.

2349 г. до н. э. и был вызван влиянием какой-то кометы.

Одновременно в XVIII в. в истолковании геологических явлений пробивает себе дорогу иной взгляд. Его отстаивают Ломоносов, Н. Демаре, Б. де Майе, Дж. Геттон и др. Согласно их воззрениям, изменение земной поверхности происходило медленно и постепенно под влиянием тех же сил (действие воды, атмосферных агентов и т. д.), которые продолжают изменять ее и ныне (идея «униформизма»). Эту точку зрения защищал в самом начале XIX в. Ламарк в своем сочинении «Гидрогеология» (1804). Она ярко прозвучала в работе И.А. Двигубского «Слово о нынешнем состоянии земной поверхности» (1806), в которой автор следовал за Ломоносовым. Ее высказывали и некоторые другие ученые конца XVIII – начала XIX в. Однако ни в XVIII, ни в начале XIX в. она не получила широкого признания. Она вошла в науку лишь к середине XIX в. благодаря ее обоснованию и развитию в трудах К. Гоффа, П. Скропа и особенно Чарлза Лайелла.

Указанное направление в трактовке геологических явлений приобретало особое значение в связи с тем, что оно создавало предпосылки для победы эволюционного учения.

Глава 7

Развитие исследований по анатомии, физиологии, сравнительной анатомии и эмбриологии животных

Освоение нового обширного зоологического материала требовало углубления знаний о строении животных. Наряду с накоплением анатомических сведений гало изучение функций отдельных органов. Началось формирование физиологии. Стимулом для развития этих исследований являлись главным образом запросы практической медицины.

Анатомия животных и человека в XVI–XVII веках.

Многие исследования в области анатомии животных и человека принадлежали Леонардо да Винчи. Он вскрывал трупы, делал вивисекции, создавал замечательные анатомические рисунки, которые заставляют удивляться точности ученого и искусству гениального художника. Качества анатомического рисунка играли в эту эпоху огромную роль. Нужно было уметь увидеть и показать природу такой, какая она есть. Изучая строение животных и человека, Леонардо да Винчи обращал внимание на динамическую анатомию, рассматривая органы в их движении, в их жизнедеятельности. Он приблизился к пониманию процесса кровообращения, описывал щитовидную железу, изучал органы чувств, нервную систему и т. д. В его трудах обнаруживаются и зачатки сравнительной анатомии. Однако работы Леонардо да Винчи, как известно, оставались неопубликованными более 400 лет и не могли оказать влияния на последующее развитие науки.



Андреас Везалий. 1514–1564.

Наибольшие успехи в XVI–XVII вв. делала анатомия человека, поскольку она была связана с практической медициной. Здесь в первую очередь нужно отметить основополагающий труд «Семь книг о строении человеческого тела» (1543) великого анатома XVI в. профессора анатомии в Падуе Андреаса Везалия. В то время вскрытие трупов было запрещено. Анатомические знания черпались лишь из книг Аристотеля и Галена, несогласие с которыми расценивалось как ересь. Везалий сломал эту традицию. Он вскрывал трупы, разрабатывал методы препарирования, делал зарисовки, пересматривал анатомическую терминологию, смело выступал против догматических взглядов. В его труде «Семь книг о строении человеческого тела» были блестяще разработаны топографическая и описательная анатомия человека. В нем были детально описаны скелет, связки и мышцы, сосуды, нервы, органы пищеварения и мочеполовая система, сердце, мозг и органы чувств. Труд Везалия богат иллюстрирован. В общих рассуждениях Везалия еще много отголосков старого. Так, он трактовал дыхание как «охлаждение крови», разделял телеологические взгляды Галена и т. д. Вместе с тем Везалий установил, что правый и левый желудочки сердца не сообщаются между собой, как думал Гален. Это открытие явилось предпосылкой для работ Гарвея. Правда, Везалий ошибочно полагал, что кровь как-то просачивается из одного желудочка в другой.



Мигель Сервет (1509–1553) в заключении. Бронзовая статуя Клотильды Рош; уничтожена фашистами во время Второй мировой войны.

Отказ от следования за авторитетами, самостоятельное непосредственное изучение органов человека вызвало преследования Везалия со стороны церковников.

Можно назвать и других крупных анатомов XVI–XVII вв., которые впервые изучили строение важнейших органов. Так, Г. Фаллопию принадлежат исследования черепа, органа слуха, женских половых органов; В. Евстахию – зубной системы, органа слуха, почек; Д. Фабрицию – органов пищеварения; Н. Стено – мышечной системы; Ф. Глиссону – строения и функции печени; Томасу Виллису – основополагающие для XVII в. работы по анатомии центральной нервной системы; Г. Азелли, Ж. Пекэ, Т. Бартолин и другие изучали лимфатическую систему, млечные сосуды и т. д.

С именами двух выдающихся ученых XVI в. – сожженного инквизицией М. Сервета и Р. Коломбо – связано описание малого круга кровообращения. Но до XVII в. вопрос о движении крови в человеческом теле оставался неясным; общепризнанными были воззрения Галена. Некоторые правильные наблюдения и высказывания Чезальпино и других не привели к пониманию процесса кровообращения. Понять его сумел лишь знаменитый английский ученый Вильям Гарвей.

В. Гарвей и становление физиологии.

В 1628 г. Гарвей выпустил труд «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных». В нем были приведены доказательства наличия кровообращения, даны описания его большого и малого кругов. Гарвей установил, что сердце подобно мышце и является активным началом и центром кровообращения, движущим кровь по сосудам,

рассчитал количество крови, протекающей через сердце, и пришел к выводу, что кровь не может создаваться непрерывно из пищи, как полагали, и поэтому в теле должна происходить циркуляция крови. Ставя опыты с перерезкой и зажимом сосудов, Гарвей выяснил вопрос о направлении движения крови, о значении клапанов и т. д. Таким образом, Гарвей открыл кровообращение. Согласно старым воззрениям, кровь двигалась сама собой, сердце расширялось пассивно; считалось, что существуют два центра кровообращения (в печени и в сердце) и что между правой и левой половинами сердца имеются небольшие поры, через которые проходит кровь. Работы Гарвея показали ошибочность этих воззрений. Однако Гарвею остались неизвестны капилляры. Он полагал, что переход крови из артерий в вены происходит в полостях; неясным представлялся Гарвею также вопрос о том, каким образом пища переходит в кровь.



В. Гарвей демонстрирует свои опыты, доказывающие его теорию кровообращения.

Везалий в области анатомии, а Гарвей в области физиологии обосновывали новый подход к познанию природы, основой которого были наблюдение и эксперимент. Благодаря этому работы Гарвея оказали большое воздействие не только на физиологию, но и на естествознание в целом. Под впечатлением открытия Гарвея Декарт выдвигает идею о том, что процессы в нервной системе (центром которой является мозг и от которого радиусами расходятся нервные «трубки») совершаются автоматически и не нуждаются в участии души. Внешние воздействия на окончания нервных «нитей» автоматически отражаются от мозга к мышцам. Тем самым было выдвинуто представление о рефлексе как общем принципе нервной деятельности и ее детерминированности внешними стимулами. Декарт

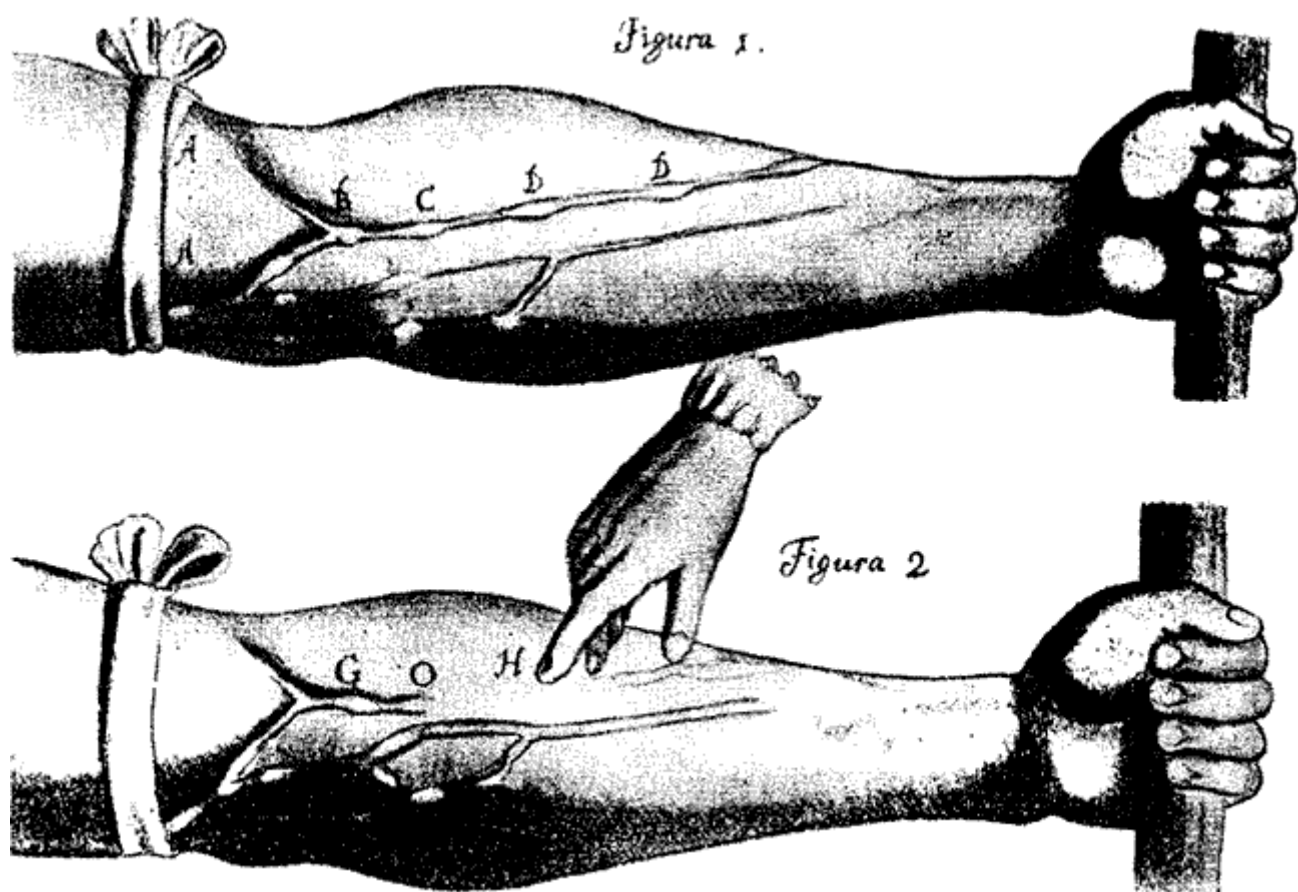
распространил принцип автоматизма рефлекторной реакции на все «непроизвольные» акты. Это представление веками служило компасом для нервно-мышечной физиологии.

Во второй половине XVII в., отправляясь от представления о мозге как машине, напоминающей систему оптических зеркал, и проанализировав большой клинический материал, Томас Виллис предпринял попытку разграничить различные уровни нервно-мышечных реакций – от прямых контактов между раздражением и ответным движением до сложных, опосредованных мозгом. Важное значение имели работы по изучению раздражимости Глиссона (введшего понятие о раздражимости) и Сваммердама.

Проверив экспериментально мнение Декарта об увеличении объема мышцы при ее сокращении, Глиссон опроверг его, выдвинув положение о том, что «мышечные волокна сокращаются благодаря внутреннему жизненному движению». Этот взгляд впоследствии воспринял Галлер, развивший учение о раздражимости.

Из других физиологических исследований XVII в. следует отметить замечательные работы ученика Галилея – итальянца Джованни Борелли. Если работы Гарвея заложили фундамент физиологии кровообращения, то работы Борелли – физиологии движения. В труде Борелли «О движении животных» (1680–1681) описываются механизмы хождения, бегания, плавания, прыганья, полета, дыхательных движений и т. д. Слово «механизмы» должно быть понято не как образное выражение, а в буквальном смысле. Вся работа Борелли посвящена приложению принципов механики к объяснению разных форм движения животных и человека.

Свести сложные законы жизнедеятельности к простым законам механики считалось в XVII в. важнейшей задачей. Характерны в этом отношении слова знаменитого немецкого медика Ф. Гофмана, который говорил, что наше тело подобно машине, составленной из органов различной формы и величины и приводимой в движение жидкими частями нашего тела. Это направление получило название ятромеханики. Его главными представителями были итальянцы Беллини, Баливи, шотландец Питкэрн, знаменитый лейденский медик Герман Бургава. К ятромеханикам следует отнести и автора «Статической медицины» итальянца Санторио, который старался приложить физические методы исследования к изучению обмена веществ и дыхания. Интересно, что для изучения обмена веществ у человека Санторио создал экспериментальную камеру, в которой учитывался вес человека, а также вес его пищи и выделений. Характерную попытку свести секреторную работу всех желез к простым процессам фильтрации сделал итальянец Мичелотти.



Опыт Гарвея для выяснения циркуляции крови.

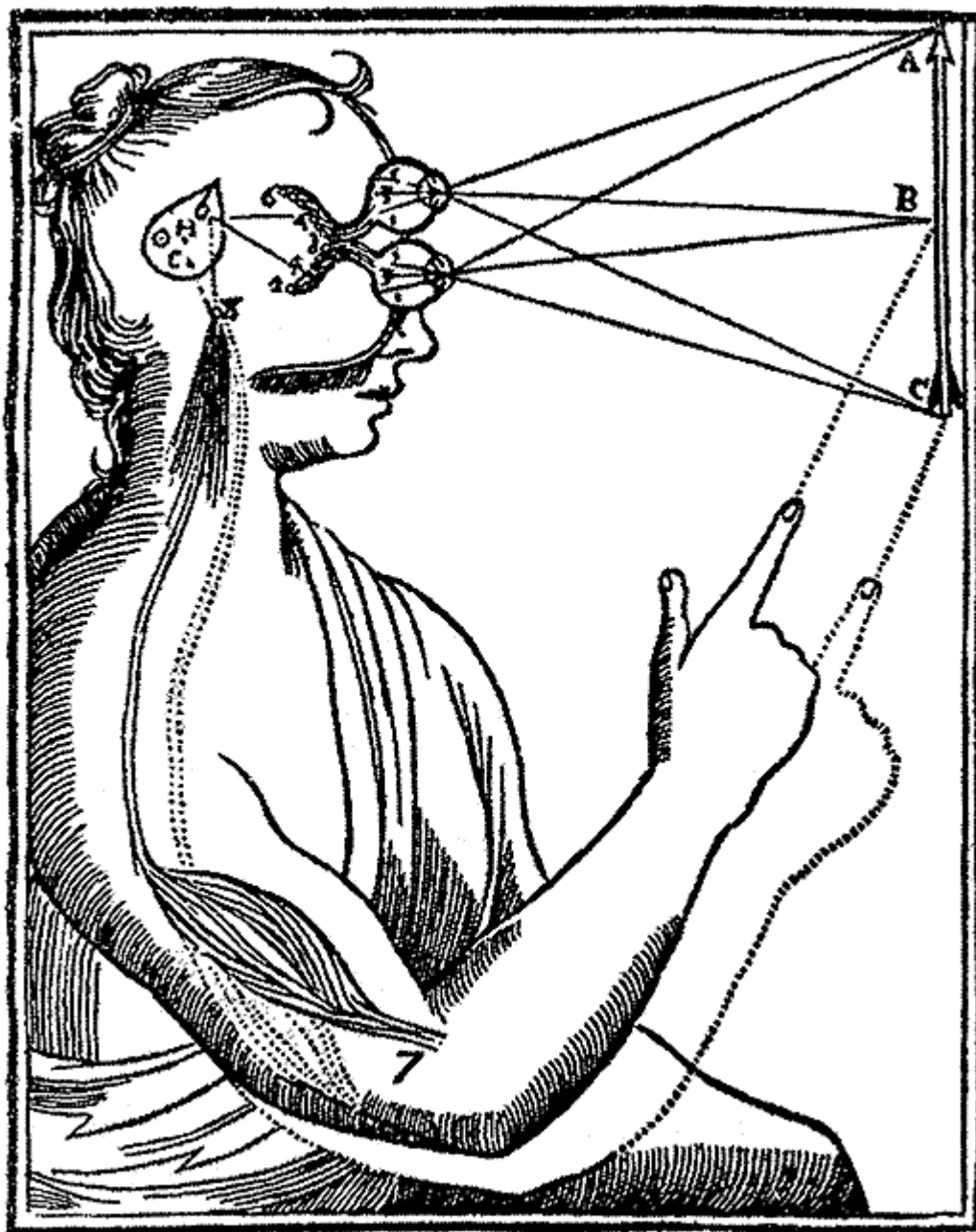


Схема механизма рефлекса по Декарту из его «Трактата о человеке». 1644.

Наряду с «ятромеханическим» направлением в физиологии развивалось и «ятрохимическое», сторонники которого стремились истолковать жизненные явления на основе химических представлений той эпохи. Зачатки этого направления содержатся в произведениях швейцарского врача Парацельса (XVI в.). К этому направлению относятся труды французского врача Сильвия, пытавшегося в XVII в. создать химические представления о процессах пищеварения. Сильвий рассматривал жизнедеятельность как ряд реакций, определявшихся соотношением кислот и щелочей и стимулированных особыми веществами – «ферментами» (разумеется, слово ферменты употреблялось не в современном понимании). Примерно в то же время английский врач Майов пытался истолковать процессы дыхания по аналогии с процессами горения.

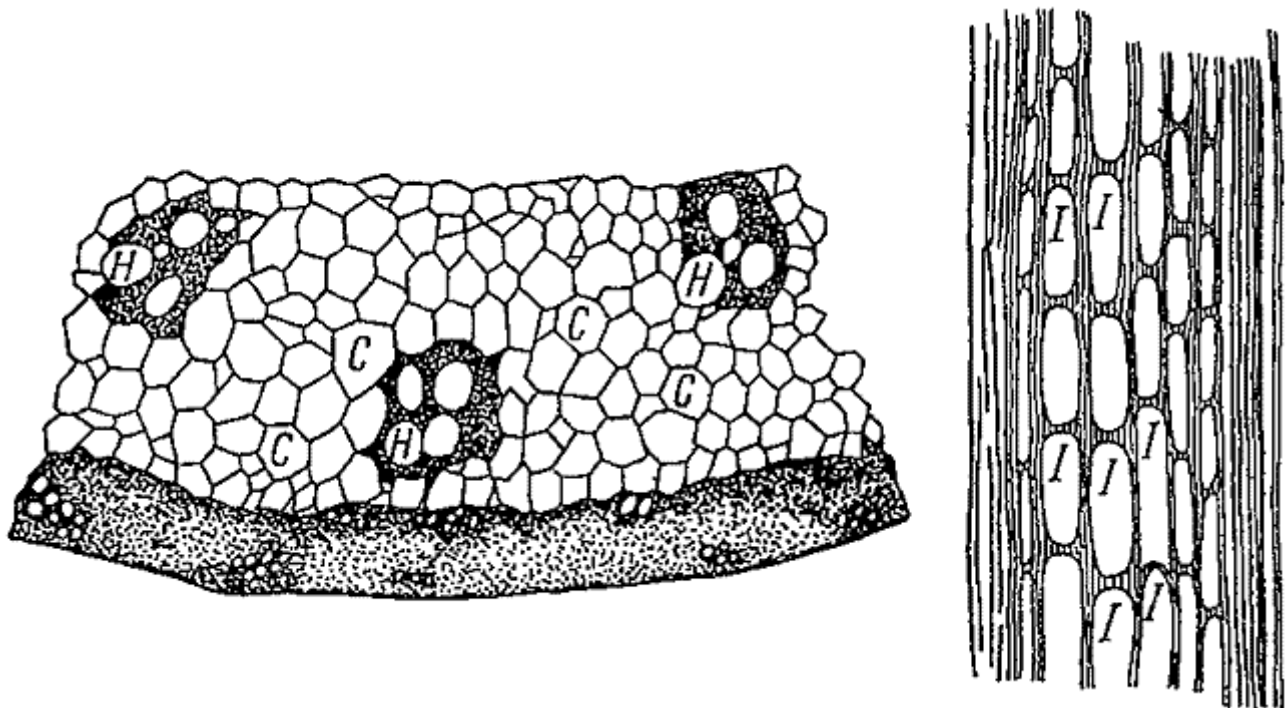
Анатомические и анатомо-физиологические работы были посвящены главным образом органам человека и высшим животным. Изобретение и совершенствование микроскопа в XVII в. вызвало к жизни микроскопическую анатомию, расширило возможности изучения

беспозвоночных и привело к познанию нового мира организмов – одноклеточных.

Микроскопическая анатомия и изучение простейших.

Успехи в этой области связаны с деятельностью двух крупнейших натуралистов XVII в, – итальянца Марчелло Мальпиги и нидерландца Антони Левенгука. Помимо упомянутых выше ботанических работ Мальпиги принадлежат исследования по микроскопической анатомии высших животных. Он обнаружил капилляры. Это открытие имело крупнейшее значение, так как дополняло учение Гарвея о кровообращении, показывая действительную связь артериальной и венозной систем. Мальпиги описал микроскопическое строение легких, печени, почек, селезенки и т. д., применив метод инъекции кровеносных сосудов. Он исследовал также микроскопическую анатомию беспозвоночных животных, их развитие и открыл у насекомых особые образования, выполняющие выделительную функцию, названные впоследствии «мальпигиевыми сосудами».

Голландский микроскопист и один из конструкторов микроскопа Антони Левенгук обнаружил форменные элементы крови – красные кровяные тельца, углубил исследование капилляров, изучал микроскопическую анатомию глаза, нервов, зубов. Ему принадлежит открытие в 1677 г. сперматозоидов. Левенгук указывал, что на сперматозоиды обратил его внимание студент-медик Иоганн Гам, наблюдавший их в изверженном семени мужчины. Левенгук приблизился к оценке сперматозоидов, как мужских оплодотворяющих элементов, однако для большинства ученых их значение еще долгое время оставалось непонятым. Он изучал также процесс оплодотворения у лягушек.



Растительные клетки. Рисунки Антони Левенгука из «Arene naturae». 1695.

Исследования Левенгука положили начало изучению простейших. Он открыл инфузорий, саркодовых, бактерий. Все эти формы он объединил под общим названием «анималькули», т. е. зверьки, мелкие животные, так как не сомневался в их животной природе. Он описал не только строение многих из них, но и способы движения и даже

размножения.

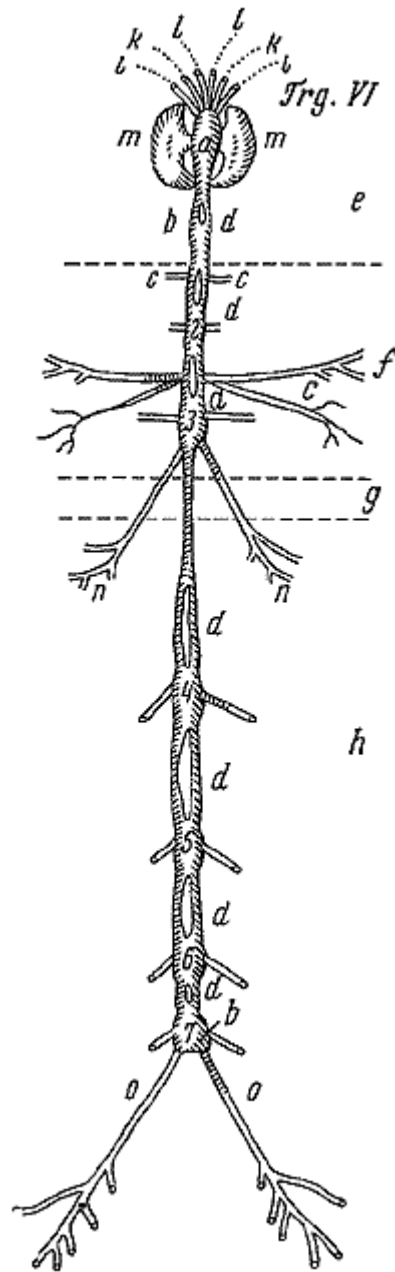
Микроскопические исследования сделали возможным новый подход к проблеме заразных заболеваний. Известно, что еще Авиценна в «Каноне медицины» писал о «невидимых возбудителях» чумы, оспы и других заболеваний. Крупным вкладом в науку был труд итальянского ученого-энциклопедиста Джироламо Фракасторо «О контагии, контагиозных болезнях и лечении» (1546). В нем Фракасторо отверг взгляды на «поветрия» и «миазмы» как причины заболеваний и сформулировал предположение, что болезни передаются при непосредственном контакте с больными какими-то невидимыми частицами, возникающими в больном организме.

В XVII в. сотрудник Гарвея Дж. Энт высказал мысль, что инфекции вызываются мельчайшими организмами.

Левенгук в 1647 г. впервые увидел микроорганизмы, а Доббель в 1676 г. высказал предположение, что «червячки» Левенгука могут быть причиной распространения заразных болезней. Таковы были первые шаги к выработке правильной точки зрения на возбудителей заразных болезней. Левенгук видел, что растительные и животные ткани состоят из «ячеек», но понять клеточное строение организмов он, разумеется, еще не мог.

В середине XVII в. голландский ученый Ян Сваммердам выполнил замечательные монографические описания беспозвоночных, главным образом насекомых. Его труд «Библия природы» был выпущен в 1737–1738 гг. лишь 50 лет спустя после смерти автора. Сваммердам владел в совершенстве техникой вскрытия мелких животных. Это позволило ему глубоко изучить строение насекомых, их развитие и метаморфоз. Особенно тонко и тщательно он изучил микроскопическую анатомию пчелы. По характеру метаморфоза Сваммердам предлагал разделить насекомых на несколько групп.

Многими важными открытиями биологическая наука обязана исследованиям современника Сваммердама голландского ученого Ренье де Граафа. Он установил, что женская половая железа млекопитающих, подобно яичнику птиц, продуцирует яйца (в отношении млекопитающих это не было известно). Хотя Грааф ошибся, приняв пузырьки в яичнике – фолликулы – за яйца млекопитающих, его главная мысль была правильной и способствовала развитию научных представлений об оплодотворении.



Нервная система насекомого. Из «Библии природы» Яна Сваммердама. 1737.

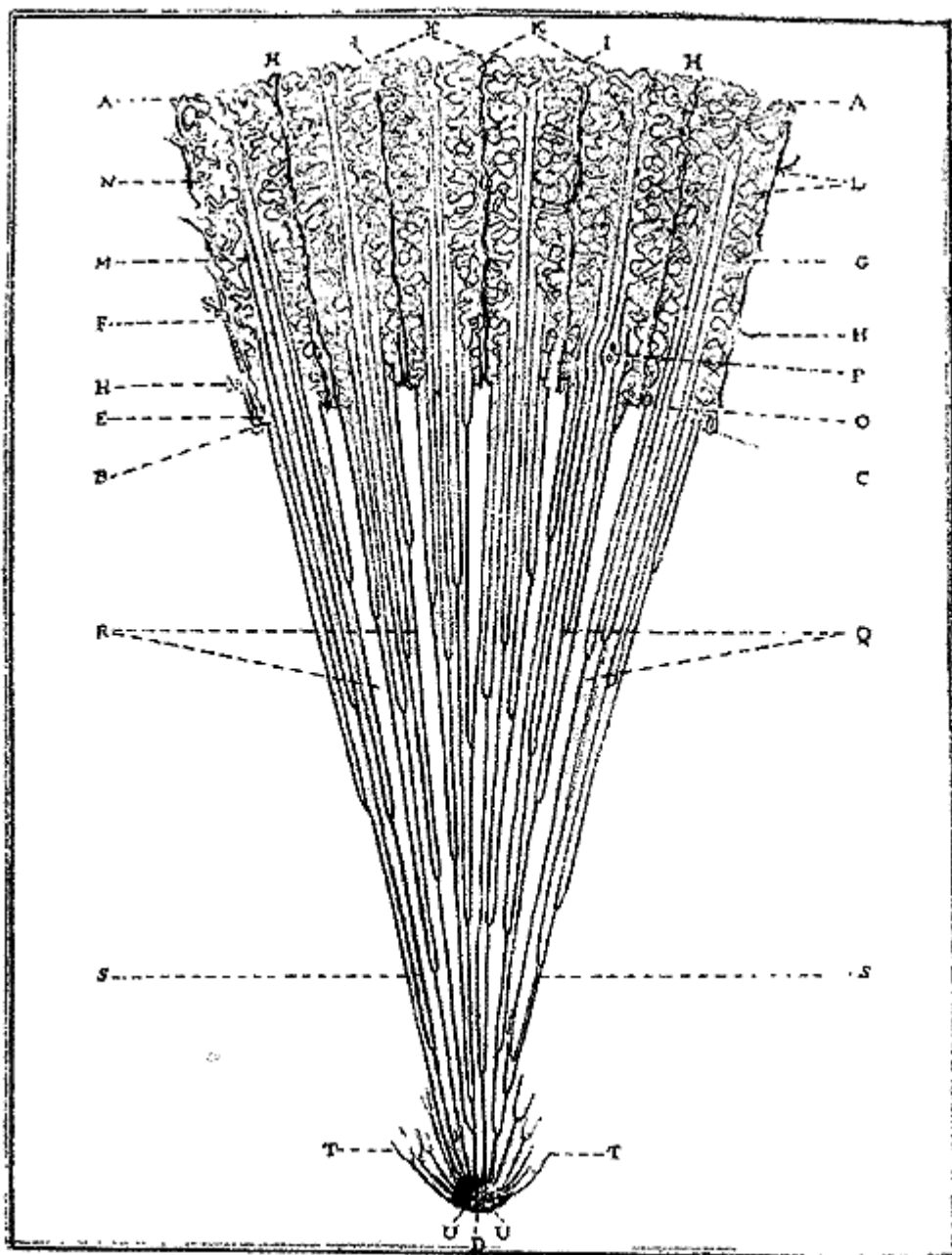
Микроскопические исследования в XVIII в. значительно расширили знания о простейших. К таким исследованиям нужно отнести труды немецкого натуралиста-любителя М. Ледермюллера (ему принадлежит термин «инфузории»), энтомолога и микроскописта Реселя фон Розенгофа – блестящего рисовальщика, оставившего замечательные рисунки многих изученных форм, и особенно датского ученого О. Мюллера, который описал до 200 видов простейших. В итоге к концу XVIII в. был накоплен значительный материал о строении и жизни простейших.

Большой интерес представляет диссертация русского ученого Мартына Тереховского «О наливочном хаосе Линнея» (1775). Эта работа интересна не только тем, что в ней описывались малоизученные простейшие организмы, которым Линней дал характерное название «хаоса», но и тем, что на основе оригинальных экспериментов Тереховский доказывал в ней ошибочность господствовавшего тогда учения Нидхэма, Бюффона и многих других авторов о самопроизвольном зарождении. Изданная на латинском языке в Страсбурге,

она получила широкую известность.

Значительно продвинулись в XVIII в. исследования по макро- и микроскопической анатомии животных.

Среди работ по микроскопической анатомии следует назвать гистологический труд А.М. Шумлянского «О строении почек» (1782). Еще в 1666 г. Мальпиги открыл в почке множество извитых трубок, между которыми имелись прозрачные сферические тела, прикрепленные к кровяным сосудам, как «яблоки к веткам дерева». Эти тела Мальпиги назвал «железами» и считал, что моча в них образуется из крови, притекающей к ним по артериям, и стекает затем по канальцам в лоханку. Мальпиги, таким образом, дал первое описание почечных клубочков («мальпигиевых телец») и развил первые представления о процессе мочеобразования. Шумлянский показал, что мальпигиевы тельца это не железы, в которых свободно изливается кровь, а клубочки капилляров, окруженные кольцевидными границами. Шумлянский уточнил связь между мальпигиевыми тельцами и мочевыводящими трубками. Применяв инъекцию сосудов, Шумлянский детально выяснил структуру почки и определил отношения основных ее элементов. Шумлянский описал капсулы и извитые канальцы, сосудистые клубочки («клубочки Шумлянского»). Работа Шумлянского получила известность среди европейских ученых. Английский анатом и физиолог В. Боумен в своей классической работе о строении и функциях почек (1842) отметил заслуги Шумлянского в изучении этого органа.



Строение почек по А.М. Шумлянскому. 1782.

Физиология в XVIII веке.

Продолжается в XVIII в. и изучение физиологии. Роль спинного мозга в рефлексах изучал Р. Уайтт. В трудах Рейля намечаются основы патологической физиологии. В 1757–1766 гг. выходит сочинение швейцарского ученого А. Галлера «Элементы физиологии». В нем освещались многие вопросы, касающиеся функций организма. Галлер высказал положение, что мышечное волокно способно сокращаться благодаря присущему ему особому свойству – раздражимости. Это свойство лежит в основе движения мышц, сердца, внутренних органов и выражается в том, что слабый стимул может производить действие, далеко не пропорциональное силе воздействия. Галлер изучал функции нервов, искусственно раздражая их. Он исследовал также механизмы дыхания и кровообращения, функции глаза, гортани и т. д. Галлер пытался доказать, что раздражимость и чувствительность, присущие

нервным элементам, — явления различного порядка, результат действия двух различных сил.



Альбрехт Галлер. 1708–1777.

Важный вклад в изучение нервной системы внес чешский ученый Иржи Прохаска. Он развивал рефлекторный принцип функционирования нервной системы. Задолго до опытов Ч. Белла и Ф. Мажанди он совершенно определенно различал чувствительные и двигательные нервы. «Никакое мышечное движение, — писал он в 1784 г., — не может осуществиться, если раздражитель, воздействующий на чувствительные нервы, не перейдет в результате некоторого переключения на двигательные нервы и не вызовет сокращения мышц»³². Переход импульса с чувствительных на двигательные нервы, писал Прохаска, осуществляется только в центральной нервной системе. Он много сделал также в изучении анатомии нервной системы.

32 И. Прохаска. Тракта́т о функциях нервной системы. Л., Медгиз, 1957, стр. 93.



Иржи Прохаска. 1749–1820.

Интересные работы по различным вопросам анатомии и физиологии выполнили русские ученые С.Г. Зыбелин, Д.С. Самойлович, Н.М. Максимович-Амбодик и др.

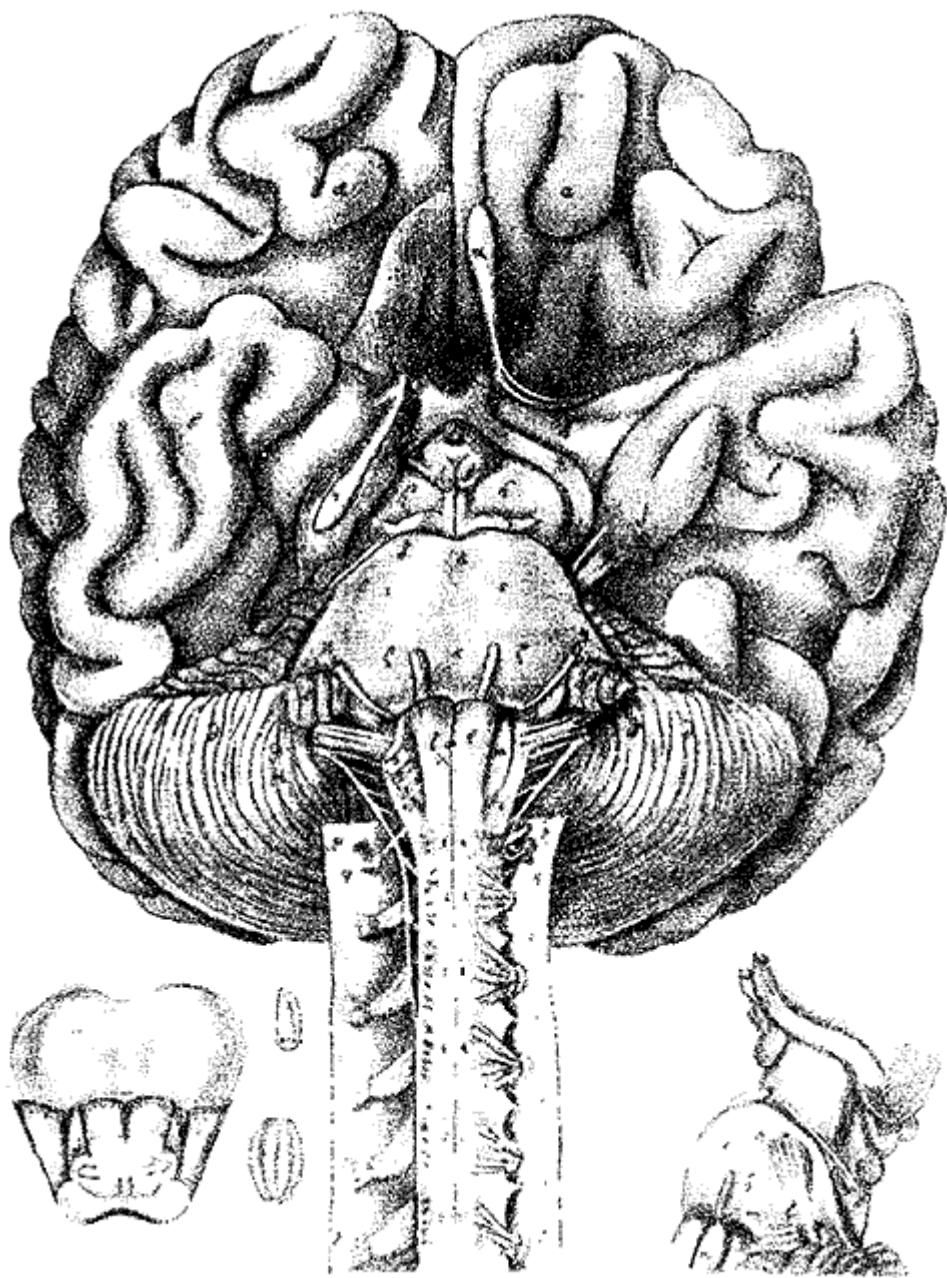
Становление сравнительной анатомии.

Зачатки сравнительной анатомии обнаруживаются уже в трудах Аристотеля и Леонардо да Винчи. Например, Леонардо да Винчи отмечал наличие «аналогичных членов» у всех наземных животных.

В XVI в. элементы сравнительной анатомии имеются в трудах Везалия и французского зоолога П. Белона. Белон провел интересное сравнение структуры скелетов человека и птицы.

В XVII в. развитие сравнительно-анатомического метода связано главным образом с именами А. Северино, К. Перро, Э. Тисона, Т. Виллиса. Исследователи сравнивали анатомическую структуру многих низших и высших животных, обнаруживая при этом черты единства в их строении. Так, Северино ставил задачу выявить общий прототип высших и низших животных, сравнивая их строение. Виллис (употреблявший уже термин «сравнительная анатомия»), пытался сравнивать строение человека и рака. Сваммердам, писавший о «сравнительном расчленении», настаивал на том, что строение одного животного может помочь нам понять структуру другого. Тисону принадлежит труд, само заглавие которого представляет значительный интерес: «Оранг-утан или *Homo silvestris*, или анатомия пигмея в сравнении с анатомией обезьян и человека» (1699). Работы, подобные книге Тисона, создавали предпосылки для сопоставления строения человека с другими приматами и для построения первых научных гипотез о происхождении человека. Указанными

исследованиями создавались важные отправные пункты для эволюционного учения.



Строение мозга. Из книги Иржи Прохаски «De structure nervorum». 1779.

Сравнительно-анатомические работы значительно углубляются в XVIII в. Разносторонний голландский ученый П. Кампер автор «Двух докладов об аналогии в строении тела человека и четвероногих» и других трудов, показал наличие глубокого сходства в строении основных систем органов человека и животных. Близкие идеи развивал английский анатом и хирург Джон Хантер. О масштабе его сравнительно-анатомических исследований можно судить хотя бы по тому, что им был создан анатомический музей, содержавший около 14 000 препаратов, большинство которых было приготовлено им самим.

Важные сравнительно-анатомические исследования принадлежат французскому ученому Ф. Вик д'Азирю. Он пришел к представлению о единстве структуры и функции органов, выполняющих те или иные жизненные отправления (питание, кровообращение, дыхание, выделение, чувствительность, раздражимость, размножение и т. п.). Вик д'Азир

изучал устройство органов, выполняющих какую-либо из этих функций у разных животных, на разных уровнях организации. Особенно большой интерес представляет сравнительно-анатомическое изучение млекопитающих.

Так, Вик д'Азир установил зависимость строения зубной системы млекопитающих от их образа жизни, особенностей питания. Интересны и проведенные Вик д'Азиром сравнительно-анатомические исследования строения конечностей. Он сравнивал строение тела человека и обезьяны. В его трудах весьма важны представления о корреляции органов (взаимной обусловленности их строения) и о связи между уровнем нервно-мозгового аппарата и разными формами психической деятельности.

Особенной высоты достигает сравнительная анатомия в самом конце XVIII в. и в первой трети XIX в. в трудах двух французских ученых – Жоффруа Сент-Илера и Кювье.

Сравнительно-анатомические работы создали новую основу для систематики животных. Раньше систематики исходили главным образом из некоторых внешних особенностей животных, теперь же становилось возможным строить систему животных на основе глубокого знания и сравнения их внутренней структуры. Это позволило Ламарку, Жоффруа Сент-Илеру, Кювье и некоторым другим ученым в начале XIX в. произвести коренную реформу систематики животных.

Эмбриология животных. Преформизм и эпигенез.

В XVI–XVIII вв. известные успехи имеются и в области эмбриологии животных. В XVI в. развитие эмбриологии связано с именами ряда ученых. Леонардо да Винчи выполнил очень интересные рисунки зародышей. У. Альдрованди сделал первую после Аристотеля попытку систематически проследить за этапами развития куриного яйца и за формированием цыпленка в яйце. Для этого Альдрованди прибегает к простому методу. Он подкладывает под курицу два с лишним десятка яиц и затем через известные промежутки времени вынимает по одному яйцу для исследования.

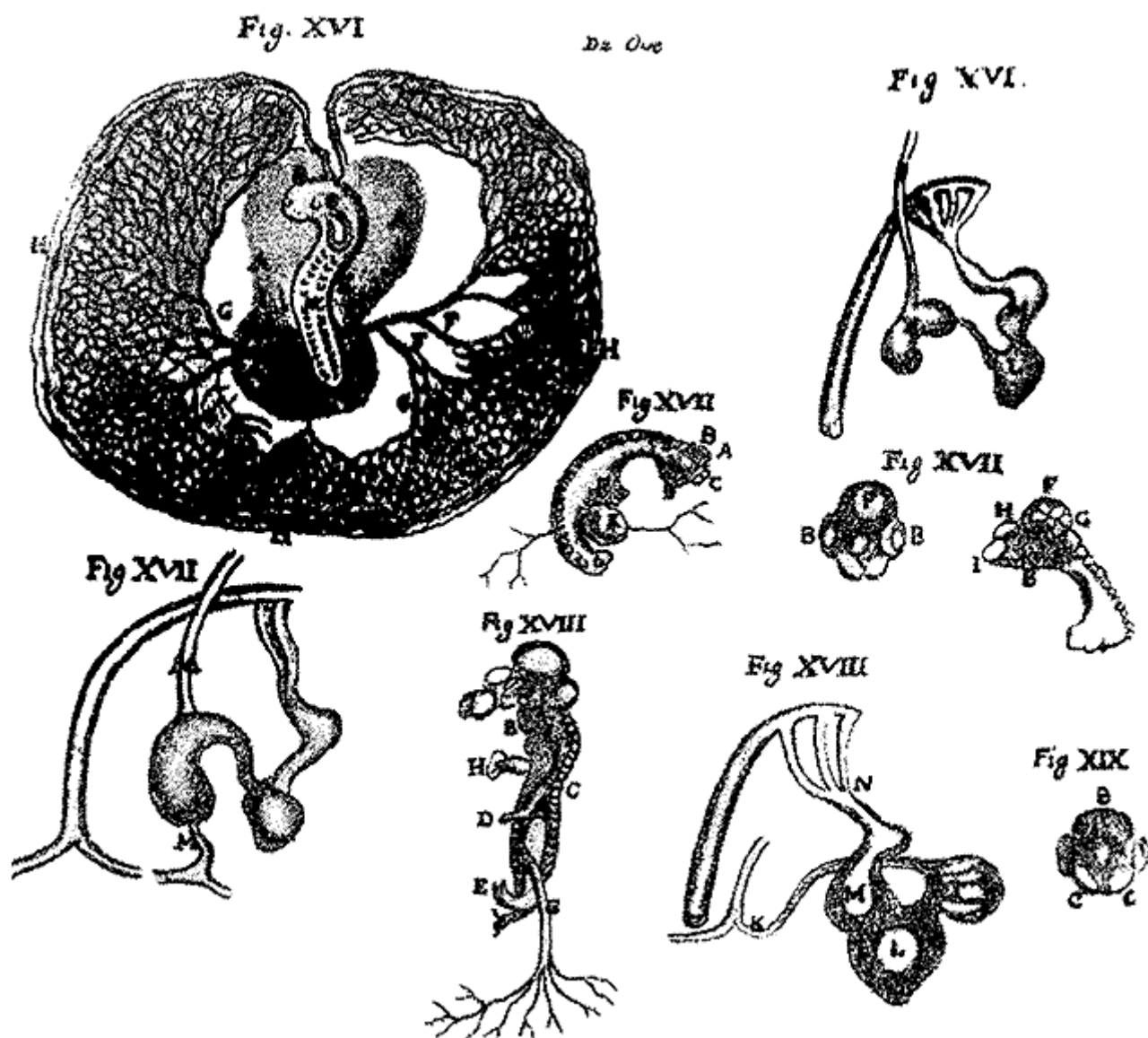
Итальянский ученый Д. Фабриций изучал зародыши человека и самых разнообразных животных – кролика, морской свинки, мыши, собаки, кошки, овцы, свиньи, лошади, коровы и других, сравнивая зародышевое развитие разных животных между собой. В сочинениях Фабриция, как и у многих других авторов XVI–XVII вв., приводятся хорошие рисунки зародышей на разных ступенях развития.

Следует упомянуть также небольшой трактат Декарта «О формировании животного» (1648), в котором на основании собственных наблюдений над полученными с бойни зародышами животных высказаны соображения о последовательности и способе образования отдельных органов – сердца, кровеносных сосудов, позвоночника, головного мозга, органов чувств и т. д. Декарт подробно излагал в нем также свои умозрительные представления о движении частиц «семени», участвующих в формировании зародыша.



Франческо Реди. 1626–1697.

Важной вехой в истории эмбриологии была книга В. Гарвея «О зарождении животных» (1651). Он ставил в ней вопрос о новообразовании органов в процессе зародышевого развития, критиковал некоторые старые представления об эмбриогенезе (вроде утверждения, будто зародыш образуется из семени отца и материнской крови). Гарвею принадлежит афоризм; «все живое из яйца», противопоставлявший это представление допущению возможности самопроизвольного зарождения. Итальянский врач и естествоиспытатель Ф. Реди (1668) точным опытом показал, что личинки мух не зарождаются в гниющем мясе, а выводятся из отложенных на него яиц. Много данных, свидетельствующих против самопроизвольного зарождения, доставили наблюдения Сваммердама.



Ранние стадии развития зародыша цыпленка по Мальпиги. 1669.

Интересные наблюдения зародышевого развития были сделаны уже упомянутыми выше учеными Граафом, Мальпиги, Сваммердамом и др.

Нельзя, однако, переоценивать открытий в этой области, ибо еще долгое время держались достаточно наивные взгляды, тем более что и средства научного исследования в то время были весьма ограниченными. Неясным представляется сам процесс оплодотворения. В XVII–XVIII вв. был распространен взгляд, что оплодотворение сводится к слиянию двух сортов «семени» – мужского и женского или даже к нематериальному влиянию семени на яйца («оплодотворяющие испарения» и т. п.). Что касается сперматозоидов, то до начала XIX в. включительно, их истинная роль не была понята. Сперматозоиды считались особыми живыми тельцами, подобными инфузориям, паразитирующими в семенной жидкости.

До середины XVIII в. эмбриология была в самом зачаточном состоянии. Многие важные явления оставались неясными. Это можно иллюстрировать и на примере тех взглядов, которые высказывались о питании плода. Согласно историку эмбриологии, известному современному английскому эмбриологу Дж. Нидхэму, тогда одновременно существовали следующие представления о способе питания плода: 1) менструальной кровью; 2) через рот зародыша: а) амниотической жидкостью, б) «маточным молоком»; 3)

через пуповину: а) кровью (кровообращение плода и матери раздельное), б) непосредственно материнской кровью, в) менструальной кровью, г) «маточным молоком», д) амниотической жидкостью; 4) питание порами всего тела.



Шарль Бонне. 1720–1793.

В XVIII в. продолжалось накопление фактического материала в области эмбриологии животных. Так, Галлер исследовал явления роста зародыша (главным образом развитие цыпленка). Спалланцани сделал интересные наблюдения над развитием лягушки. Принципиальное значение имели эмбриологические исследования К.Ф. Вольфа. Ими были впервые заложены основы эмбриологии как науки. Мы вернемся к ним несколько позже.

В связи с работами по эмбриологии нужно сказать о споре, который в истории биологии сыграл значительную роль и отголоски которого слышны до наших дней. В рассматриваемую эпоху оформились (ранее существовавшие в зачатке) две концепции, а именно преформистская и эпигенетическая. Сторонники преформизма (один из первых преформистов нового времени – Джузеппе Ароматари, а затем Сваммердам, Левенгук, Лейбниц, Мальбранш, Бонне, Галлер, Робине и др.) полагали, что зародышевое развитие сводится к росту вполне сформированного зародыша уже предсуществующего в яйце или сперматозоидах.

Сторонники преформизма разделились на так называемых овистов (Сваммердам, Валлисниери и др.), которые полагали, что зародыш заключен в яйце, и на анималькулистов (Левенгук, Гартсекер, Либеркюн и др.), которые считали, что зародыш находится в сперматозоиде. Левенгук допускал существование «мужских» и «женских» сперматозоидов.

Одним из важнейших представителей преформизма XVIII в. был Шарль Бонне. Он писал: «Разве не очевидно, что столь изумительно и гармонично построенное целое не может составляться подобно частям часов или путем скопления бесконечного числа различных

молекул; для чего насилловать наш разум подыскиванием механических решений, когда бесспорные факты сами подводят нас к теории предсуществования зачатков»³³. Приведенные слова Бонне проливают свет на корни преформизма. При отсутствии детальных данных о развитии зародыша представить себе формирование необычайно сложного организма из «бесформенного» зачатка было невероятно трудно. Значительно более естественным было допущение, что организм в основных чертах уже предшествует в зародыше. К тому же на этот путь толкало и метафизическое мышление той эпохи. Поэтому первые исследования микроскопистов, обнаружившие огромную сложность в структуре организма даже на ранних этапах его развития, оказали известную поддержку преформистской точке зрения. Не случайно поэтому Сваммердам, Валлисниери и другие микроскописты были сторонниками преформизма. Как доказательство преформизма истолковывалось и явление партеногенеза у тлей, открытое Бонне.

Крайние преформисты, например Бонне, придерживались концепции «вложенных зародышей», смысл которых заключался в утверждении, что в яичнике зародыша уже содержатся зародыши следующего поколения, а в них зародыши последующих и т. д.

Отсюда приходили к выводу, что уже первая женщина, созданная, согласно библейскому преданию, богом, содержала в своих яичниках зачатки всего будущего человечества.

Нужно казать, что накапливавшийся в разных областях биологии фактический материал ставил перед преформистами трудные вопросы, на которые они не могли дать удовлетворительного ответа. Если предсуществующий зародыш скрыт в яйце, то как объяснить сходство ребенка с отцом, как объяснить, с этой точки зрения, сочетание признаков, наблюдающееся при гибридизации? Трудные вопросы ставили также исследования в области регенерации и тератологии. Поэтому в самой биологической науке накапливались предпосылки для возникновения иной концепции.

Противоположную точку зрения занимали эпигенетики. Эпигенетическую точку зрения в ее механистической интерпретации сформулировал в XVII в. Декарт. К эпигенетической теории были близки взгляды Гарвея, но он истолковывал эпигенез виталистически. Важнейшее значение в споре между эпигенетиками и преформистами, а главное в формировании эмбриологии как науки имела работа Каспара Фридриха Вольфа «Теория зарождения» (1759).

Для изучения развития растений и животных Вольф применял микроскоп и исследовал форму отдельных органов зародыша, время их возникновения и т. д. В результате он пришел к выводу, что органы не предсуществуют, не преформированы в зародыше, а развиваются в процессе его формирования. Толчок к развитию дает зачатие, смысл которого Вольф усматривал в том, что семя вносит в женский зачаток особое тонкое, «совершенное» питание. По мнению Вольфа, органы развиваются не одновременно, а в известной последовательности из некоей гомогенной, бесструктурной, неорганизованной субстанции (примером такой он считал исследованные им точки роста капусты и каштана). Процесс развития является эпигенезом – подлинным новообразованием. Вольф отвергал ссылку преформистов на то, что предсуществующие зародыши трудно различимы благодаря малой величине. Он справедливо упрекал преформистов в том, что с их точки зрения природа это инертное, косное, бессильное начало, не способное создавать новые тела, а только воспроизводящее нечто сотворенное изначально.

33 Ch. Bonnet. Palingénésie philosophique. Oeuvres complètes, t. 7, 1783, p. 65. Дело заключалось и в том, что эти «ранние этапы», с точки зрения современных научных данных, были отнюдь не ранними. Зародыш, доступный наблюдению микроскопистов той эпохи, был уже достаточно развитым.



Каспар Фридрих Вольф. 1733–1794.

Причины зародышевого развития Вольф усматривал в действии двух сил: «существенной силы» и «силы застывания» (солидесценции). Эти силы действуют на студнеобразное исходное вещество и являются причиной развития. «Существенная сила» вызывает в исходном студнеобразном веществе определенные движения, токи жидкостей и т. д., «сила застывания» задерживает в определенных местах эти движения, вызывает отложение вещества, утолщения, создает те или иные органы. «Таким образом, – писал Вольф, – существенная сила, наряду со способностью питательного сока к затвердеванию, является достаточным основанием для всякого произрастания – как в растениях, так равно и в животных»³⁴.

34 К. Ф. Вольф. Теория зарождения. М., Изд-во АН СССР, 1950, стр. 178.



Пьер Мопертюи. 1698–1759.

Эпигенетической точки зрения в XVIII в. придерживались П. Мопертюи, Джон Нидхэм, Дидро, отчасти Бюффон. Интересно, что Мопертюи сочетал учение об эпигенезе с учением о пангенезисе. Последнее сводилось к представлению о том, что в «семени» собираются особые частицы от всех органов и частей тела. В этом он видел основу явления наследственности и считал, что благодаря этому приобретаемые организмом признаки получают «отображение» в семени и передаются следующим поколениям.

В России XVIII в. эпигенетическую точку зрения кроме Вольфа защищали С.Г. Зыбелин, И. Безеке, Н. Максимович-Амбодик, А.Н. Радищев и др.³⁵

Идеи К. Вольфа в значительной мере из-за еврей новизны и антиметафизической направленности не получили широкого признания в XVIII в., и решающий перелом в споре между преформизмом и эпигенезом произошел только в XIX в. после работ К.М. Бэра, сумевшего по-новому поставить и разрешить проблему новообразования в зародышевом развитии, сняв альтернативу – или преформизм, или эпигенез.

В свете современной науки стало совершенно ясно, что если преформизм был ошибочной, метафизической концепцией, то теория эпигенеза, как она была сформулирована в XVIII в., страдала односторонностью. Согласно этой теории, субстрат развития (яйцо) – бесструктурен, и зародыш дифференцируется только под влиянием внешних воздействий. На самом деле яйцо обладает видоспецифической структурой, от которой в решающей степени зависит характер развития зародыша. Это развитие представляет результат диалектического взаимодействия внутреннего и внешнего.

Метафизическая концепция преформизма соответствовала креационистским и

³⁵ См. Л.Я. Бляхер . История эмбриологии в России (с середины XVIII до середины XIX в.). М., Изд-во АН СССР, 1955.

теологическим взглядам и укрепляла воззрения на виды как неизменные и сотворенные богом. Взгляды же эпигенетиков сыграли прогрессивную историческую роль. Они расчищали дорогу для представления об индивидуальном развитии, как процессе возникновения нового, о развитии, как движении от простого к сложному. В этом смысле концепция эпигенеза, не будучи эволюционной сама по себе, тем не менее, подготавливала почву для эволюционизма. Именно поэтому Ф. Энгельс, указывая на значение работы Вольфа «Теория зарождения», писал: «...К.Ф. Вольф произвел в 1759 г. первое нападение на теорию постоянства видов, провозгласив учение об эволюции»³⁶.

Ряд эпигенетиков подошел вплотную к материалистическому пониманию развития, а их противники неоднократно обвиняли Вольфа, Мопертюи и других в «безбожии». Например, Галлер указывал Вольфу, что теория эпигенеза неприемлема с точки зрения религии.

Глава 8

Господство метафизического мировоззрения в естествознании XVII–XVIII веков

В течение XVII–XVIII вв. в биологии был накоплен обширный фактический материал, явившийся основой важных теоретических обобщений.

В ботанике и зоологии сложились представления о «естественной связи», «сродстве», прогрессивной ступенчатой «градации» животных и растительных форм. Одновременно были разработаны основные принципы систематики, а также накоплен некоторый материал об изменчивости растительных и животных видов.

Благодаря анатомическим и физиологическим исследованиям сложились представления о строении и жизнедеятельности организмов и были установлены некоторые общие закономерности в их строении и отправлениях. Развитие сравнительного метода позволило выявить ряд черт единства в организации животных и растительных форм. Было накоплено также много фактов, свидетельствовавших о теснейшей связи организмов с окружающей средой, их приспособлении к условиям существования.

Учение К. Вольфа об эмбриональном развитии выявило несостоятельность преформистской концепции и показало, что в процессе индивидуального развития организмов происходит новообразование, а не просто развертывание предсуществующих частей зародыша. Начали накапливаться данные о закономерной смене форм жизни на протяжении прошедших геологических эпох, об изменчивости организмов под влиянием изменения условий жизни.

Развитие биологии шло в теснейшей связи с развитием других отраслей естествознания, и в первую очередь, механики, физики, химии, геологии. Накапливавшийся в биологии материал создавал необходимые предпосылки для формирования как отдельных биологических наук, так и некоторых общеприродоведческих концепций и воззрений на природу и методы ее познания, характерных для этой эпохи.

Успехи естествознания дали также обширный материал для общеприродоведческих выводов и построений. Борьба материализма и идеализма принимает в этот период новую форму, соответствующую новому уровню развития науки. С середины XVII в. и особенно в XVIII в. значительно усиливается взаимодействие философии и естествознания. Успехи естественных наук и разработка методов исследования природы были тесно связаны с развитием материалистической философии XVII–XVIII вв. «В течение всей новейшей истории Европы, и особенно в конце XVIII века, во Франции, где разыгралась решительная битва против всяческого средневекового хлама, против крепостничества в учреждениях и в идеях, материализм оказался единственной последовательной философией, верной всем учениям

³⁶ К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 354.

естественных наук, враждебной суевериям, ханжеству и т. п.», – писал В.И. Ленин³⁷.

Господство метафизического мышления.

Но как материалистическая философия, так и естествознание страдали в этот период исторически обусловленной метафизической ограниченностью. Ф. Энгельс удивительно ясно вскрыл причины господства метафизики в мышлении философов и натуралистов XVII–XVIII вв. и неизбежности ее преодоления впоследствии: «Надо было исследовать предметы, прежде чем можно было приступить к исследованию процессов. Надо сначала знать, что такое данный предмет, чтобы можно было заняться теми изменениями, которые с ним происходят. Так именно и обстоит дело в естественных науках. Старая метафизика, считавшая предметы законченными, выросла из такого естествознания, которое изучало предметы неживой и живой природы как нечто законченное. Когда же это изучение отдельных предметов подвинулось настолько далеко, что можно было сделать решительный шаг вперед, то есть перейти к систематическому исследованию тех изменений, которые происходят с этими предметами в самой природе, тогда и в философской области пробил смертный час старой метафизики»³⁸.

Биология должна была тогда произвести, прежде всего «инвентаризацию» живой природы, изучить отдельные «вещи», а уж потом перейти к «систематическому исследованию изменений». Правда, были и отдельные наблюдения и описания изменений в природе; они служили одним из источников воззрений, противостоявших господствовавшей метафизике, но они не меняли общей картины.

Концепция постоянства видов и преформизм.

Метафизичность воззрений, господствовавших в естествознании XVII–XVIII вв., особенно ярко проявлялась в представлении о неизменности органических видов.

Крупнейший систематик XVIII в. Линней придерживался формул: «species sunt constantissimae» («виды являются совершенно постоянными») и «nullae species novae» («не возникает новых видов»). Он считал, что «видов столько, сколько разных форм вначале произвело Бесконечное Существо»³⁹ (т. е. бог). Подобным же образом вы сказывался Линней и в отношении такой систематической категории, как род: «Каждый род является естественным, созданным как таковой в самом начале мира»⁴⁰. Правда, взгляды Линнея по этому вопросу в процессе его научных исследований несколько изменились, и он стал допускать возможность возникновения новых видов путем скрещивания (гибридизации) и их изменяемость под влиянием пищи, климата и культуры, но и в своих позднейших сочинениях он ограничивал это допущение всевозможными оговорками.

В биологии господствовал «призрак вечно неизменного вида». Представлению о неизменности видов соответствовала и преформистская теория в эмбриологии, отрицавшая подлинное развитие, новообразование и сводившая формирование организма к простому росту, разворачиванию зародыша, который якобы изначально содержит в себе, но только в уменьшенном виде, будущий организм. Несмотря на серьезный удар, нанесенный по этой

37 В.И. Ленин. Полн. собр. соч., т. 23, стр. 43.

38 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 21, стр. 303.

39 С. Linnaeus. Philosophia botánica. Stockholmiae, 1751, гл. VI, канон 157, Цит. по кн.: Е.Г. Бобров. Линней, его жизнь и труды. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 97.

40 Там же.

теории К. Вольфом, она оставалась господствующей на всем протяжении XVIII в.

Идеалистическая трактовка органической целесообразности.

Особенно характерным проявлением метафизических воззрений этой эпохи была трактовка органической целесообразности. Проблема целесообразности интересовала философов и натуралистов с древнейших времен. Открытия XVII–XVIII вв. – углубление знаний об организмах и их жизненных отправлениях, о замечательных приспособлениях растений и животных к среде обитания – с еще большей остротой поставили вопрос об объяснении целесообразного устройства живых тел. Однако ответ на него оставался прежним; большинство ученых продолжало считать целесообразное устройство живых тел их изначальным свойством, проявлением «мудрой предусмотрительности» творца. При этом была распространена антропоцентрическая телеология, «доказывавшая», что все сотворено богом для блага человека.

Можно сослаться на труды ряда первоклассных натуралистов, которые отдали дань теологическим и телеологическим воззрениям. Так, Н. Грю издал «Священную космологию», где телеологически трактовал строение и функции листьев и цветков. Дж. Рей написал сочинение под характерным заглавием «Мудрость бога, открывающаяся в его творениях». Я. Сваммердам в книге «Библия природы» утверждал, что организмы создала «мудрость и всемогущая рука господ бога». Он обрушивается на мысль об их естественном возникновении, используя в качестве аргумента, прежде всего их целесообразное устройство. Гарвей телеологически истолковывает работу кровеносной системы. Реомюр видит целесообразность не только в строении животных, но и в той «мудрой предусмотрительности», с которой в природе поддерживается равновесие между видами. Реймарус усматривает предустановленную целесообразность в инстинктах, которыми бог одарил животных. Спалланцани восторгается «высшей мудростью», заселившей семенную жидкость «червячками» (сперматозоидами), дабы использовать имеющиеся в ней питательные вещества, Ледермюллер доказывал мудрость создателя на микроскопических организмах. Немецкий философ Христиан Вольф, опираясь на воззрения Лейбница, пытался подвести «философское основание» под телеологическое истолкование природы.

В XVIII в. выходят многочисленные сочинения, посвященные «натуральной теологии», например «Физико-теология» Дерхэма (1712), «Пектинтеология» Цорна (1742), «Теология воды» Фабрициуса (1741), «Геология насекомых» (1743) и «Теология раковинных» Лессера (1744) «Теология рыб» Онефальшприхтера (1754).

«Высшая обобщающая мысль, до которой поднялось естествознание рассматриваемого периода, – пишет Ф. Энгельс, – это – мысль о целесообразности установленных в природе порядков, плоская вольфовская телеология, согласно которой кошки были созданы для того, чтобы пожирать мышей, мыши, чтобы быть пожираемыми кошками, а вся природа, чтобы доказывать мудрость творца»⁴¹.

Подобные взгляды на органическую целесообразность продолжали господствовать и в первой половине XIX в. – вплоть до появления трудов Дарвина.

Теологическим и телеологическим воззрениям соответствовали виталистические представления, согласно которым жизненные явления объяснялись наличием у живых существ особой непознаваемой «жизненной силы», «архея» и тому подобных мистических начал (Парацельс, ван Гельмонт, Шталь и др.). Виталистические представления легко согласовывались с религиозным учением о бессмертной душе, управляющей человеческим телом.

Следует отметить, что оживление витализма в конце XVIII начале XIX в. было связано в известной мере с неудачей предшествовавших попыток свести жизнедеятельность

41 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 350.

организмов к простейшим законам механики, физики и химии. С ростом биологических знаний ученые все более убеждались в сложности организма как целого. Не имея возможности объяснить сущность жизни, причины жизнедеятельности организмов, исходя из свойств самого живого, они прибегали к особым силам, внешним по отношению к организму. В какой-то мере этому способствовало распространение ньютоновской «динамической» концепции, с ее представлениями о «силах», определяющих взаимодействие между телами. При этом, если одни биологи, используя понятие «силы», вкладывали в него материалистическое содержание (например, «существенная сила» К. Вольфа), то другие истолковывали специфические «силы», действующие в живой природе, в виталистическом, мистическом духе. В новой форме был совершен возврат к схоластическим «тайным силам», управляющим природными явлениями.

* * *

Таковы особенности метафизического мировоззрения, господствовавшего в эту эпоху. Ф. Энгельс охарактеризовал ее следующими словами: «Но что особенно характеризует рассматриваемый период, так это – выработка своеобразного общего мировоззрения, центром которого является представление *об абсолютной неизменяемости природы*... Земля оставалась от века или со дня своего сотворения (в зависимости от точки зрения) неизменно одинаковой. Теперешние „пять частей света“ существовали всегда, имели всегда те же самые горы, долины и реки, тот же климат, ту же флору и фауну, если не говорить о том, что изменено или перемещено рукой человека. Виды растений и животных были установлены раз навсегда при своем возникновении, одинаковое всегда порождало одинаковое... В природе отрицали всякое изменение, всякое развитие... Для естествоиспытателей рассматриваемого нами периода он был чем-то окостенелым, неизменным, а для большинства чем-то созданным сразу. Наука все еще глубоко увязает в теологии»⁴². Вместе с тем, уже в это время, под влиянием вновь установленных фактов, возникали сомнения в старых догмах, высказывались идеи, расшатывавшие представления о неизменяемости природы вообще, неорганического мира в частности. Постепенное формирование этих идей в XVIII в. будет рассмотрено в следующей главе.

Глава 9

Возникновение и развитие представлений об изменяемости живой природы

Несмотря на господство вплоть до середины XIX в. метафизических представлений об органическом мире, в произведениях отдельных натуралистов и философов XVII, особенно XVIII в., можно встретить высказывания, выходящие за рамки концепции неизменяемости природы. Правда, они оставались разрозненными и не выливались в сколько-нибудь определенное представление о развитии органического мира, но они представляют немалый интерес, так как помогают понять сложный, противоречивый и медленный процесс познания, который привел, в конце концов, к открытию эволюции органического мира. Только в очень редких случаях такие высказывания несли в себе элементы подлинного исторического подхода к природе, в большинстве же случаев они содержали истолкование того или иного явления или его отдельных сторон, не затрагивая общего убеждения в неизменяемости и изначальной целесообразности всего сущего.

Важнейшими узловыми вопросами в трудах натуралистов и философов XVII–XVIII вв., обсуждение которых подтачивало веру в неизменяемость органического мира, были

⁴² К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 348–349.

следующие: 1) допущение изменяемости видов в ограниченных пределах под воздействием внешних условий, упражнения и неупражнения органов и гибридизации; 2) идея естественной группировки организмов, естественного сродства и представление о том, что определенные группы видов могли произойти от общих родоначальников; 3) мысль о значении фактора времени в изменении организмов (и в этой связи приближение к правильной трактовке ископаемых форм); 4) идея последовательности форм, выраженная весьма распространенным представлением о «лестнице существ» (и в этой связи обнаружение параллелизма между ступенями зародышевого развития и ступенями усложнения животного мира); 5) идея «прототипа» и единства плана строения различных организмов; 6) допущение возможности резких превращений (трансформаций) одних организмов в другие; 7) идея естественного возникновения организмов путем самозарождения, и, наконец, 8) мысль о естественном возникновении органической целесообразности.

Допущение ограниченной изменчивости видов.

Мысль о том, что органические формы могут изменяться под влиянием разнообразных условий внешней среды – климата, пищи, почвы, под влиянием упражнения и неупражнения органов, одомашнения, гибридизации, причуд наследственности и т. п., – была довольно широко распространена в XVI–XVIII вв.

В XVI XVII вв. Фрэнсис Бэкон, Джон Рей, Роберт Морисон и другие высказывали мысль, что виды могут изменяться под влиянием культуры, при изменении климатических и почвенных условий. Томас Браун придавал большое значение в изменении типичной видовой формы химическим влияниям. Еще раньше Лемниус, Скалигер, Ключиус и многие другие полагали, что изменение типичной формы может произойти в результате унаследования какого-либо нового приобретенного признака. Интересно, что Лемниус отмечал как искусственно вызванные, так и спонтанные изменения видов. Однако никто не шел дальше допущения лишь возможности изменения, или, как тогда говорили, «дегенерации» (в смысле перерождения) вида; мысль же о постепенном превращении одних видов в другие в целом была чужда ученым того времени. Только отдельные из них пытались выйти за пределы такого понимания, да и то чрезвычайно редко. Одним из таких ученых был французский ботаник М. Маршан.

В 1707 г. в статье по поводу обнаружения необычной формы розы Маршан писал, что эта форма «не могла быть такой от начала света», и пытался объяснить появление подобных форм измененным движением соков в теле растения. К этой теме Маршан возвращался несколько раз. В 1719 г. он изложил свои наблюдения над изменением пролески. Обнаружив новые формы *Mercuriale foliis capillacies*, он сделал вывод, что «мы видим рождение двух постоянных видов, которые были нам неизвестны...»⁴³. «Всемогущая сила», по мнению Маршана, создает только родоначальные формы каждого рода, а эти формы, «размножаясь, производят разновидности, среди которых некоторые остались константными и перманентными, образовав виды»⁴⁴. Маршан не ограничился пролесками. Он отметил, что подобные же видоизменения наблюдались у анемонов, тюльпанов и других растений. Любопытно, что в отчете Французской Академии за 1719 г., где было опубликовано краткое изложение работы Маршана, имеется следующее замечание: «Эти новообразования трактуются ботаниками лишь как разновидности, неспособные изменить виды; но почему бы

43 *M. Marchant. Observations sur la nature des plantes. Mêm. Acad. Sci. Paris, 1719, p. 64.*

44 Там же.

природе не быть способной произвести новообразования, которые пошли бы и до этого предела? Кажется, что она (природа) менее постоянна и более многообразна в отношении растений, чем в отношении животных, и кто знает границы этого многообразия?»⁴⁵.

В вопросе об изменчивости характерна позиция Линнея. Если в 1736 г. в «Fundamenta botánica» Линней еще решительно отрицал изменчивость видов, то уже несколько лет спустя он писал о новом виде *Feloria*, который, по его мнению, произошел от льнянки *Linaria vulgaris*. Линней допускал также, что чертополох *Carduus tomentosus pyrenaicus* произошел путем изменения другого вида – *Carduus capita rotundo*, и сделал заключение, что виды могут изменяться под влиянием климата и почвы (*coelum et solum*), а также в результате гибридизации. Путем скрещивания разных видов могут возникнуть новые виды, которые в строении цветка будут в известной мере походить на мать, в строении листы – на отца. Так, он полагал, что вид бодреца *Pimpinella agrimmides* произошел в результате скрещивания *Pimpinella sanguisorba minar laevis* с репейничком *Agrimonia officinarum*, а вид вероники *Veronica spuria* является продуктом скрещивания *Veronica maritima* с вербеной *Verbena officinalis*.

В 60-х годах XVIII в. Линней был склонен допускать, что современные виды явились продуктом гибридизации каких-то исходных форм. Он лично произвел несколько опытов по межвидовой гибридизации растений. В сборниках «Amoenitates Academiae» в 1749–1776 гг. при его непосредственном участии печатались труды, среди которых были работы, затрагивавшие вопросы изменчивости видов путем гибридизации. Но допуская возможность рассматривать все виды одного и того же рода как возникшие из одного вида, достигшего разнообразия благодаря гибридизации, а разновидности – формами, изменившимися в силу случайного влияния климата, почвы и т. п., Линней считал такие представления только предположениями, значение которых он сильно ослабил оговорками о «чуде творения».

Следует отметить, что опыты по гибридизации, особенно растений, уже в XVIII в., получили весьма широкое развитие, в частности, во Франции и в Германии, и диктовались в этот период преимущественно запросами сельского хозяйства, стремлением получить новые сорта, которые отличались либо большей продуктивностью, либо привлекали бы к себе внимание с эстетической точки зрения. Не удивительно поэтому, что инициатива в постановке опытов по гибридизации принадлежала селекционерам-практикам.

Одним из первых французских гибридизаторов был А. Дюшен. Он известен своим сочинением «Естественная история земляник» (1766) и выведением новой цельнолистной расы этой культуры – *Fragaria tonophylla*, явившейся, по-видимому, одним из первых случаев обнаружения мутаций у растений. В связи с этим открытием Дюшен ввел понятие расы, высказал ряд интересных мыслей о промежуточных расах и об относительности разграничений между видом и разновидностью. Он настаивал на изменяемости видов и их естественном возникновении в пределах рода.

В ограниченных пределах изменение растительных видов путем естественной гибридизации допускал и А.Т. Болотов. Случаи опыления рылец пыльцой других пород «подают средство природе зародить в тех цветках уже не такие семена, какими бы по природе своей быть надлежало, а другие, способные производить от себя породы совсем новые и до того небывалые»⁴⁶.

Об изменяющем влиянии климата (указывая на изменения лошадей), пищи (отмечая ее воздействие на «внутреннюю форму» желудка овцы), domestikации (приписывая ей образование таких признаков, как различные формы ушей у собак, альбинизм и др.) писал Бюффон. Особую роль в изменении видов он приписывал гибридизации. По Бюффону, близкие виды «по-видимому, отделились друг от друга благодаря воздействию климата, пищи и продолжительности времени, которое производит всевозможные комбинации и выявляет

45 Histoire de l'Acad. des Sciences. Paris, 1719, p. 58.

46 А.Т. Болотов. Избр. соч. Под ред. И.М. Полякова и А.П. Бердышева. М., 1952, стр. 394.

все способы изменения, усовершенствования и перерождения». Отметив особенности географического распространения животных и различия между животными Нового и Старого Света, Бюффон писал: «Нет ничего невозможного, ничего нарушающего порядок природы в том, что все животные Нового Света отличаются от животных Старого Света, от которых они некогда получили начало»⁴⁷. Он полагал также, что по мере изменения климата на Земле высокоорганизованные животные перерождались в менее совершенные формы.



Жорж Луи Леклерк Бюффон. 1707–1788.

Даже Ш. Бонне, который придерживался креационистских взглядов, защищал теорию преформации, в связи со своими исследованиями паразитических червей из рода *Taenia* допускал, что паразитические черви произошли путем изменений от свободно живущих червей, попавших в организм человека или животного. Интересно, что Бонне высказал мысль о происхождении различных человеческих рас путем видоизменения от одной исходной формы.

К мысли о подлинном развитии в природе, и в частности в органическом мире, в этот период в известной мере приблизились французские материалисты XVIII в., особенно Дени Дидро. Уже Ж.-О. Ламеттри сопоставлял психические способности различных групп животных и человека, отмечал их постепенное нарастание и утверждал, что «переход от животных к человеку не очень резок»⁴⁸. В книге «Человек-растение» (1748) он явно подошел к идее постепенного совершенствования организмов и, касаясь причин, обуславливавших развитие психических способностей, писал, что они связаны со степенью сложности

⁴⁷ Buffon. Histoire naturelle, v. 9, p. 126; v. 19, p. 334. Paris.

⁴⁸ Ж.-О. Ламеттри. Избр. соч. М., 1925, стр. 193.

поддержания жизни, удовлетворения жизненных потребностей.

Значительно ближе других к идее развития органического мира подошел Дидро. В 70-е годы XVIII в. он писал: «Не надо думать, будто они (животные) были всегда и будто они останутся всегда такими, какими мы их наблюдаем теперь. Это – результаты протекшего огромного времени, после которого их цвет и их форма, кажется, остаются в стационарном состоянии. Но так лишь кажется»⁴⁹. В одной из заметок к «Элементом физиологии» он отметил: «...общий порядок вещей непрерывно изменяется. Как же может оставаться неизменной продолжительность существования вида посреди всех этих перемен?»⁵⁰. Причины изменений Дидро усматривает во влиянии условий окружающей среды, а также в упражнении и неупражнении органов: «Организация определяет функцию и потребности. Иногда потребности влияют на организацию; это влияние может быть настолько велико, что иногда оно порождает органы и всегда изменяет их...»⁵¹. Другой французский материалист XVIII в. Поль Гольбах в 1770 г. писал, что «нет никакого противоречия в допущении, что виды организмов непрерывно изменяются, и что мы также не можем знать того, чем они станут, как и того, чем они были»⁵².

Изменчивость форм как в результате случайных отклонений во «внутреннем предрасположении» животных, так и особенно под влиянием изменения климата допускал и младший современник Дидро французский врач и философ-материалист П.Ж. Кабанис, причем он считал, что приобретаемые признаки наследуются. Кабанис придавал большое значение изменению привычек как исходному моменту в изменчивости видовых признаков. Он допускал также и возможность изменения в широких пределах природы человека: «Человек, – писал Кабанис, – как и другие животные мог претерпеть многочисленные видоизменения, может дать существенные трансформации на протяжении многих прошедших веков»⁵³.

Примерно тех же идей придерживался и французский натуралист второй половины XVIII в. Жан Клод Деламетри. Изменения, возникшие под влиянием внешней среды и упражнения органов, считал он, накапливаясь из поколения в поколение, могут привести к тому, что возникнет такая большая разница между этими индивидуумами, что их нельзя будет отнести к одному виду. Человека он называл «усовершенствованной обезьяной».

В конце XVIII в. проблема изменчивости видов широко обсуждалась в сочинениях деда Чарльза Дарвина – Эразма Дарвина. Он описывал изменение видов под влиянием различных внешних условий, domestikации, зародышевых вариаций (например, появление кур с добавочными пальцами), скрещивания между видами, упражнения и неупражнения органов. В результате изменения потребностей, как он полагал, изменяется степень функционирования отдельных органов, что приводит к их преобразованию. При этом он ссылаясь на образование рогов оленя, хобота слона, когтей хищных животных и т. д. Некоторые из таких образований или склонностей, по его мнению, передаются потомству.

Уверенность в унаследовании приобретенных признаков была широко распространена в XVIII в. Собственно, эта идея возникла в древней Греции и затем перешла в сочинения натуралистов XVI–XVIII вв. Ее придерживались Сильвий, Кардано, Лемниус, Парэ, Мальпиги, Рей, Адансон, Бюффон и многие другие. Зачастую она выступала в связи с гипотезой пангенезиса. Представления об изменчивости организмов под воздействием

49 Д. Дидро. Собр. соч., т. 2. М.-Л., 1935, Стр. 352.

50 Д. Дидро. Собр. соч., т. 2. М.-Л., 1935, стр. 525.

51 Там же, стр. 433.

52 П. Гольбах. Система природы. М., Соцэкгиз, 1940, стр. 55.

53 P. Cabanis. Rapports du physique et du moral de l'homme, t. 2. (Цит. по 3-му изд., 1815, стр. 249).

внешних условий, об унаследовании приобретенных таким путем изменений и о пангенезисе как механизме, объясняющем это унаследование, нередко использовались для обоснования мысли об изменчивости видов. Например, Мопертюи, развивая идею пангенезиса, утверждал, что в тех случаях, когда «элементарные частицы» не сохраняли привычного порядка, который они имели в организме отца и матери, могло происходить образование новых форм животных.

Итак, мысль о том, что органические формы могут изменяться, высказывали многие натуралисты и философы XVIII в. Однако эти представления ограничивались констатацией изменчивости в пределах низших систематических категорий и не вылились в сколько-нибудь явной форме в идею об исторической преемственности видов и развитии всего органического мира от низшего к высшему.

Представление о «естественном средстве» и «общих родоначальниках».

Существенную роль в подготовке эволюционного учения играло обнаружение определенного соподчинения видов и различной степени близости между ними. Это не могло не привести в конечном итоге к вопросу о причине близости между различными видами.

Систематики XVIII в. постепенно приходят к пониманию различия между искусственной и естественной системами и к идее ступенчатого многообразия организмов; и хотя большинство натуралистов XVII–XVIII вв. не видели еще в естественных группировках ничего кроме проявления «плана творца», накопление материала о близости различных видов и об их иерархической соподчиненности вызывало у некоторых натуралистов предположение, что те или иные группы видов могли иметь общих родоначальников.

Так, французский ботаник П. Маньоль допускал реальное родство в пределах семейства. Эта точка зрения выражена ясно и в сочинении М. Гэйла: «Мы не должны думать, – писал он, – что все виды, которые сейчас существуют, были первоначально сотворены, но только первичные и основные виды»⁵⁴ Маршан говорил о «главах каждого рода» (*chefs de chaque genre*), т. е. исходных формах всех видов того или иного рода. Бюффон говорил об «общих родоначальниках» (*souches communes*) для целых семейств. Он допускал, например, что у млекопитающих могло быть 38 таких родоначальных форм.

Ласепед не ограничивался вопросом об изменяющем влиянии среды, доместикиции, скрещивания и т. д. Он ставил вопрос о том, как вообще объяснить все многообразие видов. Ответ на этот вопрос ему не был вполне ясен, однако он охотно привел взгляд, согласно которому все возрастающее многообразие форм обязано тому, что из немногих первичных видов возник ряд вторичных. Эти последние дали начало видам третьего порядка и т. д.

На раннем этапе своей научной деятельности общее происхождение близких видов допускал также и П.С. Паллас.

Подобные представления означали значительный шаг вперед в формировании эволюционных воззрений, но к целостному учению об эволюции они сами по себе привести не могли.

Фактор времени в изменении организмов.

В 1755 г. появилась «Всеобщая, естественная история и теория неба» Канта. Существование Земли исчислялось в ней миллионами лет. «...В открытии Канта, – говорил Энгельс, – заключалась отправная точка всего дальнейшего движения вперед. Если Земля была чем-то ставшим, то чем-то ставшим должны были быть также ее теперешнее

⁵⁴ M. Hale. The primitive organisation of Mankind. London, 1677, p. 304.

геологическое, географическое, климатическое состояние, ее растения и животные, и она должна была иметь историю не только в пространстве – в форме расположения одного подле другого, но и во времени – в форме последовательности одного после другого»⁵⁵. Но, как тут же добавил Ф. Энгельс, сочинение Канта не вызвало непосредственного эффекта.

Мысль о значении времени в изменении организмов нашла отражение в заметках Дидро, которые он делал в 70-е годы и которые были изданы под названием «Элементы физиологии». Бюффон в «Эпохах природы» определил возраст Земли приблизительно в 75 000 лет и пытался выяснить, сколько времени заняло формирование на Земле живых существ (по его мнению, продолжительность этого периода около 20 000 лет). «Время шагает всегда ровным шагом, – писал Бюффон, – однообразным и размеренным, оно ничего не делает скачками, но оно делает все путем градаций, нюансов, путем последовательным»⁵⁶.

Значение фактора времени в изменении земной поверхности и, частично, органических форм признавали Ласепед, де Майе, Деламенти, Эразм Дарвин и другие. Вслед за Бюффоном писал о значении фактора времени и А. Каверзнев.

Исторически подходил к явлениям природы и М.В. Ломоносов. Он писал, например, что «долгота времени и множество веков, требуемых на обращение дел и произведение вещей в натуре, больше, нежели как принятое у нас церковное исчисление...»⁵⁷. А.Н. Радищев также утверждал, что все изменения в природе происходят на протяжении огромных промежутков времени.

Постепенно проникавшее в сознание многих натуралистов представление об огромной продолжительности геологического времени явилось одной из необходимых предпосылок учения об историческом развитии органического мира. Но осознание значения фактора времени для изменения природных тел, в том числе и организмов, само по себе еще не означало признания их подлинного развития. Обычно дело сводилось лишь к общему выводу о неодновременном происхождении видов, о возникновении на протяжении огромных промежутков времени то одних, то других органических форм.

Последовательность природных тел. «Лестница существ».

Стремление объяснить обнаружившееся соотношение между группами растений и животных, определенную последовательность в степени совершенства их организации породило идею «лестницы существ».

Со времени Аристотеля философы и ученые нередко приходили к мысли, что все создания природы могут быть расположены в линейном порядке, сообразно высоте своей организации, в виде единой иерархической серии форм. Что касается натуралистов XVI–XVIII вв., то их представления о единой лестнице существ были связаны в первую очередь с ограниченностью знаний того времени. Поскольку сравнительная анатомия находилась только в зачаточном состоянии, за отправной пункт при сопоставлении форм брали обычно человека, как существо более известное, а затем в зависимости от большего или меньшего сходства с человеком намечалась градация существ (точнее деградация). Поверхностное знакомство с организмами позволяло располагать их по ступеням единой лестницы.

В средние века идея иерархической градации всего существующего в мире была одной из ведущих, отражавшей общую направленность феодальной идеологии.

55 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 351.

56 Buffon. Histoire naturelle, v. 6. Paris, 1756, p. 59–60.

57 М.В. Ломоносов. Избранные философские произведения. М., Госполитиздат, 1950, стр. 430.

Эта идея стала одной из самых популярных в философии и естествознании XVII–XVIII вв.

Большое влияние на ее формирование оказали воззрения Лейбница (см. главу 4). Под их воздействием сложились, в частности, биологические взгляды Шарля Бонне, которому принадлежит главная роль в развитии и распространении идеи «лестницы существ». Его работы пользовались большой популярностью в Европе. Любопытно отметить, что его сочинение «Созерцание природы» (1764), где было изложено учение о «лестнице существ», в 1804 г. вышло в русском переводе в Смоленске.

Бонне следующим образом интерпретировал идею «лестницы существ». Между самыми простейшими и совершеннейшими проявлениями природы существуют постепенные переходы так, что все тела составляют всеобщую непрерывную цепь. Основание лестницы составляют неделимые – монады, а ее вершину венчает высшее совершенство – бог. От «невесомых материй» через огонь, воздух, воду, «земли», металлы, «камни», промежуточные формы между минералами и растениями, между растениями и низшими животными (зоофиты) и через них к высшим животным и человеку тянется единая нить без скачков и перерывов. Каждое царство природы составляет свою лестницу, непосредственно примыкающую концами через промежуточные формы к лестнице соседнего царства. Всеобщее единство и согласованность в природе обеспечиваются гармонией, предустановленной богом.

В принципе считалось, что «лестница» содержит столько ступеней, сколько существует отдельных видов растений и животных.

Представление о лестнице существ поддерживали в XVIII в. не только последователи Лейбница, но и материалисты. Последние исходили не из учения о предустановленной гармонии, а из представления о развитии материи от простого к сложному. Ламеттри, а затем Дидро выводили единство и постепенность в природе из единства материальной основы всех ее тел, в том числе и органических. Дидро допускал даже, что весь длинный ряд животных может быть различными ступенями развития одного животного. Другой французский философ-материалист XVIII в. Ж.Б. Робине также поддерживал идею существования единой цепи живых существ⁵⁸, но он не поднялся, однако, до идеи подлинного преемственного развития форм. Он имел в виду лишь их последовательность *в пространстве, но не во времени*.

В России представление о градации всех природных тел, о «лестнице существ» поддерживал А.Н. Радищев, приблизившийся к представлению о единстве и развитии природы. Примечательно, что Радищев подчеркивал единство, «единоутробность» человека со всей природой и сближал человека пещерного периода с орангутаном.

В конце XVIII в. благодаря более детальному знакомству с фактическим материалом некоторые исследователи пришли к отрицанию «лестничного» расположения форм и к попыткам установления более сложных схем. Это было связано в первую очередь с развитием сравнительной анатомии, с исследованиями Вик д'Азира, Добантона, Блуменбаха и других ученых, которые подвергли сомнению непрерывность ряда от простейших до человека и развенчали наивные формы «лестницы существ». Ласепед, Батш и другие писали о том, что тела природы не располагаются в единую линию, а соединяются самыми различными способами при помощи бесчисленных отношений.

Для изображения соотношения между организмами было предложено много способов: схема родословного древа (наметившаяся в самых общих чертах у Далласа, 1766; Дюшена, 1766), схема географической карты (Линней), схема сети (Герман, 1783; Донати, 1750; Батш, 1788), схема параллельных рядов (Вик д'Азир, 1786). Однако элементы «лестницы существ» продолжали обнаруживаться у многих авторов, так как факт постепенного повышения уровня организации живых существ был вне сомнения.

«Лестница существ» воплощала в себе метафизические представления эпохи.

58 См. Ж.Б. Робине. О природе. М., Соцэкгиз, 1936, стр. 339.

Отдельные ступени лестницы мыслились только как *существующие одна подле другой*, а не как исторически связанные друг с другом звенья, возникающие одно из другого в процессе развития. Однако и в этой метафизической форме лестница отражала мысль о единстве, связи и последовательности форм, о постепенном усложнении организмов и о наличии переходов между ними. В преобразованном виде представление о градации форм стало одной из основных предпосылок эволюционного учения Ламарка.

Идея «прототипа» и единства плана строения организмов.

В известной оппозиции к идее «лестницы существ» стояла другая мысль, явившаяся существенным элементом эволюционизма, – мысль о единстве строения разных организмов. Один из главных выразителей этой идеи Жоффруа Сент-Илер в 1795 г. противопоставлял ее идее «лестницы существ».

Мысль о прототипе была распространена необычайно широко. На протяжении нескольких столетий ее высказывали Аристотель, Ньютон, Сваммердам, Хантер, Ламеттри, Дидро, Робин, Викарий, Жоффруа Сент-Илер и многие другие. Она получила подкрепление в зоологических и анатомических исследованиях, которые обнаруживали многочисленные черты сходства между различными группами животных при всем их внешнем многообразии.

Идея прототипа существовала в двух модификациях. Первая носила ясно выраженный абстрактно-морфологический характер (Робин и др.) и была преобладающей. Вторая была связана с пониманием прототипа как реально существовавшего исходного существа.

Идеей единства органического мира проникнуто сочинение Ламеттри с характерным названием «Человек-растение» (1748). В сочинении Дидро «Мысли об объяснении природы» (1754) прототип трактовался как некое реальное первичное существо. Он писал в нем: «По-видимому, природе нравится бесконечно и разнообразно варьировать один и тот же механизм... Рассматривая животное царство и замечая, что среди четвероногих нет ни одного животного, функции и части которого особенно внутренние, целиком не походили бы на таковые же другого четвероногого, разве не согласишься охотно, что некогда было одно первое животное, прототип всех животных, некоторые органы которого природа удлинила, укоротила, трансформировала, умножила, срастила – и только»⁵⁹. В другом труде, ссылаясь на работы Кампера, Дидро писал, что от одной единственной «модели» можно путем анатомических трансформаций произвести ряд животных «от человека до аиста».

Представление о единстве плана строения имело важное значение для формирования эволюционных воззрений. В то же время оно могло найти объяснение только в допущении общности происхождения обнаруживающих это единство форм.

Идея трансформации органических форм.

В XVIII в. существовала весьма своеобразная концепция механистического трансформизма, заключавшаяся в допущении неожиданных резких превращений одних организмов в другие. Наиболее ярким выразителем этой точки зрения был французский путешественник и натуралист-любитель де Майе, автор популярного в то время сочинения «Теллиамед, или беседы индийского философа с французским миссионером о понижении уровня моря, образовании суши, происхождении человека и т. д.» (1748).

Де Майе высказывал следующие предположения о происхождении организмов. В море

⁵⁹ Д. Дидро. Собр. соч., т. 1. М.-Л., 1926, стр. 306.

имеются вечные семена жизни. Из этих семян развиваются морские организмы, которые путем резких трансформаций превращаются в наземных. «Кто может сомневаться в том, – писал де Майе, – что от летающих рыб произошли наши птицы, которые парят в воздухе; или что от тех животных, которые ползают в глубине моря, произошли наши наземные животные?»⁶⁰.

Следующие страницы «Теллиамеда» посвящены описанию того, как могла совершаться подобная трансформация. Де Майе полагал, что «морские обезьяны» дали начало наземным обезьянам, а лев, лошадь, бык, свинья, волк, верблюд, кошка, собака, коза и овца также имеют подобных себе морских прародителей. «Превращению гусеницы в бабочку в тысячу раз было бы труднее поверить, чем превращению рыбы в птиц, если бы эта метаморфоза не происходила каждодневно у нас на глазах». Не всегда, конечно, превращение, подобное превращению рыбы в птицу, может удасться, но «пусть сто миллионов погибнет, будучи неспособными приспособиться, достаточно, если это удастся двум для того, чтобы произошел (новый) вид»⁶¹.

Аналогичные допущения возможности резких трансформаций встречаются и у многих философов-материалистов XVIII в., а также у натуралистов XVIII – начала XIX в. Иногда оно связывалось с представлением о прототипе, который якобы претерпевает трансформацию то в одном, то в другом направлении. В начале XIX в. к мысли о резких трансформациях пришел Э. Жоффруа Сент-Илер на основе своих эмбриологических и тератологических исследований.

Механистический трансформизм глубоко отличен от эволюционной точки зрения, ибо в нем нет подлинного историзма.

Идея самозарождения в ее отношении к трансформизму.

В XV–XVIII вв. было широко распространено убеждение в возможности самопроизвольного зарождения. Философы Декарт, Ламеттри, Дидро, Гольбах, натуралисты и медики ван Гельмонт, Перро, Мариотт, Лицетус, Моргоф, Сильвий, Бюффон, Эразм Дарвин, Нидхэм, Ингенхауз, Гледич, одно время Линней и многие другие выступали в защиту этого взгляда, опираясь зачастую на весьма различные аргументы.

В XVII–XVIII вв. благодаря успехам в изучении низших организмов, оплодотворения и развития животных, а также наблюдениям и экспериментам Реди, Левенгука, Жобло, Спалланцани, Тереховского и других вера в самопроизвольное зарождение была основательно подорвана.

Однако вплоть до появления в середине XIX в. работ Луи Пастера это учение продолжало находить приверженцев.

Идея самозарождения относится по существу к той эпохе, когда господствовали религиозные представления. Те философы и натуралисты, которые не хотели принимать церковного учения о «сотворении», при тогдашнем уровне знаний легко приходили к идее самозарождения. Впрочем, иногда в признании самозарождения выражались и виталистические представления. В той мере, в какой, *в противовес вере в сотворение*, подчеркивалась *мысль о естественном возникновении организмов*, идея самозарождения имела на известном этапе определенное прогрессивное значение. Поэтому против этой идеи часто выступали теологи и теологически настроенные ученые.

60 Telliamed ou Entretiens d'un philosophe indien..., t. 2. Amsterdam, 1748, p. 135 136.

61 Там же, стр. 142–143.

Естественное возникновение органической целесообразности.

Одним из главных препятствий на пути признания изменчивости животных и растительных форм была в XVII–XVIII вв. телеология, трактовавшая органическую целесообразность как проявление гармонии, изначально установленной богом. «Призрак извечной целесообразности» стоял на пути эволюционного учения. Особое значение в этих условиях приобретали попытки показать, что органическая целесообразность не создана, а возникла естественным путем в результате браковки дисгармоничных организмов.

С этой точки зрения очень важны выступления французских философов-материалистов. «Совершенное не является делом одного дня в области природы, точно так же как и в области искусства... Материи пришлось пройти через бесчисленное количество всяких комбинаций, прежде чем она достигла той единственной, из которой могло выйти совершенное животное», – писал Ламеттри⁶². Идею изначальной целесообразности резко критиковал Дидро, который писал о «глупости некоторых защитников учения о конечных причинах». «Можно ли найти здесь повод для прославления мнимого творца?.. Если все, что существует в данное время, есть необходимое следствие своего прошлого состояния, то тут не о чем говорить. Если же желают из этого сделать чудо творения какого-то бесконечного, мудрого и всемогущего существа, то в этом нет никакого смысла»⁶³. В «Письме о слепых в наизидание зрячим» (1749) Дидро высказал замечательную догадку, восходящую к Эмпедоклу и Лукрецию Кару, о том, что среди первоначальных организмов было множество несовершенных, с течением времени все неудачные комбинации постепенно исчезли и «сохранились лишь те из них, строение которых не заключало в себе серьезного противоречия и которые могли существовать и продолжать свой род»⁶⁴.

Аналогичную мысль высказывал и Гольбах, говоря о «чудовищных существах». «Эту способность приспособления, эту относительную согласованность мы называем *порядком вселенной*; отсутствие ее мы называем *беспорядком*. Существа, называемые нами *чудовищными*, это те, которые не могут быть в соответствии с общими или частными законами окружающих их существ или тех целых, в которых они находятся; при своем образовании они могли приспособиться к этим законам, но законы эти противились их совершенству, благодаря чему они не могут продолжать существовать»⁶⁵. Критика телеологии содержится и в сочинениях Спинозы. Гёте отмечал, что именно Спиноза помог ему разоблачить «нелепые конечные причины».

Антителеологические идеи высказывались рядом натуралистов, например Юнгом, Борелли, Ласепедом. Бюффон, возражая против мысли о конечных причинах, писал, что сторонники этой мысли «принимают результат за причину»⁶⁶. В другом месте Бюффон подчеркивал, что «все тела несовершенного организованные, все дефектные виды (*Espèces défectueuses*) уничтожаются, и остаются, как они до сегодня и сохранились, только формы наиболее мощные, наиболее совершенные как среди животных, так и среди растений»⁶⁷. Бюффон придавал значение случайности в образовании органических тел: «Все происходит так, как на протяжении времени все сочетается»⁶⁸.

62 Ж.-О. Ламеттри. Избр. соч. М., 1925, стр. 256–257.

63 Д. Дидро. Собр. соч., т. 2. М.-Л., 1935, стр. 361.

64 Там же, т. 1, стр. 254.

65 П. Гольбах. Система природы. М., 1940, стр. 54.

66 Buijon. Histoire naturelle, v. 3. Paris, 1749, p. 10.

67 Там же, стр. 121.

68 Там же, стр. 93.

Следует подчеркнуть, однако, качественное отличие этих представлений от дарвиновского учения о естественном отборе. Учение Дарвина рассматривает отбор как важнейший фактор исторического развития одних форм организмов из других. Упомянутые же представления философов-материалистов, как древности, так и XVII–XVIII вв. говорят о своеобразной «массовой сортировке» различных органических форм, порождаемых *одновременно и независимо одна подле другой*, а не развивающихся одна из другой. Одни организмы случайно возникают благодаря сочетанию материальных частиц в гармонической форме, другие – в дисгармонической, и эти последние безжалостно бракуются природой. Слова Ламеттри о материи, испытывающей разные комбинации, прежде чем получится «совершенное животное», очень ясно выражают указанную точку зрения. Однако и в такой форме идея браковки играла несомненно положительную роль: она противостояла телеологическим воззрениям и показывала, что органическая целесообразность не изначальна и возникла естественным путем.

* * *

Итак, к исходу XVIII в. в науке накопился солидный материал, противоречивший господствовавшим представлениям о неизменяемости видов. Было высказано немало замечательных догадок, а порой и верных положений. Но они не сложились еще в определенную систему взглядов, не привели еще к учению об эволюции. Мысль об изменяемости видов высказывалась большей частью как одно из возможных предположений, противопоставлявшихся религиозным догмам, а не как стройное обоснованное фактами учение. Для этого не было еще ни достаточного естественнонаучного материала, ни той свободы от метафизического взгляда на природу, которая позволила бы непредубежденно взглянуть на множество новых фактов. Отсюда гипотетичность и часто внутренняя противоречивость суждений о развитии природы в XVIII в.

Глава 10

Первая попытка создания концепции эволюции органического мира (Ламарк и его учение)

Первым среди натуралистов и философов, кто не мимоходом, не в связи с обсуждением других вопросов, а специально обратился к изучению проблемы эволюции, стремясь охватить ее во всей возможной тогда широте, был Жан-Батист Ламарк. В этом смысле его концепция по справедливости может быть названа первым в истории целостным учением об эволюции.

Безотносительно к тому, насколько удачной была эта концепция в деталях и целом, она сыграла большую историческую роль. Ламарк впервые превратил проблему эволюции в предмет специального изучения, в особое направление биологических исследований. В этом его непреходящая заслуга.

После появления «Философии зоологии» можно было как угодно относиться к учению Ламарка, но закрывать глаза на существование проблемы эволюции стало уже невозможно.

Каждое крупное открытие в истории науки как бы подводит итог предшествующего развития той или иной области знания и одновременно открывает новый этап в ее изучении.

Возникнув на рубеже XVIII и XIX вв., эволюционная концепция Ламарка явилась завершением поисков тех натуралистов и философов XVIII в. (среди последних в особенности французских материалистов XVIII в.), которые пытались осмыслить проблему развития органического мира. И по стилю мышления, и по способу доказательства сочинения Ламарка по вопросам эволюции принадлежат XVIII в. Но от всего, что писалось прежде по

проблеме эволюции, они отличаются принципиально новой чертой. Проблема эволюции впервые была раскрыта в них как самостоятельная, имеющая исключительное значение для изучения органического мира.

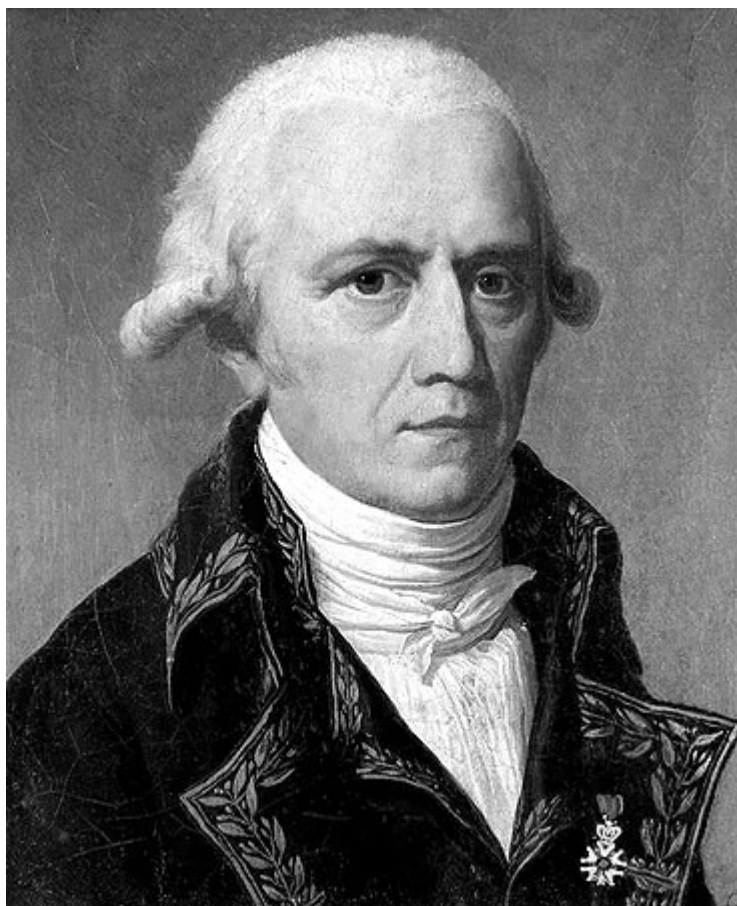
Судьба учения Ламарка оказалась очень сложной. Будучи недостаточно обоснованным, содержащим большое количество чисто умозрительных допущений, призванных восполнить отсутствие фактических доказательств, оно не могло противостоять господствовавшим креационистским представлениям, которые к тому же опирались на огромную силу традиций, влияние церкви и официальной идеологии. В результате в первые десятилетия XIX в. учение Ламарка не получило признания. Его старались не замечать, и редко упоминали о нем.

Прошло полстолетия, и оно как бы вдруг приобрело исключительную популярность. Произошло это благодаря распространению дарвинизма. Вспышка интереса к учению Ламарка имела два источника. С одной стороны, естественное стремление проследить в истории науки корни новой теории и тем самым подкрепить, поддержать ее, с другой – попытка противопоставить материалистическому объяснению эволюции, которое предложил Ч. Дарвин, иные точки зрения. На этой почве во второй половине XIX в. возник ламаркизм. В дальнейшем под этим именем часто проповедовались или осуждались взгляды, имевшие очень отдаленное отношение к учению самого Ламарка, а иногда и вовсе чуждые ему по духу идеалистические концепции, такие, например, как психоламаркизм.

Ламарк. Краткие биографические сведения.

Ламарк родился в 1744 г. Он принадлежал к старинному, но давно обедневшему роду и был 11-м ребенком в семье. Большинство его предков и по отцу, и по матери были военными. В армии служили также его отец и старшие братья. Но военная карьера требовала средств, которыми семья не располагала. Ламарк был отдан в иезуитскую школу для подготовки к духовному званию. Здесь он основательно познакомился с философией, логикой, математикой, физикой и древними языками. В 1761 г. он все же вступает в армию, участвует в Семилетней войне и за проявленную отвагу получает офицерский чин. В 1768 г. он выходит в отставку, через некоторое время направляется в Париж и начинает заниматься на медицинском факультете. Предметом его главного внимания становится ботаника. Однако его первые работы были не ботаническими. В 1776 г. он представляет в Академию наук «Мемуар об основных явлениях в атмосфере». К этому же году относится его работа «Исследования о причинах главнейших физических явлений» (издана в 1794 г.). А уже двумя годами позже выходит его монументальный трехтомный труд «Флора Франции». За ним следует сочинение по систематике растений (1785). В 1793 г. Ламарк, которому тогда было уже около 50 лет, становится профессором зоологии. В 1798–1799 гг. выходят в свет его обширные исследования по зоологии беспозвоночных, а в 1801 г. – «Система беспозвоночных животных», составившие важные этапы в развитии этой науки. В 1802 г. появляется «Гидрогеология», в которой он изложил свои представления по общим вопросам геологии, палеонтологии и минералогии. С 1803 г. начинает выходить 15-томная «Естественная история растений», первые два тома которой, посвященные истории и принципам ботаники, принадлежали Ламарку. В 1809 г. выходит «Философия зоологии» (два тома), в 1815–1822 гг. – семитомная «Естественная история беспозвоночных», а в 1820 г. – «Анализ сознательной деятельности человека».

Ламарк с восторгом приветствовал великую французскую буржуазную революцию. Своему труду «Исследования о причинах главнейших физических явлений», вышедшему в 1794 г., т. е. после установления диктатуры якобинцев, он предпослал посвящение революционному народу.



Жан-Батист Ламарк. 1744–1829.

Философские воззрения Ламарка.

По своим философским взглядам Ламарк был деистом – он признавал творца как некое активное начало, «первопричину» материи и движения, обусловившую развитие и гармонию мира, существующего и развивающегося затем исключительно по собственным естественным законам на основе строгих причинных связей, без какого-либо вмешательства извне.

Подобные воззрения были связаны с характерным для механистического материализма представлением о пассивности и инертности материи. Материя и движение мыслились в отрыве друг от друга как абсолютно различные сущности, и для «оживления» материи считалось необходимым привнесение в нее движения извне. Отсюда обращение представителей механистического материализма к «верховному творцу» как источнику «первого толчка», пустившего в ход «мировую машину». В этом отношении воззрения Ламарка не составляли исключения. Однако, допуская первоначальную роль творца, Ламарк в то же время был глубоко убежден, что в природе все совершается на основе строгих причинных зависимостей, составляющих естественные законы самой природы. Как отмечали К. Маркс и Ф. Энгельс, для мыслителей-материалистов деизм был удобным и легким способом отделаться от религии.

Сущность жизни по Ламарку.

Ламарк отвергал витализм. Жизнь, по Ламарку, – особое явление, связанное с

определенной организацией материи. Причиной – возбудителем жизненных явлений – он считал особые материальные начала, проникающие в организмы из внешней среды и оживляющие их. Он называл их флюидами. Посредством флюидов внешняя среда осуществляет свое воздействие на организмы, вызывая в них различные изменения. Если у низших организмов жизнедеятельность целиком определяется флюидами, то у более сложно организованных животных это действующее начало как бы перенесено природой внутрь организма. Здесь флюиды преобразуются и действуют, так сказать, изнутри.

Представления Ламарка о происхождении жизни.

Из этих взглядов Ламарка на сущность жизни с необходимостью вытекала концепция происхождения жизни. Живое в его простейших формах возникло из неживого, утверждал Ламарк. Флюиды, воздействуя на те вещества, которые способны «организовываться», превращают их в первые зачатки жизни. При этом Ламарк полагает, что первичные животные и растения возникли из различным образом организованной материи, что предопределило в дальнейшем и разные пути их эволюционного развития. Закономерно развивающаяся и постепенно усложняющаяся природа должна была производить (и продолжает производить в настоящее время) наиболее простые организмы из материи «неорганизованной». Таким образом, Ламарк рассматривал самозарождение как естественный закономерный процесс, являющийся отправной точкой для дальнейшей эволюции органического мира. Вместе с тем он отмечал ошибочность распространения самозарождения на широкий круг организмов и отмечал, что таким путем возникают лишь организмы, «которые представляют собой не более чем простые зачатки организации, и которые мы с трудом решаемся рассматривать как тела организованные и одаренные жизнью»⁶⁹.

Развитие от простого к сложному и градация форм по Ламарку.

Первые самозародившиеся организмы дали начало всему многообразию органических форм. «И вот, – пишет Ламарк, – благодаря тому, что природа наделила эти созданные ею самою тела способностями питаться, расти, размножаться и сохранять каждое приобретенное усовершенствование организации, передавать эти способности всем особям, воспроизводимым органическим путем, – с течением времени и под влиянием беспредельного разнообразия непрерывно изменяющихся обстоятельств последовательно были созданы живые тела всех классов и всех порядков»⁷⁰. Так естественным путем возникло все видовое богатство живых обитателей земли.

При изучении и классификации органических форм исследователи невольно пришли к констатации наличия между ними определенных соотношений с точки зрения высоты организации, к мысли о возможности расположить их в едином восходящем ряду, от простого к сложному. Во времена Ламарка распространенной схемой, которая должна была отобразить соотношения между различными телами природы и прежде всего между живыми существами, было представление о «лестнице существ», как цепи, охватывающей все тела природы от простейших до самых сложных. На это представление, столь популярное в XVIII в., и опирался Ламарк, разрабатывая учение о градации, которое легло в основу его эволюционной концепции. Однако Ламарк вносит коренное, принципиальное изменение в распространенное представление о «лестнице существ». В противоположность большинству натуралистов и философов XVIII в. (Бонне, Лейбниц и др.), видевших в «лестнице существ»

69 Ж.Б. Ламарк. Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 524.

70 Там же, стр. 365.

последовательный ряд независимых, неизменных, созданных творцом форм, лишь примыкающих друг к другу, но не связанных единством происхождения, Ламарк видел в градации форм отражение *истории* жизни, реального процесса развития одних форм из других на протяжении бесконечного числа поколений. Развитие от простейших до самых совершенных организмов, согласно Ламарку, и составляет главное содержание истории органического мира, ее ведущую черту.

Ламарк распространил принцип эволюции не только на весь растительный и животный мир, но и на самого человека. Он не сомневался, например, что и человек, которого религиозная догма называла «венцом творения», развился из каких-то «четвероруких», т. е. обезьян. Ламарк писал: «Таким образом, одна из наиболее совершенных пород четвероруких смогла стать господствующей породой, изменить свои привычки благодаря неограниченной власти, приобретенной ею над другими породами, и усвоенным ею новым потребностям; должна была подвергнуться постепенному изменению своей организации и обогатиться многочисленными новыми способностями... между ней и этими породами должны были установиться весьма резкие различия»⁷¹. Правда, свои смелые рассуждения о происхождении человека Ламарк вынужден был маскировать.

Исторически подходил Ламарк и к высшим проявлениям жизнедеятельности – духовной жизни, психике человека. Он считал психическую деятельность продуктом длительного, исторического развития, связывал ее с эволюцией нервной системы и ее высшего отдела – головного мозга.

Предвидя возражения сторонников постоянства видов, Ламарк подчеркнул необходимость учета фактора времени. Если обычно не удастся заметить изменений в природе, то это зависит лишь от краткости человеческой жизни, которая делает невозможным непосредственное наблюдение этих изменений, совершающихся чрезвычайно медленно.

Следуя распространенной традиции и руководствуясь соображениями практического удобства, Ламарк в «Философии – зоологии» сначала дал описание ряда животных форм в порядке «деградации», т. е. от высших до самых низших. Переходя далее к естественному распределению животных и выделяя шесть последовательных ступеней усложнения организации, Ламарк разъясняет, что естественным порядком распределения следует считать такой, который будет согласен «с порядком самой природы», т. е. с ее эволюцией от «несовершеннейших и простейших животных» до «наиболее совершенных». В соответствии с традициями и методами натуралистов XVIII в. он судил о степени совершенства животных по их близости к организации человека и высших млекопитающих, которых считал эталоном наиболее совершенной организации. Все остальные формы он располагал по ступеням близости к высшим млекопитающим. Приняв принцип градации, Ламарк обнаружил, однако, что процесс ступенчатого повышения организации может быть прослежен лишь при сопоставлении крупных систематических подразделений – типов и классов. Внутри классов правильной градации нет, она нарушена наличием частных приспособительных признаков, связанных с адаптацией к разнообразным внешним условиям.

Впоследствии Ламарк пришел к мысли, что соотношение между организмами нельзя выразить в форме единого прямого ряда. Он разветвляет кое-где схему восходящего ряда живых существ; она разбивается и начинает приближаться к родословному дереву. Однако он продолжал считать градацию отображением основной тенденции развития природы и где только возможно располагал формы животных и растений в иерархическом порядке. Описывая различные классы животных, Ламарк отмечал наличие переходов между ними. Стремясь, во что бы то ни стало обнаружить переходные формы между всеми звеньями своей «лестницы существ», он часто допускал серьезные ошибки в связи со слабым развитием в то время сравнительной анатомии. Так, отметив отсутствие «переходной формы» между птицами и млекопитающими, Ламарк все же утверждал, что такие формы должны существовать, и подобными формами склонен был считать утконоса и ехидну. Черепахи

71 Ж.Б. Ламарк. Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 425.

фигурируют у Ламарка в качестве перехода от рептилий к птицам, змеи и угри связывают рептилий с рыбами и т. п.

Заключение о том, что между всеми видами имеются плавные, незаметные переходы и надо отыскать их среди множества существующих форм, по мысли Ламарка, должно было служить убедительным аргументом в пользу его концепции эволюции органического мира. Он обосновывал ее, прежде всего наличием разновидностей, занимающих промежуточное положение между двумя видами и затрудняющих установление между ними четких границ, трудностями диагностики близких видов и наличием в природе множества «сомнительных видов», сведениями о превращении одних видовых форм в другие при переходе в иные экологические или географические условия. В качестве классического примера, иллюстрирующего последнее положение, Ламарк приводил превращение лютика *Ranunculus aquaticus* в *R. hederaceus* при его попадании на более сухие места. В изменчивости видов его убеждали также факты гибридизации, особенно межвидовой. Наконец, об этом же свидетельствует, по его мнению, изменчивость животных при одомашнении и растений при введении в культуру.

Отрицание реальности видов.

Однако из правильного вывода об эволюции видов Ламарк сделал логически как бы вытекающее из него, но на самом деле не соответствующее действительности, заключение, что поскольку виды изменчивы, текучи, то реальных границ между ними в природе нет. Прийти к такому заключению было для него тем более естественно, что он, как было сказано, исходил из принятого, хотя и в преобразованном виде, представления о «лестнице существ». Это заключение, облегчавшее ему доказательство эволюции видов, привело его к отрицанию реальности видов.

Природа, по его мнению, представляет собой непрерывную цепь изменяющихся индивидуумов, а систематики искусственно, ради удобства классификации разбивают эту цепь на отдельные систематические группы. Представление Ламарка о текучести видов, об их превращении друг в друга стояло в логической связи с его трактовкой развития как процесса, не знающего перерывов и скачков. В полном соответствии с таким пониманием эволюции Ламарк отрицал естественное вымирание видов.

Таким образом, обоснованное отрицание постоянства видовых форм слилось в сознании Ламарка с отрицанием их реальности.

Причины развития живой природы по Ламарку.

Главной причиной развития от низших форм к высшим – процесса градации, по мнению Ламарка, является присущее живой природе постоянное стремление к усложнению и совершенствованию организации. Следуя деистическим представлениям многих естествоиспытателей и философов XVIII в., Ламарк полагал, что градация живых существ выражает собой общий порядок природы, «насажденный верховным творцом всего сущего». Тенденция к осуществлению этого общего порядка естественно заложена в каждом индивидууме в виде его врожденной способности к усложнению и совершенствованию организации. Ламарк писал о градации живых существ как о «явном результате тенденции органического движения» или следствии «самого процесса жизни». Он утверждал, что природа «имела цель достичь такого плана организации, который допускал бы наивысшую степень совершенства»⁷². Таким образом, процесс градации, по Ламарку, автономен по отношению к воздействию среды и может лишь нарушаться им, но не определяется этим

⁷² Ж.Б. Ламарк. Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 296.

воздействием. Подобные представления имеют несомненно идеалистическую и телеологическую окраску.

В трудах Ламарка можно встретить и иную трактовку причин градации, свидетельствующую о его попытках дать материалистическое (хотя и механистическое) решение этого вопроса. Так, он говорил о «нарастающем влиянии движения флюидов» как причине усложнения организмов и восклицал: «Кто не увидит, что именно в этом проявляется исторический ход развития явлений организации, наблюдаемых у рассматриваемых животных, кто не увидит его в этом возрастающем усложнении в их общем ряде при переходе от более простого к более сложному»⁷³. Подобное объяснение имеет, тем не менее, в общей эволюционной концепции Ламарка подчиненное значение.

Вторым фактором развития, определяющим приспособительную дифференцировку видов и нарушающим правильность градации, Ламарк считал влияние на организмы различных внешних условий, или, как он часто называл их, «обстоятельств». Именно внешней средой определяется состояние видов: пока она не изменилась, виды постоянны; как только она стала иной, виды также меняются.

В зависимости от организации живых существ Ламарк различал две формы приспособительной изменчивости видов под влиянием внешних условий. Растения и низшие животные изменяются, по его представлению, под непосредственным воздействием среды, которая способна вылепить из организма, как из куса мягкой бесструктурной глины, нужную форму. Изменение среды в этом случае прямо, непосредственно приводит к изменению видов. Что касается изменения высших животных, то, по мнению Ламарка, внешние условия действуют на них косвенным образом, а их эволюционные преобразования совершаются следующим образом: сколько-нибудь значительная перемена во внешних условиях приводит к изменению потребностей обитающих в данной местности животных; изменение потребностей влечет за собою изменение привычек, направленных на удовлетворение этих потребностей; изменение привычек имеет следствием усиленное употребление или неупотребление тех или иных органов; у всякого животного, не достигшего предела своего развития, более частое и более длительное употребление какого-нибудь органа вызывает его усиленное развитие, а неупотребление – постепенное ослабление и исчезновение. Изменения, приобретенные в результате употребления или неупотребления, передаются по наследству, и потомство изменившегося животного продолжает развиваться дальше в том же направлении. В результате этого процесса один вид мало-помалу превращается в другой. Эти два последних положения – о значении упражнения и неупражнения органов и о передаче по наследству приобретенных изменений – Ламарк назвал законами.

Первый закон Ламарк иллюстрировал многочисленными примерами. У слепыша, например, глаза почти полностью редуцированы вследствие того, что его предки жили в темноте. В этих условиях глаза для них были совершенно излишни и от неупотребления постепенно уменьшались. Форма тела змеи возникла в силу того, что эти животные усвоили привычку ползать по земле и прятаться в траве. Тело их вследствие постоянно повторяющихся усилий вытянулось, чтобы пройти через узкие проходы, приобретало значительную длину, совершенно несоответствующую его толщине, ноги становились ненужными и атрофировались. У водоплавающих птиц плавательные перепонки образовались благодаря привычке раздвигать пальцы. Жирафы приобрели длинную шею вследствие того, что в местах, где они водились, почва почти всегда была сухой и лишенной травы. Поэтому они были вынуждены питаться листьями деревьев, для чего были необходимы постоянные усилия, чтобы дотянуться до них. Эта привычка привела к тому, что шея все более вытягивалась.

Приведенные примеры возможных, с точки зрения Ламарка, изменений под влиянием употребления или неупотребления органов сконструированы им по аналогии с известными

73 Там же, т. 2, стр. 148.

из обыденной жизни фактами увеличения и усиления мышц под влиянием упражнений и атрофии вследствие неупотребления. Большинство приведенных примеров не допускает, впрочем, подобной аналогии. Положение о наследовании результатов употребления или неупотребления органов, очевидно, казалось Ламарку настолько бесспорным, что он не видел необходимости приводить какие-либо доказательства его реальности.

Ламарк ставил и вопрос об отношении второго фактора эволюции – действия внешних условий – к первому фактору – стремлению природы к усложнению, но отвечал на него не всегда однозначно. Если внимательно проанализировать все его труды, то становится очевидным, что он искал пути к тому, чтобы соединить оба фактора эволюции. Особенно ясно это выражено в «Естественной истории беспозвоночных». В уме Ламарка все больше сливались «стремление природы к усложнению» и «видоизменяющее действие среды». Среда (действующая через флюиды) постепенно перестает трактоваться только как сила, нарушающая «прямолинейность градации» и вызывающая небольшие отклонения, и становится важным фактором, определяющим все направления эволюционного процесса.

* * *

Итак, Ламарк, в отличие от своих предшественников, не ограничивался отдельными высказываниями об изменчивости видов, а впервые построил целостную эволюционную концепцию. В этом его величайшая заслуга. Однако убедительно обосновать эволюционное учение Ламарку не удалось. Для этого не было еще достаточного фактического материала.

Большой заслугой Ламарка было то, что он подчеркнул неразрывную связь организмов со средой, правильно рассматривал влияние на организмы окружающей среды, как мощнейший импульс к развитию органического мира. Однако Ламарк принял такую основную черту органического мира как целесообразность в строении и функциях организмов за нечто данное, изначальное. Для Ламарка гармония в природе есть нечто первичное, вытекающее из законов, установленных «верховой первопричиной».

Остается в силе утверждение К.А. Тимирязева, что «по отношению к самому важному вопросу, по отношению к объяснению целесообразности организмов Ламарк не дал никакого ответа»⁷⁴. Тем не менее, его попытка доказать эволюцию органического мира имела огромное историческое значение.

Часть III

Формирование основных биологических наук (Первая половина XIX века)

Глава 11

Социальные условия, общее состояние естествознания и философские воззрения в первой половине XIX века

Промышленная революция XVIII века и ее социальные последствия.

Важнейшим фактором, определившим социальное и идейное развитие в первой трети XIX в., была промышленная революция, происшедшая в XVIII в. прежде всего в Англии, стране, наиболее развитой в то время в экономическом отношении. Промышленный

⁷⁴ К.А. Тимирязев. Соч., т. 7. М., Сельхозгиз, 1939, стр. 225.

переворот, в подготовке которого большую роль сыграло развитие естествознания, главным образом механики, привел к вытеснению ручного труда машинным и к резкому повышению производительности труда. Маркс отмечал, что промышленный переворот «...начинается тогда, когда механизм применяется там, где издавна для получения конечного результата требовалась работа человека...»⁷⁵. Вместе с тем промышленная революция вызвала обострение социальных конфликтов, породила новые противоречия. Уничтожив характерное для средневековья домашнее производство, разоряя мелких землевладельцев, фабрично-заводская форма производства к началу века привела к невиданной дотоле эксплуатации трудящихся, в том числе женщин и даже детей. Такое положение вызывало у рабочих ненависть не только к фабрикантам, но и к машинам, в которых они видели одну из причин столь нечеловеческой эксплуатации, бунты против машин – явление, характерное не только для XVIII, но и для начала XIX в. Дело дошло до того, что в 1812 г. в Англии, например, были вынуждены ввести закон, согласно которому уничтожение машин каралось смертной казнью. Несмотря на это были случаи, когда фабрики охранялись с помощью пушек.

Гуманно настроенные мыслители того времени пытались понять причины сложившегося положения. Улавливая связь между развитием науки и появлением машинной техники, они начали сомневаться в прогрессивном значении науки, противопоставляя обществу первой половины XIX в. средневековое общество, которое в их глазах выглядело теперь, более идиллическим, чем оно было в действительности. Одним из таких мыслителей в Англии был Томас Карлейль, философ-моралист и историк, романтик по своим воззрениям.

Карлейль одним из первых обратил внимание на то, что буржуазное общество несет в себе неразрешимые противоречия. Этим он резко отличается от английских мыслителей предшествующего периода, которые выступали как идеологи буржуазии, боровшейся против феодальных порядков. К таким последовательным представителям буржуазной идеологии можно отнести Т. Гоббса, А. Смита, И. Бентама, Дж. Локка и других, считавших основной пружиной деятельности индивида эгоистические побуждения, стремление к выгоде, «интерес». Джон Стюарт Милль в «Автобиографии» (1873) высказал мнение, что Карлейль представляет собой наиболее яркое воплощение XIX в. в его борьбе с веком XVIII, между тем как он, Милль, сохранил гораздо больше остатков и элементов мышления XVIII в. с его стремлением исходить из интересов индивида, стремлением все подвергнуть суду разума и не верить ни во что, что не было бы подтверждено опытом. Таким образом, негативные последствия промышленной революции привели – в первую очередь в Англии – к попытке переосмыслить некоторые мировоззренческие принципы, сложившиеся в XVII и XVIII вв.

С иных позиций, чем Карлейль, подошли к вопросу об эксплуатации рабочего класса социалисты-утописты – Ш. Фурье, А. Сен-Симон, Р. Оуэн. Они тоже критиковали буржуазное общество с точки зрения морали, однако не были склонны идеализировать феодальное прошлое и отнюдь не вступали в идейную борьбу с XVIII в. Социальная критика, предпринятая утопистами, оказала огромное влияние на развитие общественной мысли XIX в. Но прежде чем подробнее рассмотреть различные идейные течения первой половины XIX столетия, необходимо указать на несколько важных факторов, во многом определивших направление и характер социального и духовного развития рассматриваемого периода. Будучи тесно связаны с промышленным переворотом XVIII – начала XIX в., эти факторы в свою очередь оказали существенное влияние и на развитие экономики.

Французская революция и судьбы просветительской идеологии.

Важнейшим социально-политическим событием, наложившим печать, как на общественную, так и на интеллектуальную жизнь Европы первой половины XIX в., была

⁷⁵ К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 30, стр. 264.

Великая Французская буржуазная революция 1789 г. Она послужила мощным толчком для философского и опосредованно естественнонаучного мышления XIX в. Буря, поднятая ею, продолжала бушевать в умах еще несколько десятилетий. У тех, кого революция заразила стремлением реализовать идеалы свободы, равенства и братства, все сильнее разрушались старые представления и предрассудки: якобинские идеи проникали в такие более отсталые в то время по сравнению с Францией в экономическом и социальном отношениях страны, как Германия и Россия. У тех же, кто увидел, что революция не оправдала возлагавшихся на нее надежд, что буржуазное общество, развитию которого она расчистила путь, отнюдь не соответствовало тем идеалам, во имя которых совершалась революция, возникло глубокое разочарование. Естественным его результатом явилось стремление пересмотреть концепции общества и человека, характерные для философии Просвещения и послужившие духовной предпосылкой революции. Этот пересмотр шел в разных направлениях: были, как попытки углубить и более серьезно обосновать те представления о человеке и обществе, которые сложились в XVIII в. и страдали известной ограниченностью, так и отвергнуть эти представления целиком и вернуться к основам мировоззрения феодализма. Как правило, эти два направления представляли интересы различных классов.

Примером попыток первого рода было философское учение Канта и выросшая на его основе нравственно-эстетическая позиция Шиллера; ярким выразителем второго был французский мыслитель и политический деятель Жозеф де Местр, пользовавшийся большим влиянием в первой четверти XIX в. Он защищал католическое учение о государстве, стараясь доказать, что опыт революции свидетельствует о том, что всякие попытки человека устроиться на земле без бога осуждены на поражение, что церковь должна быть поставлена выше светского государства, как это было в средние века.

Реакция на механицизм XVII–XVIII веков.

Своеобразным отражением изменений в экономической и социальной областях и в развитии науки явился тот сдвиг в умственной и научно-философской жизни первой половины XIX в., который можно характеризовать как начало своего рода «революции в умах». Она оказала большое влияние на развитие философии и науки. Мы имеем в виду начавшийся еще с конца XVIII в. постепенный отказ от механистического понимания природы, характерного для мышления XVII–XVIII вв. и сыгравшего в этот период прогрессивную роль в распространении материализма и в борьбе научных взглядов против религиозно-мистических представлений, освобождения науки от диктата церкви.

В начале XIX в. возникает реакция на механицизм как всеобщий принцип научного мышления. Если в XVII–XVIII вв. живые организмы рассматривались по аналогии с механизмами (достаточно вспомнить Декарта с его отождествлением животного и машины, или позднее, Ламеттри, который считал возможным рассматривать и человека как «машину» – одна из его работ так и называлась «Человек-машина»), то в XIX в. появляется тенденция к созданию новой методологии научного мышления, исходящей из того, что органическое начало – жизнь – не может быть понято с точки зрения действия механизма. Разрабатываются принципы мышления, которые исходят из рассмотрения целого, системы, организма. Если в предшествующую эпоху целое рассматривалось как конгломерат частей, и часть выступала как нечто первичное по отношению к целому, а животное рассматривалось как живой механизм, то теперь, напротив, части рассматриваются как результат разложения целого, как нечто вторичное, – все механическое рассматривается как «мертвый организм».

Реакция на механицизм в начале XIX в. протекала в двух формах: в форме углубления материализма и очищения его от ограниченности механицизма и в форме идеалистического истолкования трудностей на пути познания окружающего мира. Издержки «органицистского метода мышления» особенно дали себя знать в натурфилософии Шеллинга и его последователей.

Сказанное не означает, конечно, что на протяжении XVIII в. и даже раньше не было попыток преодолеть односторонность механистического принципа.

Уже в философии Спинозы и Лейбница содержится ряд моментов, которые можно считать выходящими за пределы механистического мировоззрения. Однако ни у Спинозы, ни у Лейбница эти моменты не определяли содержания всего их учения.

Возникновение исторического способа мышления.

Наконец, третьим моментом, отличавшим способ мышления первой половины XIX в. от мышления предшествующего периода, был исторический подход к рассмотрению природы, человека и общества. В противоположность рационализму XVII в. и философии Просвещения XVIII в. с неисторическим способом мышления, в значительной мере связанным с механицизмом, в XIX в. получает распространение идея историзма. На смену механистическому мышлению предшествующего периода приходит тенденция рассматривать мир как единый процесс исторического развития: идея развития, хотя подчас идеалистически понятая, лежит в основе многих философских, эстетических, социологических и естественнонаучных теорий этого периода.

Разумеется, указанные три момента не исчерпывают всего своеобразия социального и интеллектуального климата, сложившегося в первой половине XIX в., но они являются важнейшими, определяющими многие другие особенности рассматриваемого периода. Несомненно, все три момента тесно связаны.

Хотя естествознание сыграло определенную роль в подготовке промышленного переворота XVIII в., а философия Просвещения была идейной предпосылкой Французской революции, но результаты, к которым привели эти важнейшие события, не могли быть осмыслены в достаточной мере ни естествоиспытателями, ни представителями философии Просвещения. Эти результаты, хотя и не совсем в адекватной форме, суждено было осознать немецкой классической философии, расцвет которой приходится на первую половину XIX в.

Интересно, что это обстоятельство хорошо понял и выразил Гегель. «В кантовском, фихтевском и шеллинговском философских учениях, — отмечал он в своих лекциях по истории философии, — революция дана и выражена в форме мысли, форме, до которой в своем поступательном движении дошел дух за последнее время в Германии...»⁷⁶. Это обстоятельство неоднократно отмечалось также основоположниками марксистской философии: в силу определенных социальных условий, сложившихся в Германии к концу XVIII — началу XIX в., она могла лишь теоретически пройти тот путь, который Франция прошла практически. И хотя теория не может никоим образом заменить практику, хотя у практики есть перед теорией громадное преимущество *непосредственной действительности*, однако у теории есть своя положительная сторона; она может предвидеть те последствия и результаты практических действий, которые далеко не всегда ясны в момент, когда они непосредственно совершаются. Не случайно немецкая классическая философия оказалась одной из предпосылок возникновения марксизма: одной из главных ее заслуг была разработка диалектики.

Характерные черты и основные тенденции естествознания первой половины XIX века.

Социально-экономические и политические сдвиги, изменения в способе производства, вызвавшие изменения во всей духовной атмосфере эпохи и в способе мышления, нашли свое отражение и в состоянии естествознания, его ведущих концепциях. Правда, в естествознании в силу его особенностей они были не столь заметными, бросающимися в глаза, как в

⁷⁶ Г.В. Гегель. Соч., т. 11. М.-Л., 1935, стр. 404.

общественно-политических учениях и философии. В неразрывной связи естествознания с накопленным фактическим материалом была его сила и преимущество перед философией, но одновременно и его слабость, мешавшая вырваться из круга традиционных представлений. Подавляющее большинство университетских профессоров и ученых продолжало увязать в метафизике и механицизме. Впрочем, и в философии этого периода не в меньшей степени сохранялось господство идеализма и плоской метафизики, подчинение религии и феодальной идеологии, или компромисс с ними. Только наиболее глубокие мыслители в той или иной мере вырывались за пределы господствовавших взглядов. В силу своеобразия исторических условий, сложившихся в Германии, она заняла в первой половине XIX в. ведущее положение в развитии философии, но дух мелкого филистерства, характерный в тот период для этой страны с ее неразвитой экономикой и уродливыми феодальными порядками, пронизывал все слои немецкого общества и накладывал свою печать на ее ученых и мыслителей.

И все же первая половина XIX в., несомненно, представляет собой своеобразную полосу в истории мировой науки. Она ознаменовалась рядом таких открытий и обобщений, которые существенно изменили представления не только в отдельных отраслях знаний, но и подготовили почву для создания во второй половине XIX в. новой картины мира. Благодаря работам Канта, Лапласа и Гершеля Земля и вся солнечная система предстали не как однажды созданные, а как развившиеся во времени. Был обнаружен единый принцип объяснения химических явлений и состава химических соединений – ядром его стала возрожденная на новой основе атомистика (Дальтон), некоторые физические свойства газов были поставлены в связь с молекулярной структурой вещества, и была раскрыта зависимость химических свойств от числа и расположения атомов в молекулах (Авогадро, Берцелиус, Гей-Люссак), выявилась связь между химическим сродством и электрическими явлениями (Дэви, Берцелиус), между теплотой и механической работой (Р. Майер, Джоуль, Гельмгольц), открыты химические источники получения электричества (Гальвани, Вольты). Возникла электродинамика, раскрывшая переход механической работы в электрическую и обратно. В области физиологии была показана плодотворность применения законов и методов физики и химии к объяснению процессов жизнедеятельности организмов, и постепенно в борьбе с витализмом к середине XIX в. утверждается взгляд на физиологию как физико-химию живого. В первой четверти века окончательно складывается сравнительная анатомия. Ее успехи способствовали выяснению не только сходства строения различных видов животных, но и такого подобия в их организации, которое наводило на мысль о глубокой связи между ними, об их единстве. Это позволило подойти к систематическому изучению остатков древнего, давно исчезнувшего животного и растительного мира. Возникла палеонтология, и начала нащупываться вначале едва заметная, затем все более отчетливая связь между ныне живущими формами животных и растений и вымершим органическим миром прошлых геологических эпох. В конце 20-х годов XIX в. К.М. Бэр установил основные типы эмбрионального развития и доказал, что все позвоночные, охватывающие огромное разнообразие видов, развиваются по единому типу. Начала складываться сравнительная эмбриология животных. В 1839 г. была сформулирована клеточная теория, установившая единство элементарного строения всех органических форм и перекинувшая мостик между растениями и животными. К началу 30-х годов относится формирование исторической геологии, установившей преемственность геологических преобразований земной поверхности и сопоставимость основных факторов, определявших эти преобразования в далеком геологическом прошлом с теми факторами, которые действуют ныне. С этого времени под влиянием Ч. Лайеля исторический взгляд на преобразование земной поверхности и принцип актуализма, выдвинутый для объяснения движущих факторов этого процесса, входят в науку, постепенно завоевывая все больше сторонников. Одновременно в биологии стало накапливаться все больше данных, противоречивших учению о постоянстве и независимом происхождении видов. И хотя учение об эволюции органического мира, выдвинутое в 1809 г. Ламарком, казалось, было забыто большинством естествоиспытателей как экстравагантная научная полупоэзия, идея эволюции на протяжении всей первой

половины XIX в. подспудно с разных сторон пробивала себе дорогу то в форме натурфилософских догадок о всеобщем развитии, то в виде частных эмпирических обобщений об изменчивости животных и растений и их приуроченности к определенным условиям жизни.

Благодаря этим открытиям старые воззрения на природу, хотя они и оставались господствующими в первой половине XIX в., были совершенно подорваны. Бреши, пробитые в метафизическом мировоззрении небулярной гипотезой Канта, теорией «зарождения» К. Вольфа, теорией происхождения земной поверхности Геттона, кислородной теорией Лавуазье и другими достижениями второй половины XVIII в., расширились. Стали складываться принципиально новые воззрения, противоречившие концепции неизменяемости природы, начали обнаруживаться переходы от одного ряда явлений природы к другому, качественно отличному от него, и в соответствии с этим формироваться представления о единстве и развитии природы.

Глухие перегородки, воздвигнутые в XVII–XVIII вв. между различными явлениями и изучавшими их науками, начали постепенно разрушаться. В конце рассматриваемого периода были сформулированы весьма широкие естественнонаучные концепции, получившие развитие во второй половине XIX в. В их число входили геологическое учение Лайеля, клеточная теория, закон сохранения и превращения энергии, эволюционная теория Дарвина и концепция поля, высказанная в работах Фарадея.

Принцип сохранения и превращения энергии – наиболее широкое обобщение естественнонаучных открытий первой половины века – вышел за пределы механики, ехал физическим принципом, вызвал к жизни классическую теорию теплоты, электричества и света и проник в химию и в биологию. К середине столетия атомистика стала учением об иерархии дискретных частей вещества, обладающих специфическими видами движения.

Эволюционная теория Дарвина положила конец представлению о неизменяемости органического мира и повлекла за собой во второй половине XIX в. коренную перестройку не только всей биологии, но и самого характера биологического мышления. Она явилась торжеством исторического принципа в науке, убедительным доказательством подчинения всей природы единой системе естественных законов и причинных взаимосвязей и оказала сильное воздействие на последующее развитие естествознания и философской мысли. Ее принципиальное значение состояло, однако, не только в обосновании принципа развития природы, но, может быть, в не меньшей мере, в том, что на смену лапласовскому механическому детерминизму и чисто динамическому принципу объяснения причинности, в ней по существу выступали статистические закономерности развития.

Если теперь попытаться кратко, в самой общей форме, охарактеризовать основные черты рассматриваемой полосы в истории естествознания, то мы будем вправе сказать, что это был период кризиса метафизического мировоззрения, время, когда в острых столкновениях различных точек зрения на природу, на пути и методы ее познания происходила подготовка к переходу от науки, ограничивавшейся главным образом описанием предметов и явлений и предварительной их систематизацией, к науке, изучающей процессы, вскрывающей законы и взаимодействие в природе.

Главной движущей силой такого направления развития естествознания были потребности общественного развития. Технология мануфактурного производства могла до известной степени удовлетвориться простым описанием явлений и эмпирическими обобщениями. Сложное машинное производство, опиравшееся на применение пара, с необходимостью требовало раскрытия законов физических, химических и других процессов. С помощью чисто эмпирических сведений, не освещенных научной теорией, нельзя было резко поднять и производство сельскохозяйственных продуктов, спрос на которые непрерывно возрастал.

Если в предшествующий период потребности мануфактурного производства в разработке средств и приемов труда могли быть в основном обеспечены механикой, то в конце XVIII – начале XIX в. положение изменилось. Расчет паровых машин с заданной

мощностью требовал выявления связи давления пара с температурой, открытия законов термодинамики; увеличение и усовершенствование выплавки металлов стало невозможным без познания физико-химических процессов и т. д.

По мере того как росли потребности в более глубоком проникновении в законы природы и накапливались новые данные, противоречившие старым представлениям, становилась все более ясной необходимость новых методов исследования, нового подхода к изучению окружающего мира и, главное, новых воззрений на природу и ее познание. Метафизические представления, господствовавшие еще в науке, приходили во все большее противоречие с накопленными фактами, которые не поддавались объяснению в рамках старых теорий. Отсюда небывалый интерес в первой половине XIX в. к проблемам метода исследований природы и другим общим вопросам науки, который наблюдался в это время как со стороны самих естествоиспытателей, так и философов. Естествознание подошло к созданию новой картины мира. К концу первой половины XIX в. были подготовлены естественнонаучные основы для построения нового мировоззрения. К исходу этого периода разорванные, очень далекие друг от друга, шедшие по редко пересекающимся руслам философские поиски адекватного отражения законов развития мира и естественнонаучные изыскания сошлись в философии К. Маркса и Ф. Энгельса. В их учении философия впервые была поставлена на научную; основу и сама превратилась в науку. Опираясь на все накопленные человечеством знания, Маркс и Энгельс разработали подлинно научный метод исследования законов развития природы, общества и мышления.

Кант. Принцип деятельности в теории познания.

У истоков философии первой половины XIX в. стоит Кант. Философия Канта была таким же переворотом в традиционном мышлении, каким промышленная революция в производстве. Это не просто внешняя аналогия. Великим открытием Канта был провозглашенный им принцип, что научное познание есть не просто пассивное отражение эмпирически данного предмета, а активная деятельность. Человек, согласно Канту, в состоянии познать только то, что он сам произвел; деятельность, таким образом, есть не нечто внешнее и даже противоположное познанию, как это представляла себе докантовская философия, – напротив, деятельность составляет само ядро, сущность познания.

То обстоятельство, что наука приводит к преобразованию мира, что ее результаты могут быть применены в производстве, уже заложено, согласно Канту, в самой сущности научного мышления, которое есть не что иное, как *идеальное преобразование, идеальное конструирование* объекта. «Мы не можем мыслить линию, не *проводя* ее мысленно, не можем мыслить окружность, не *описывая* ее, не можем представить себе три измерения пространства, не *проводя* из одной точки трех перпендикулярных друг другу линий, и даже время мы можем мыслить не иначе, как обращая внимание при *проведении* прямой линии... исключительно на действие синтеза многообразного, при помощи которого мы последовательно определяем внутреннее чувство, и тем самым имея в виду последовательность этого определения»⁷⁷. Именно *деятельность* лежит в основе тех понятий, которыми оперирует наше мышление. К этому выводу о деятельном характере мышления Кант пришел не путем анализа человеческой практики, а путем анализа науки.

Интерес самого Канта в отличие от его последователей – Фихте, Шеллинга и Гегеля – лежал, во всяком случае, в первый период его деятельности, т. е. до 1770 г., в значительной степени в сфере естествознания, в первую очередь математики, механики и физики. В Кенигсбергском университете он читал не только курс философии, но и лекции по математике и физике. С естествознанием были связаны и его первые работы. Во «Всеобщей естественной истории и теории неба» (1755) он противопоставил метафизическому взгляду

⁷⁷ И. Кант. Соч., т. 3. М., 1964, стр. 206.

на мир идею развития, *становления* во времени. Но если Кант не только считал возможным, но и сам попытался объяснить, как постепенно сложилась Земля и все мироздание, то возможность естественнонаучного объяснения возникновения органической жизни он решительно отрицал. Хотя в данном случае Кант имел ввиду механистическое естествознание, так как другого не было, и представить себе его он еще не мог, в этом тезисе уже дал о себе знать агностицизм Канта, который впоследствии стал неотъемлемой частью его системы.

Признание деятельного характера мышления было большой заслугой Канта. Однако у него оказались принципиально разделенные две сферы: познаваемый мир явлений и непознаваемый мир вещи в себе. Преодолеть этот дуализм Канту не удалось.

В «Критике чистого разума» (1781) Кант развил идею о деятельном характере познания. Это было своеобразным теоретическим отображением того положения, которое начала приобретать наука в машинно-фабричном производстве в результате промышленной революции. Это, конечно, не означает, что Кант сознательно ставил своей целью осмыслить значение промышленной революции. Но, разрабатывая проблемы теории познания, он, не осознавая этого, дал теоретическое осмысление того, что еще только начинало зарождаться в ходе промышленной революции.

Если «Критика чистого разума» объективно была отражением того нового, что вносила промышленная революция в понимание познавательной деятельности человека, то в своей «Критике практического разума» (1788) Кант по-своему, в идеалистической форме провозгласил идеал французской буржуазной революции – свободу человека. Принцип автономии воли, положенный Кантом в основу его этики, гласил: «Автономия воли есть такое свойство воли, благодаря которому она сама для себя закон»⁷⁸. Быть свободным – значит, по Канту, повиноваться только тому закону, который человек сам над собой поставил. «В личности, – писал Кант, – ... нет ничего возвышенного, поскольку она подчинена моральному закону, но в ней есть нечто возвышенное, поскольку, она устанавливает этот закон и только потому ему подчиняется»⁷⁹. Подчиняться закону, смысл которого ей непонятен, который над ней поставлен традицией или религиозным установлением, моральная личность, по Канту, не должна. Здесь, как мы видим, звучит основной мотив философии Просвещения, идейно подготовившей французскую революцию: надо перестроить все существующее в соответствии с законами разума, – все, что не выдерживает суда разума, должно быть отвергнуто. Хотя в основании свободы человека Кант существенно отходит от традиций Просвещения, но в своем признании автономии воли и требовании к человеку освободиться от внешнего подчинения неразумным законам он вполне согласен как с Просвещением, так и с идеями Французской революции о свободе и равенстве.

Фихте. Деятельность и противоречивость как всеобщие принципы философии.

Дальнейшее развитие принципа деятельности нашло выражение в учении последователя Канта – Иогана Готтлиба Фихте. Этот принцип стал отправной точкой и основой его философии. В отличие от Канта Фихте почти не касался естественно-научной проблематики. Выходец из семьи бедного ткача, на себе испытавший нужду и лишения, он остро воспринимал произвол и несправедливость, мерзость феодальных порядков и унижительность немецкой действительности его времени. Его волновали в первую очередь проблемы нравственные и социально-политические. Он осознал необходимость преобразования

⁷⁸ И. Кант. Соч., т. 4, ч. 1. М., «Мысль», 1965. стр. 23.

⁷⁹ Там же.

существующих социальных отношений в соответствии с теми идеалами свободы, которые были провозглашены в кантовской философии.

В результате кантовское понятие деятельности претерпело у Фихте существенное преобразование: он гораздо теснее связал его с практической деятельностью в сфере социально-исторического бытия, тем самым перенес кантовскую проблематику на почву *истории*. Поставив вопрос о внутренней логике развития форм человеческой активности, Фихте сделал центром тяжести своего учения *историю* и *культуру*.

Основное положение философии Фихте, если его сформулировать кратко, можно было бы выразить следующим образом: все то, что выступает для обычного взгляда («обыденного сознания», в терминологии Фихте) в качестве объекта, вещественной данности, есть на самом деле продукт деятельности субъекта; то, что предстает в качестве внешней необходимости, при философском рассмотрении оказывается продуктом свободы; основу всего того, что мы привыкли рассматривать как внешний, независимый от субъекта мир, можно понять только через самого субъекта.

Революционный характер трансцендентальной философии Канта Фихте усматривает в том, что она впервые сделала возможным обоснование свободы человека: она не выводит свободу из необходимости, как это делала предшествующая философия (Спиноза, Гоббс и др.), не выводит самосознания человека из предметного, объективного мира, а, напротив, стремится понять необходимость, исходя из постулата свободы, стремится понять объект, исходя из самосознания человека, понятого как деятельность.

Но при такой постановке вопроса при попытке растворить всякую данность, предметность в деятельности перед Фихте встает задача объяснить, почему же, если источником всего вещественно-предметного мира является активность, деятельность, почему же сама эта деятельность принимает форму вещей? Почему она всегда предстает в виде некой данности? Почему человек, «рожденный свободным», оказывается в оковах? Почему свобода, составляющая внутреннюю сущность человека, принимает форму слепой внешней необходимости? Потому что субъект по своему существу противоречив, – отвечает на эти вопросы Фихте. Субъект есть единство конечного и бесконечного! В нем заложено бесконечное стремление к реализации нравственного идеала, который предполагает полную свободу человека, но в то же время форма реализации этого стремления по необходимости конечна: всякая попытка осуществить идеал приводит к созданию конечного, вещественного продукта, и потому то, к чему стремится индивид – как и человечество в целом – в своей деятельности, никогда не совпадает с тем, чего он реально достигает. Таким образом, внутреннее противоречие самой деятельности, в которой задача не совпадает с исполнением, идея – с реализацией, приводит к возникновению мира вещей и мира слепой необходимости. Но именно это противоречие служит движущим фактором, источником непрерывного восстановления деятельности.

Человеческая история предстает в учении Фихте не просто как ряд внутренне не связанных друг с другом событий, не как случайное стечение различных факторов и обстоятельств: она приобретает внутреннюю логику, и попытка раскрыть эту логику, осмыслить историю как процесс развития от низшего к высшему, как движение по направлению к осуществлению идеала свободы приводит к созданию исторического миросозерцания, нашедшего свое выражение в философии истории Фихте, Гегеля и романтиков.

Философия Фихте, объясняющая несовершенство существующих социальных отношений противоречивостью самой природы субъекта и потому не допускающая возможности радикальной и быстрой перестройки общества в соответствии с принципами разума, о которой говорили просветители и к которой стремились революционеры во Франции, может показаться консервативной. Однако объективно, хотя и в идеалистической форме, именно точка зрения Фихте, снимая слишком упрощенные представления об историческом процессе, существовавшие в XVII и XVIII вв., показала необходимость более углубленного

исследования логики самого исторического процесса. Концепция Фихте подводила к мысли, что общество невозможно перестроить в соответствии с наилучшими побуждениями разума, ибо у истории есть своя логика. Понять эту логику стало со времени Фихте одной из настоятельных задач XIX столетия.

Подобная постановка вопроса имела огромное значение. Наблюдая ход революционных событий во Франции, Фихте ясно сознавал, что результаты революции отнюдь не соответствовали тем идеалам, во имя которых она осуществлялась.

Принцип противоречия, введенный Фихте в качестве методологической основы философии, имел огромное значение для развития диалектики. Рассмотрение внутреннего противоречия как источника движения и развития открывало новые перспективы для понимания важнейших процессов развития, как в природе, так и в человеческой истории. Диалектический метод Фихте к трактовке природных явлений применил его последователь Шеллинг; использование того же метода для анализа эволюции искусства, религии и философии и вообще явлений культуры в широком смысле слова было заслугой романтиков Йенской школы (Гердер, Шиллер и др.).

Таким образом, философия Фихте послужила одной из теоретических предпосылок того принципа историзма, который отличает мышление XIX в. от мышления предшествующего периода.

Романтизм первой трети XIX века и его роль в формировании исторического мышления.

Другой предпосылкой исторического способа мышления, характерного для XIX в., был интерес к историко-культурным образованиям – языку, мифу, сказке, национальным обычаям и нравам, искусству и литературе разных народов. Этот интерес пробудился и в Германии, и во Франции, и в Англии. Во Франции, стремление понять верования и обычаи, язык и нравы народов проявилось в самом начале XIX в. у так называемых традиционалистов – Жозефа де Местра, де Бональда, – связанных с романтиками, особенно с Шатобрианом. Возникла тяга к изображению «местного колорита». Литература классицизма, для которой «местный колорит» не имел особенного значения, объявлялась рассудочной, лишенной жизни и души⁸⁰.

Отказ от рассмотрения «человека вообще», желание увидеть конкретного, живого индивидуума естественно усиливало интерес к истории. Заслугой французского романтизма, в особенности Шатобриана, было пробуждение у французов интереса к истории собственного народа. Такой же интерес к истории Англии, связанный с любовью к патриархальной старине и ее идеализацией, можно обнаружить у английских романтиков, ярким представителем которых наряду с уже упомянутым Карлейлем был поэт С.Т. Колридж, резко выступивший против промышленного переворота в Англии, ломающего традиционные нормы и уклады. Как видим, интерес к прошлому, к истории у французских и английских романтиков был своеобразной формой протеста против современной им буржуазной действительности.

В XIX в. появляется совсем новый аспект в истолковании античности. Если в XVIII в. античная демократия, античный образ жизни и мышления противопоставлялись средневековью, если восхищение античностью было выражением антифеодалных, революционных настроений, то в начале XIX в. античность начинают противопоставлять не только и не столько Средним векам (позднее романтики даже сближают античность и средневековье), сколько буржуазному миру частных материальных интересов. Это новое истолкование античности также связано с переходом от литературы и искусства

80 Г. Брандес . Собр. соч., т. 8. Киев, 1902, стр. 16–17.

Характерные для романтизма черты – интерес к внутреннему, субъективному миру человека, отсутствие классической ясности и завершенности произведений, связанной в значительной степени с неисторическим видением мира, пришедшее на смену ясности чувство неопределенной тревоги, ощущение неустойчивости мира и трагичности человеческой судьбы, – были связаны с переосмысливанием прежних идеалов, с общим характером эпохи, наступившей после революции во Франции. «То, что казалось устойчивым, колеблется, приходит в движение, а бытие предстает как становление, процесс»⁸¹, – отмечает один из исследователей этой эпохи.

У немецких мыслителей первой половины XIX в. интерес к истории объясняется не только недовольством, складывавшимся буржуазным обществом (хотя и эта тенденция имела место), но и желанием путем обращения к истории понять настоящее и будущее.

Гердер одним из первых попытался рассмотреть человеческую историю с точки зрения развития. Интересно, что в истории он видел продолжение развития природы. Полемизируя с Кантом, противопоставлявшим природное и нравственное начала, Гердер указывал на то, что Кант совсем не обратил внимания на глубокую связь мышления с языком, а потому и само мышление понял неисторически. История мышления может быть прослежена, по Гердеру, только с помощью анализа истории языка и языковых образований. Отсюда огромный интерес Гердера к истории словесности разных народов.

Решительно выступая против «критической» философии Канта, он был несогласен с ним и в толковании природы. В противоположность Канту, распространявшему принцип развития лишь на неорганическую природу, Гердер в своем основном труде «Идеи к философии истории человечества» (1784–1791) признает развитие всеобщим законом природы, в равной мере действующим и в органическом мире. Хотя и в очень неопределенной форме, он писал о естественном возникновении жизни. Жизнь, по Гердеру, зародилась в первичном океане. «Множество растений возникло и погибло, – писал он, – прежде, чем появился первый животный организм, причем насекомые, птицы, рыбы, обитатели воды и мглы предшествовали развитию форм наземных животных, среди которых, наконец, выступил человек, как вершина организации на нашей Земле»⁸². Гердер писал о сходстве между человеком и орангутаном по внешнему и внутреннему строению, в том числе по строению мозга.

Благодаря Гердеру, Шиллеру, а также Гёте и В. Гумбольдту значительно усилился интерес к истории, а вместе с ним и к историческому способу мышления. В историческом подходе они видели ключ к познанию человека и человечества. В такой атмосфере складывалось мировоззрение Гегеля, одного из крупнейших мыслителей нового времени.

Гегель и развитие диалектики.

Хотя романтики с характерным для них интересом к истории культуры и подготовили в значительной степени философию Гегеля, тем не менее, последний выступил как критик, с одной стороны, романтизма, а с другой – философии Канта. Романтизм Гегель критикует, прежде всего, за переоценку им значения человеческой субъективности, внутреннего мира личности, ее переживаний, а также связанный с этой гипертрофией «субъективного начала» культ «гениальности», «гения». Этот культ был характерен и для романтиков, и для Шеллинга. В отличие от них Гегель подчеркивает объективный момент как в деятельности и сознании человека, так и в истории в целом. Гегеля занимает проблема объективной логики

81 O. Walzel. Deutsche Dichtung von Gottsched bis zur Gegenwart, Bd. 2. Wilpark – Potsdam, 1930, S. 45.

82 Цит. по кн.: А.В. Гулыга. Гердер. М., Соцэкгиз, 1963, стр. 61.

исторического развития, а человеческие индивиды, в том числе и наиболее выдающиеся, рассматриваются им как орудия исторической необходимости, как те средства, с помощью которых эта необходимость прокладывает себе путь. Однако логика истории предстает у Гегеля в извращенной форме – как логика Абсолютного духа, который через историю приходит к самопознанию, самораскрытию.

С критикой романтического субъективизма тесно связана также гегелевская критика Канта. Рассматривая деятельность как познавательную (наука), так и практическую (нравственность), Кант как бы становится при этом на точку зрения индивида, эту деятельность совершающего. Субъектом деятельности, по Канту, может быть только индивид. Для Гегеля же таким субъектом становится «само дело». Так, наука, по Гегелю, как некоторая система, развивающаяся в силу своей внутренней логики, сама втягивает в свою орбиту нужные ей для этого средства – человеческих индивидов, природный материал и т. д. Она представляет собой нечто аналогичное организму, который использует для самосохранения и развития окружающие его условия.

Стремясь понять объективную логику истории, Гегель пытался сформулировать законы, по которым она движется. В результате им был создан диалектический метод – одно из наиболее важных и плодотворных завоеваний немецкой классической философии. И хотя многие важные принципы диалектики уже нашли свое выражение у Канта, Фихте, Шеллинга, – у Гегеля они были осознаны в наиболее зрелой форме. «...В произведениях Гегеля, – писал Ф. Энгельс, – мы имеем обширный компендий диалектики, хотя и развитый из совершенно ложного исходного пункта»⁸³.

В центре гегелевского диалектического метода – принцип противоречия как движущий принцип всякого развития. В отличие от механистического, метафизического подхода, при котором источник движения усматривается в чем-то внешнем, Гегель ищет этот источник внутри самого рассматриваемого явления или процесса; в качестве такого источника и выступает противоречие. При этом исследуемый предмет предстает как некоторое целое, как система взаимно связанных моментов, имеющая свою самостоятельную логику – логику разрешения противоречий, присущих этой системе. Открытые Гегелем законы диалектики – закон перехода количества в качество, взаимного проникновения противоположностей и отрицания отрицания – покоятся на принципе противоречия в качестве своего методологического фундамента. Диалектика Гегеля представляет собой учение о развитии в самом широком смысле слова – применительно и к природе, и к обществу, и к мышлению. И хотя гегелевская диалектика, как отмечал Ф. Энгельс, была развита «из совершенно ложного исходного пункта», на базе идеалистической концепции развития абсолютного духа, тем не менее, она явилась великим достижением немецкой классической философии.

Возникновение реализма.

В 30-х годах XIX в. значительное распространение в литературе и искусстве приобретает реализм. Развитие реализма в первую очередь связано с именами Стендаля и Бальзака во Франции, Пушкина и Гоголя в России, Гейне и Бюхнера в Германии. Реализм развивается первоначально в недрах романтизма и несет на себе печать последнего; не только Пушкин и Гейне, но и Бальзак переживают в юности сильное увлечение романтической литературой. Однако в отличие от романтического искусства реализм отказывается от идеализации действительности и связанного с ней преобладания фантастического элемента, а также от повышенного интереса к субъективной стороне человека. В реализме преобладает тенденция к изображению широкого социального фона, на котором протекает жизнь героев («Человеческая комедия» Бальзака, «Евгений Онегин» Пушкина, «Мертвые души» Гоголя и т. д.). Глубиной понимания социальной жизни художники-реалисты иногда превосходят

83 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 370.

философов и социологов своего времени.

Натурфилософия и идея развития природы.

Своеобразным посредником между гуманистически-историческим направлением мышления, с одной стороны, и натурфилософией Шеллинга, с другой, был великий немецкий поэт и натуралист Гёте. В Гёте сочетался интерес к природе, которую он рассматривал как единое развивающееся целое, и интерес к истории, прежде всего к истории искусства и поэзии.

Гёте, как и Шеллинг, механистически-неисторическому взгляду на природу противопоставил концепцию единой развивающейся природы, которая скорее должна рассматриваться по аналогии с организмом, чем с механизмом.

Гёте выразил целую гамму настроений, характерных для его современников. Он зафиксировал как тесную связь естествознания XVIII в. с развитием техники и промышленности, так и ограниченность философского мышления того периода, ориентированного в первую очередь на механику, а в конце XVIII в. на ее практическое применение; в первые десятилетия XIX в. он отразил разочарование в результатах промышленной революции и ее отрицательные социальные последствия.

Гёте очень четко выявил ряд мировоззренческих принципов, лежавших в основании стремления понять мир в его единстве и взаимосвязи. Полемика, которую Гёте, как и Шеллинг, вел с ньютонианским учением о свете и цветах, была вызвана убеждением, что предпосылкой корпускулярной теории света является механистическое понимание мира, которое должно быть заменено более высоким – динамическим и даже органическим его пониманием. Но если созданное Гёте учение о свете и цветах не оказало существенного влияния на развитие естествознания, то его теория метаморфоз растений, как и другие его открытия в области ботаники, зоологии и сравнительной анатомии сыграли значительную роль в развитии биологии (см. главу 23).

Натурфилософия конца XVIII – начала XIX в., созданная Шеллингом и его учениками, несет на себе печать близости философии и искусства. Хотя Шеллинг в отличие от других представителей немецкого идеализма был хорошо знаком с естествознанием и его новейшими достижениями, тем не менее, свойственный ему метод мышления имеет поэтически-метафорический характер.

Как отмечает В. Виндельбанд, учение Шеллинга о природе «было скорее величественно задуманной поэмой, нежели научной системой; это была поэма пленительной красоты, которой, как это обыкновенно случается с поэтическими вымыслами, недоставало всего лишь быть доказанной»⁸⁴.

Натурфилософия представляет собой весьма сложное явление. С одной стороны, способствуя раскрытию ограниченности механистического понимания природы и ратуя за ее рассмотрение как единого развивающегося целого, она оказала известное положительное влияние на философию и науку первой половины XIX в. С другой стороны, будучи идеалистической конструкцией, она часто заменяла эмпирическое исследование фантастическими построениями, поэтическими метафорами, чем вызвала законное недоверие естествоиспытателей.

В центре натурфилософии Шеллинга стоит проблема органического, проблема жизни вообще. В свое время Кант в «Критике способности суждения» (1790) утверждал, что понятие жизни, понятие организма есть неразрешимая загадка для научного познания. В живом организме, утверждал Кант, мы имеем дело с целесообразностью: функционирование отдельных органов определяется жизнедеятельностью целого. Такое устройство можно

⁸⁴ В. Виндельбанд. История новой философии в ее связи с общей культурой и отдельными науками. СПб., 1905, стр. 201.

назвать телеологическим, а телеология не может быть объяснена с помощью механистического метода естествознания. Как видим, Кант отождествлял методы механистического естествознания с научными методами вообще, а потому и считал понятие жизни *предельным понятием* естествознания. Возникновение органической природы из неорганической, согласно Канту, недоступно нашему познанию.

Шеллинг же с самого начала заявляет, что если рассматривать природу как некий механизм, то действительно нельзя понять, как из этого механического начала появляется органическое. Эта задача может быть решена только тогда, когда мы с самого начала будем рассматривать природу как единый организм, а жизнь – как самую сущность природы. Наше рассмотрение при этом, согласно Шеллингу, из механистического превратится в телеологическое: мы будем рассматривать природу с точки зрения той последней цели, которой она достигает в своем развитии, а именно сознательного, мыслящего человеческого существа. При таком рассмотрении нам уже не нужно будет выводить живое из неживого: неживая природа теперь предстанет перед нами как еще не вполне развитое органическое. Поскольку высшей формой природного развития является дух, сознание, то те формы жизни, в которых сознание еще не пробудилось, как, впрочем, и формы неорганические, можно трактовать как бессознательные формы жизни духа. При таком подходе отпадает надобность в допущении особой «жизненной силы»; Шеллинг поэтому решительно выступает против витализма, заявляя, что «понятие жизненной силы – совершенно пустое понятие»⁸⁵.

Таковы философские истоки натурфилософских построений Шеллинга. Однако содержание натурфилософии определялось во многом также состоянием естествознания. В начале XIX в. благодаря ряду открытий, о которых говорилось выше, интерес к механическим явлениям в физике и других естественных науках уступил место интересу к динамическим процессам. Не столько *внешнее перемещение тел*, сколько их внутренние превращения, их взаимная *внутренняя связь и внутреннее сродство* стали теперь занимать естествоиспытателей. Возникла потребность в теоретическом осмыслении новых открытий. Ответом на эту потребность в известной мере была натурфилософия Шеллинга, чем и объясняется ее популярность в первой трети XIX в. в Германии, России и других европейских странах.

Шеллинг поставил вопрос, в чем состоит тождество электричества, магнетизма, химического процесса, органической жизни и, наконец, сознания? Другими словами, в чем состоит *единство* всего существующего? Исследования в области химии и электромагнетизма, с одной стороны, фихтевские исследования сознания, с другой, наводят Шеллинга на мысль, что принцип, согласно которому протекают природные процессы и процессы духовные, один и тот же – это принцип поляризации (положительное и отрицательное электричество, противоположность полюсов магнита, противоположность субъективного и объективного, идеала и его реализации как движущее начало жизни духа). Именно единство и борьба этих противоположных начал обуславливают, согласно Шеллингу, внутреннее действие в отличие от чисто механического движения, вызываемого внешними причинами.

Метод построения натурфилософии Шеллинга состоит поэтому в изображении процесса, включающего следующие основные моменты: 1) раздвоение первоначального тождества (индифференции) природы на противоположности; 2) стремление противоположных начал к синтезу, к единству; 3) образование нового единства, которое в свою очередь обнаруживает в себе борьбу противоположных начал, но уже на новом уровне – и так вплоть до высшего единства, которое осуществляется в духе человека, постигающего сущность природы и тождество природного и духовного начал и примиряющего эти моменты в высшем синтезе. Этот процесс Шеллинг называет процессом развития, поскольку здесь действительно речь идет о переходе от более низкой к более высокой форме обнаружения

85 F.W. Schelling. Von der Weltseele, eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des Allgemeinen Organismus. Hamburg, 1798, S. 299–300.

полярности. Рассмотрение природы с точки зрения *единства* и *развития* было большой заслугой Шеллинга, хотя оно, как уже было отмечено выше, производилось с идеалистических позиций.

В своем динамическом воззрении на природу Шеллинг, с одной стороны, сближается с динамизмом, составляющим методологический принцип космогонической теории Канта, а с другой, применяет к натурфилософии фихтевское учение о деятельности как сущности и источнике всего предметного мира. Сущностью всего того, что предстает в виде отдельных вещей, атомов и т. д., являются, по Шеллингу, силы и влечения. Единство природы можно постигнуть только в том случае, если понимать природу не как совокупность физических частиц, находящихся между собой в механическом соотношении, но как единую деятельность, принимающую различные формы. В своей работе «О мировой душе» (1798) Шеллинг рассматривает природу как единый живой организм, а то, что составляет как бы движущий центр этого организма, Шеллинг, обращаясь к античной философской традиции, именует «мировой душой». «Мировая душа» – это скорее поэтический символ, чем рассудочное понятие; этот символ позволял Шеллингу начертать величественную картину единого развивающегося космоса, но сам он не поддается никакому точному определению и скорее дает пищу фантазии, чем строго научному мышлению, стремящемуся опираться на опыт.

Таким образом, в силу телеологического подхода к рассмотрению природы понятия незаметно становятся у Шеллинга поэтическими метафорами, а задача строго научного доказательства или опытного подтверждения выставленных положений подменяется задачей отыскания остроумной и яркой метафоры. К такому поэтически-метафорическому мышлению склонны также, причем еще в большей степени, близкие к Шеллингу романтики. Так, Новалис называет природу окаменевшим волшебным городом, пространство – осадком времени, воду – мокрым пламенем. Его афоризмы очень поэтичны, но с научным мышлением ничего общего не имеют.

И все же немецкой натурфилософии принадлежат несомненные заслуги в разработке идеи единства и развития природы, и этим она оказала определенное воздействие на естествознание. Особенно большим влиянием пользовался ученик Шеллинга – Лоренц Окен, который рассматривал все живые организмы в качестве единой развивающейся цепи, возникшей из первоначальной органической слизи. Окен был, наряду с Гёте, одним из основателей морфологии животных (см. главу 23). Другой последователь натурфилософии Шеллинга – К. Карус положил принцип развития в основу сравнительной анатомии; этот же принцип Карус считал весьма плодотворным для изучения, психологии животных. Карус полагал, что ступени развития психики животных совпадают с развитием человеческой психики, начиная с раннего младенческого возраста (и даже с эмбрионального состояния) и кончая зрелым состоянием⁸⁶. Хотя в сравнительной психологии Каруса было много недостоверного, она дала повод для других, более строгих эмпирических исследований.

К геологии шеллинговский принцип развития был применен Стеффенсом, высказавшим идею о том, что наша планета приобрела свой нынешний облик, и органическая жизнь на ней могла появиться лишь в результате постепенного развития. Идеи натурфилософии Шеллинга и его последователей оказали влияние на ученых не только Германии, но и других стран, в частности Франции и России.

Абсолютизация воли.

Если философия Просвещения видела высшую способность человека в разуме, мышлении и соответственно высшим завоеванием человека считала знание, то в первой

⁸⁶ К. Карус. Сравнительная психология или история развития души на разных ступенях животного мира. М., 1867.

половине XIX в. появляются попытки переосмыслить и этот тезис. Просвещения и усмотреть важнейшую способность человека в *воле*. Эти попытки имели место как во Франции в учении Мен де Бирана, так и в Германии – у Шеллинга в более поздний период его творчества, начиная с «Философского исследования о сущности человеческой свободы» (1810), у Франца Баадера, а также у Артура Шопенгауэра, который в сочинении «Мир как воля и представление» (1819) изложил систему волюнтаристской философии, послужившей основой позднейшего волюнтаризма Ницше, Клагеса и др.

Акцент на понятии воли содержался уже в философии Канта, Фихте и раннего Шеллинга, но у них воля выступала как добрая, нравственная сила – недаром Кант называл ее «практическим разумом». Что же касается Шопенгауэра, то у него воля предстает как темный, непросветленный порыв, как слепое влечение, для которого не существует различия добра и зла. Воля у Шопенгауэра является метафизическим началом, лежащим в основе мироздания.

Несколько иначе истолковывает волю Мен де Биран. У него это понятие является скорее психологическим – он исследует проявления воли в деятельности человеческого сознания, полемизируя при этом с представителями философии XVIII в., которые рассматривали сознание главным образом как пассивное отражение реальности. Эта идеалистическая концепция была тесно связана с романтизмом первых десятилетий XIX в. Выступая против ассоцианистских теорий в психологии, Мен де Биран положил начало борьбе против механицизма в науках о душевной жизни; его идеи развивали далее его друзья А. Ампер и В. Кузен. Последний соединил идеи Мен де Бирана о учении Шеллинга, а позднее Гегеля. Недостатком психологии, как ее понимали Мен де Биран, Кузен и другие, было то, что она, подобно натурфилософии Шеллинга и Окена, мало опиралась на эмпирические исследования, почему ее построения не были строго научными.

Против волюнтаристской тенденции в психологии выступил уже в 50-х годах Джон Стюарт Милль, вернувшийся к принципам ассоционистской психологии Юма. Преимуществом принципов Милля было то, что он возвращал психологию на путь эмпирических исследований. К концу первой половины XIX в. намечается отделение психологии от философии, которое во второй половине века все более прогрессирует.

О. Конт и оформление позитивизма в философскую систему.

В начале 30-х годов XIX в. оформляется в самостоятельное течение философской мысли позитивизм. В гносеологии это течение по сути дела продолжило традицию агностицизма Юма и Канта, провозгласив лозунгом науки отказ от попыток проникновения в сущность природных и социальных процессов, исследования причин явлений как в принципе непостижимых. Задача познания ограничивалась обобщенным описанием фактов. С точки зрения «позитивной философии», т. е. философии «положительного», неспекулятивного знания, теоретическое мышление, построение теорий, гипотез и т. д. не может дать «положительных» результатов, и частные науки как естественные, так и общественные, призваны собирать, систематизировать и классифицировать данные опыта, фиксируя те связи между явлениями, которые представляются «очевидными». Позитивисты считали, что наука может и должна отвечать лишь на вопрос «как», но не на вопрос «почему». Критерием истины они объявили здравый смысл большинства. Свою собственную роль позитивисты видели в классификации и обобщении наиболее важных достижений частных наук, в пропаганде этих достижений и в «искоренении» таким образом спекулятивных построений прежней философии.

Если критицизм Канта в известной степени имел значение как «средство» против поспешных спекулятивных натурфилософских построений, то позитивизм Спенсера и Конта уже не нес на себе подобной «нагрузки», хотя многие из естествоиспытателей воспринимали его именно как противовес идеалистической натурфилософии. В каком-то смысле

позитивизм действительно был реакцией на спекуляции натурфилософии, но система «положительной философии», построенная на посылах агностицизма, не могла обернуться ничем иным, как догматизацией сложившихся к тому времени научных методов и освящением тогдашних результатов частных наук. Позитивизм в его систематизированном Контом и Спенсером виде (поскольку идеи, которые развивали эти философы, были уже довольно широко распространены в трудах многих естествоиспытателей, а также философов и социологов предшествовавших десятилетий), собственно, перестал быть философией; традиционные философские проблемы были объявлены бессмысленными, а новых, по существу, позитивисты не выдвигали.

Влияние этого направления на научное мышление не было связано с открытием новых подходов к познанию. Оно определялось, во-первых, соответствием позитивистского подхода к научному знанию буржуазно-прагматическим взглядам на науку как средством получения непосредственной производственной выгоды; во-вторых, тем, что очень многие естествоиспытатели видели в идеалистической философии начала века (и не без оснований!) лишь бесплодную схоластику, а в позитивизме соответственно решительного борца против этой схоластики; в-третьих, тем, что принципы позитивизма отвечали настроениям той части ученых, которые видели свою роль в науке в применении к новому эмпирическому материалу средств и методов, разработанных великими учителями и пропагандировавшихся позитивистами-философами (т. е. позитивистские идеи лежали, так сказать, в русле «консервативной науки»); в-четвертых, тем, что в социальных условиях, когда материализм подвергался гонениям, позитивизм мог служить его своеобразным суррогатом; в-пятых, энциклопедическая широта охвата конкретно-научных проблем, свойственная работам вождей этого направления – Конта и Спенсера, – была сама по себе притягательной силой для широких слоев интеллигенции.

Кроме того, если мы хотим понять причины широкого распространения позитивистских взглядов в науке XIX в., придется учитывать еще одно обстоятельство. Восприятие позитивистской философии естествоиспытателями сильно отличалось от ее действительного содержания. Эклектичность, свойственная позитивизму, позволяла некоторое время ученым самых различных взглядов видеть в нем воплощение, хотя бы частичное, их собственной позиции, собственного мировоззрения. Выдающиеся естествоиспытатели, которых было немало среди поклонников Конта и Спенсера, видели в этой философии то, что хотели видеть, т. е. подкрепление и подтверждение собственных взглядов. Они проецировали на позитивизм собственное видение мира, собственную методологию научного поиска.

Начало распространению позитивизма как философской системы положил выход «Курса позитивной философии» (1830) Огюста Конта. Но существенное влияние эта философия получила лишь во второй половине XIX в., и мы вернемся к ней в соответствующем месте.

Материалистические течения в первой половине XIX века.

В 30-е годы усиливаются материалистические тенденции в науке и философии. Наиболее крупным представителем материализма этого периода был Людвиг Фейербах, примыкавший вначале к неогегельянцам.

В отличие от материализма XVIII в. материализм Фейербаха носит антропологический характер: основная тема Фейербаха – раскрытие качественного отличия человека от других живых существ. Сосредоточив свое внимание на человеке, Фейербах сумел в значительной мере преодолеть механистический характер материализма XVIII в. Однако его учение о человеке сохранило метафизический характер. Диалектику немецкого идеализма, вплотную подводившую к пониманию социальной природы человека, Фейербах не понял и не принял. Тем не менее, фейербаховская критика религии была шагом вперед по сравнению с

предшествующими, более грубыми формами атеизма. Фейербах показал, что причиной возникновения религии является не просто невежество и обман, а отчужденные неистинные формы выражения человеком своей собственной сущности. Тем самым Фейербах прокладывал путь от критики религии к критике того общества, которое ее порождает. «...То обстоятельство, – писал К. Маркс, – что земная основа отделяет себя от самой себя и переносит себя в облака как некое самостоятельное царство, может быть объяснено только саморазорванностью и самопротиворечивостью этой земной основы»⁸⁷.

В значительной степени под влиянием Фейербаха в 50-х годах XIX в. возникло материалистическое направление, получившее название вульгарного материализма. Его типичными представителями были Л. Бюхнер, К. Фогт, и Я. Молешотт. В отличие от Фейербаха, у которого преобладали этические интересы (в этом отношении он продолжал традицию немецкой философии предшествующего периода), у Бюхнера, Фогта и Молешотта доминировали естественнонаучные интересы. Бюхнер был врачом, Фогт – зоологом, Молешотт – физиологом. Они выступили против натурфилософии Шеллинга и его последователей, а также против идеализма и религии. Заслуга этого направления состоит в распространении материализма, популяризации естественнонаучных знаний и в борьбе с влиянием идеализма на науку. Такие работы, как «Сила и материя» Бюхнера (1855), «Круговорот жизни» Молешотта (1852) и другие были попытками построить философию на естественнонаучном фундаменте. В этом отношении вульгарные материалисты сближались с позитивизмом.

Однако философские принципы этого типа материализма были упрощенными. Стремясь материалистически объяснить сознание, Бюхнер в сущности сводил мысль к веществу. Объявляя немецкую идеалистическую философию шарлатанством, вульгарный материализм отбрасывал ее диалектику и другие ее достижения, которые к тому времени уже были материалистически осмыслены К. Марксом и Ф. Энгельсом.

Крайностей механицизма, характерных для вульгарного материализма, удалось избежать русским философам-материалистам первой половины XIX в., в частности А.И. Герцену. В своих «Письмах об изучении природы» (1845–1846) Герцен стремился преодолеть как идеализм, не связанный ни с «практическими сферами» жизни, ни с эмпирическим естествознанием, так и крайности эмпирического подхода к изучению природы, при котором из поля зрения ускользает целое. Русские революционеры-демократы – В.Г. Белинский, А.И. Герцен, Н.А. Добролюбов, Н.Г. Чернышевский, – у которых интерес к общественно-политическим проблемам и активное участие в политической борьбе развили острое историческое чутье, сумели воспринять диалектику немецкого идеализма и в основном истолковать ее материалистически. Это позволило им избежать вульгарного материализма и создать одну из наиболее зрелых форм домарксовского материализма.

Возникновение марксизма.

К концу рассматриваемого периода относится возникновение марксизма, создавшего новую форму материализма – диалектический материализм, что означало подлинную революцию в философии. Осмыслив, с одной стороны, учение французских утопических социалистов с его резкой критикой пороков буржуазного общества, с другой – выдвинутое немецкой классической философией требование изучения логики исторического развития и разработанный ею диалектический метод, и, наконец, английскую политэкономия, а также учитывая достижения современного им естествознания, К. Маркс и Ф. Энгельс впервые подняли философию на уровень науки, превратили ее в идеологическое оружие пролетариата по революционному преобразованию мира. В своих работах они подытожили тот социальный опыт и те завоевания научной и философской мысли, которые были достигнуты

⁸⁷ К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 3, стр. 2.

в первой половине XIX столетия.

Глава 12

Развитие сравнительной анатомии и морфологии животных

Сравнительная анатомия и морфология животных в первой трети XIX века.

С увеличением знаний о строении животных, о их сходстве и различии по разным признакам расширялись возможности для сравнительной анатомии и выросшей на ее основе морфологии как науки о закономерностях строения животных.

Большие успехи сравнительной анатомии и морфологии и их применение для классификации животных связаны в первой трети XIX в. с именами Кювье и Жоффруа Сент-Илера.

Жорж Кювье родился в 1769 г. в небогатой семье отставного офицера. Интерес к зоологии возник у него под влиянием чтения «Естественной истории» Бюффона. Его развитию как биолога способствовала дружба с даровитым натуралистом К. Кильмейером. Блестящие знания в области зоологии Кювье приобрел путем самообразования, главным образом во время восьмилетнего пребывания в Нормандии в качестве домашнего учителя. В 1795 г. он по приглашению Этьена Жоффруа Сент-Илера приехал в Париж и в том же году стал профессором и членом Французского Института (Академии наук). Кювье отличался огромной трудоспособностью. Среди его самых значительных произведений надо назвать «Лекции по сравнительной анатомии» (1800–1805, в пяти томах), «Царство животных» (1817, в четырех томах), «Исследования ископаемых костей» (1812, в четырех томах; 4-е издание, в десяти томах), «Естественная история рыб» (1828–1833, в девяти томах), «История естественных наук» (посмертно, 1845, в пяти томах, под редакцией Сент-Ажа).

Сравнительная анатомия, систематика животных и палеонтология три области, в которых работал Кювье, были в его творчестве внутренне связаны между собой и имели общую теоретическую основу.

Представление о природе организма сложилось у Кювье уже в 90-е годы XVIII в.

В первой лекции курса по сравнительной анатомии (1790), ссылаясь на Канта (очевидно, имея в виду § 66 «Критики способности суждения»), Кювье писал: «Способ существования каждой части живого тела движется совокупностью всех прочих частей, тогда как у неорганических тел каждая часть существует сама по себе»⁸⁸.

88 Ж. Кювье. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.-Л., Биомедгиз, 1937, стр. 130.



Жорж Кювье. 1769–1832.

Позже, развив эту идею в принцип корреляции частей, Кювье сформулировал его следующим образом: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют, путем взаимного влияния, одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие»⁸⁹. В качестве примера Кювье ссылаясь на строение хищника. Если кишечник этого животного устроен так, что может переваривать только свежее мясо, то у него должны быть соответственно построены челюсти; последние в свою очередь должны быть снабжены зубами, пригодными для захвата и разрезания добычи; на его конечностях должны быть когти, чтобы схватывать и раздирать жертву; вся система органов движения должна быть приспособлена для ее преследования и ловли; органы чувств – чтобы замечать ее издали и т. д. Корреляция частей доходит до тончайших деталей. «Действительно, – пишет Кювье, – для того, чтобы челюсть могла схватить, ей нужна известная форма сочленовной головки, известное соотношение между положением сопротивления и силы с точкой опоры, известный объем височной мышцы, что требует известной площади ямки, в которой она лежит, и известной выпуклости скуловой дуги, под которой она проходит; скуловая дуга должна тоже иметь известную прочность, чтобы дать опору жевательной мышце»⁹⁰. Однако есть случаи, когда взаимоотношение частей недостаточно ясно. Например, почему у животных имеется раздвоенное копыто и рога на лбу? На этот вопрос Кювье ответить не мог. Для этого нужно

⁸⁹ Там же.

⁹⁰ Ж. Кювье. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.-Л., Биомедгиз, 1937, стр. 130–131.

было изучить эволюцию соответствующих видов, а эволюцию Кювье не признавал. Идею корреляции Кювье использовал и для объяснения взаимоотношений организмов в природе (мухи не могут существовать без ласточек, и наоборот), и для построения «естественной системы» животных. В отличие от Линнея и других систематиков, он широко применял в целях классификации животных данные сравнительной анатомии. Он считал, что зоология и сравнительная анатомия взаимно дополняют друг друга, сравнительная анатомия дает материал для построения естественной системы животных, а создание такой системы необходимо для последовательного сравнения их органов.

Сопоставление частей животных разных групп показывало, что есть части, встречающиеся у всех животных определенной группы, и части, которые у разных групп различны. Например, позвоночный столб имеется у всех животных, объединяемых по этому признаку в одну общую группу – позвоночных, тогда как среди представителей этой группы зубы имеют различное строение; есть позвоночные, которые имеют три основных типа зубов – резцы, клыки и коренные (человек и многие млекопитающие), есть животные, лишенные резцов в верхней челюсти (парнокопытные), имеющие только коренные зубы (неполнозубые) и т. д. Позвоночник, в данном примере, есть «необходимый», «преобладающий» признак, а зубы – «подчиненный». Степень «подчиненности» признаков бывает различной. Положение о разной степени значимости признаков при систематизации называется принципом «субординации признаков». Кювье заимствовал его у ботаника Антуана Жюссье и продуктивно использовал в зоологии. Исходя при составлении систематической группы из «преобладающего» признака, Кювье далее «спускался» к признакам «подчиненным» и «изменчивым» и тем самым доводил классификацию до более низких подразделений. Впрочем, Кювье проводил исследования и в обратном порядке. При этом, поскольку в пределах групп с одинаковым образом жизни обнаруживается очень ясная взаимосвязь частей, отчетливо выступал принцип корреляции.

Сами органы Кювье описывал, сравнивал и классифицировал по их *функции*, продолжая традицию Аристотеля (органы движения, органы чувств и т. д.). Последовательное и строгое изучение органов разных видов животных в его «Лекциях» 1800 г. было шагом вперед в развитии сравнительной анатомии. Такое сравнительно-анатомическое изучение органов на небывало большом материале послужило основой для важных новаторских идей Кювье. В своей знаменитой книге – «Царство животных, распределенное по его организации для того, чтобы служить основой для естественной истории животных и введением в сравнительную анатомию» (1817) – он уже в самом этом названии подчеркнул связь систематики со сравнительной анатомией.

Взамен старой классификации Линнея и других ученых, а также вопреки идее о «лестнице существ», Кювье разделил все царство животных на четыре «ветви», которые он также называл «*главными формами*» или «*общими планами*». Позже, по предложению его ученика Бленвиля, их стали называть «типами». Смысловое содержание этого термина в систематике несколько отлично от такового в морфологии.

Кювье различал четыре «ветви» («типа») животного царства: «позвоночные», «моллюски», «членистоногие» и «лучистые». Он считал, что эти четыре «ветви» по своему строению резко разграничены, и между ними нет никаких переходных форм.

«Естественную систему» Кювье трактовал как такое распределение, в котором существа того же рода оказались бы более по-соседству, чем с теми, которые относятся к другим родам; роды одного и того же отряда более сближены, чем роды всех других отрядов и так далее. Он не ставил перед собой вопроса, чем объясняется такое соотношений форм. Возможно, он относил это к задачам отдаленного будущего.

Кювье не ограничивался изучением ныне живущих форм, а обратился также к ископаемым остаткам вымерших животных и стал одним из основоположников *палеонтологии*. Он исследовал остатки скелета ряда ископаемых позвоночных и определил их места в системе. Опираясь на свой принцип корреляции, Кювье оказался в состоянии с гениальной проницательностью установить характер и размеры утраченных частей скелета и

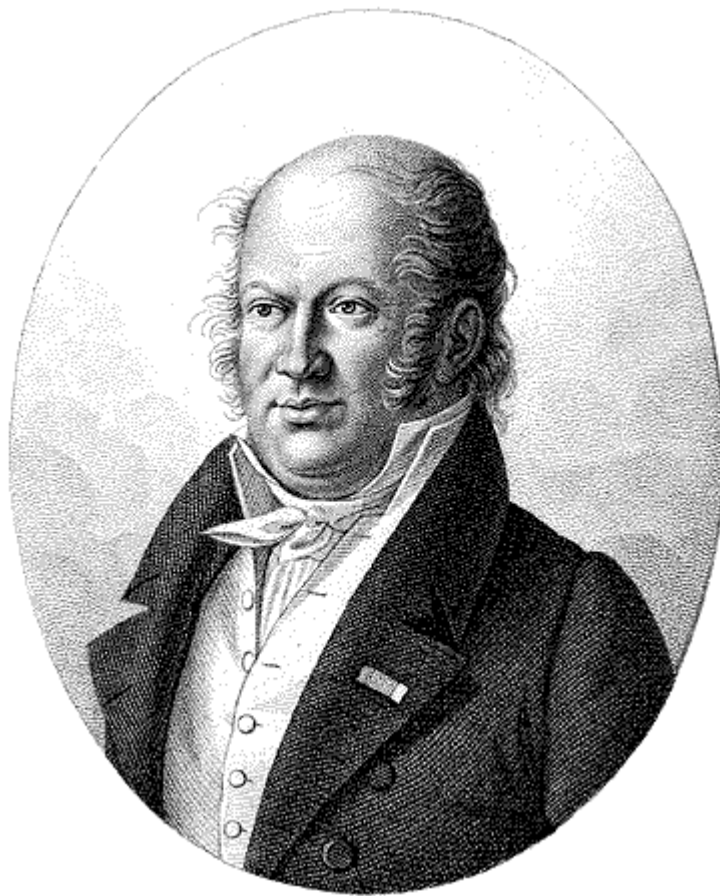
восстановить скелет и внешний облик вымерших млекопитающих и рептилий по отдельным сохранившимся частям скелета. Он смело говорил: «Дайте мне одну кость, и я восстановлю животное». Его реконструкции исчезнувших животных произвели огромное впечатление на современников. Правда, у Кювье были на этом пути и ошибки.

Исследование ископаемых остатков животных показало, что многие из них принадлежат к исчезнувшим видам, ныне нигде на Земле не встречающимся. Выяснилось также, что в слоях земной коры, относящихся к различным геологическим периодам, заключены остатки различных видов животных. Это свидетельствует о том, что в разные периоды истории Земли происходила смена фаун (так, вымершие «яйцекладущие» позвоночные появились значительно раньше живородящих). Установление этого факта позволило Кювье создать метод определения давности геологического слоя.

Чтобы объяснить эти факты, Кювье, не любивший гипотез, прибег к самой неудачной гипотезе – теории катастроф, согласно которой в результате кратковременных катаклизмов (наводнение, землетрясение и т. п.) погибала якобы вся фауна определенного участка земной поверхности и ее заселяли затем совершенно другие животные.

Колоссальный фактический материал по сравнительной анатомии и палеонтологии, сведенный в «естественную» систему, а также методы Кювье послужили великолепной базой для дальнейшего развития зоологии и палеонтологии. И хотя он сам отвергал любые эволюционные представления своего времени, фактически собранный им материал служил обоснованию эволюции.

На иных теоретических позициях стоял другой выдающийся французский ученый, современник Кювье – Этьен Жоффруа Сент-Илер. Лозунгом всей его научной деятельности стали слова: «Природа создала все существа по одному плану, одинаковому в принципе, но бесконечно варьирующему в деталях».



Этьен Жоффруа Сент-Илер. 1772–1844.

Жоффруа родился в 1772 г. Среди его учителей был выдающийся французский кристаллограф Аюи (Гаяю), оказавший на него большое влияние. В 1793 г. бывший сотрудник Бюффона зоолог Добантон уговорил Жоффруа занять кафедру зоологии позвоночных животных, чтобы продолжать дело Бюффона.

В 1818 г. вышла первая, в 1822 г. вторая часть «Философии анатомии», главного теоретического сочинения Сент-Илера.

Свою концепцию о единстве типа он называл «теорией аналогов». Термином «аналоги» (это слово заимствовано у Аристотеля) Жоффруа обозначал одинаковые с точки зрения морфологии части тела, т. е. *гомологичные*. Суть концепции Жоффруа сводилась к следующему: животные построены по одному морфологическому типу или плану, гомологические части которых сохраняются у разных видов животных, независимо от формы и функции этих частей. Например, рука человека, как передняя конечность, гомологична передней ноге лошади, крылу птицы и т. д. Если же сравнивать их анатомическое строение, то можно обнаружить гомологию костей (кости плеча, предплечья и кисти), мышц, сосудов, нервов и т. д. Эта мысль, прочно вошедшая в науку, в ту пору была смелым новаторством благодаря обобщенности ее формулировки и четкому разграничению гомологического сходства от сходства по функции и по форме, что предшественники Жоффруа Сент-Илера признавали еще недостаточно ясно.

Жоффруа разработал два принципа: *принцип коннексий* и *принцип уравнивания органов*.

Принцип коннексий (взаимосвязи) частей или «материалов» означает, что гомологичные части всегда располагаются одинаково относительно смежных частей. Например, плечевая кость лежит выше локтевой и лучевой, тогда как эти две располагаются рядом и т. д. Этот «закон места» знали сравнительные анатомы старшего поколения – Кампер, Добантон, Вик д'Азир и другие, но не в столь общей и отчетливой форме.

Принцип коннексий яснее других в свое время осознал Гете, когда в 1795 г. он строил «остеологический тип» позвоночных. Но Жоффруа не была известна работа Гёте, и он развивал этот принцип самостоятельно. Жоффруа рассматривал принцип коннексий как «компас», «Ариаднину нить» своих исследований единства морфологического типа животных. Он считал, что «орган будет скорее изменен, атрофирован, уничтожен, нежели перемещен». Нахождение места данной части было главным методом гомологизации у Жоффруа. И поныне после того, как были найдены другие критерии гомологизации, место, которое занимает морфологический «элемент» в системе организма, остается важным критерием.

Несмотря на ошибки и слабые стороны теории Этьена Жоффруа Сент-Илера, она была значительным шагом вперед в развитии идеи гомологии, а в связи с этим идеи морфологического типа, морфологии вообще. Именно поэтому «теория аналогов» была полезной для эволюционного учения и построения филогенетической системы животных.

Принцип *уравнивания* или «балансирования органов» Жоффруа заимствовал, как и Гёте, у Аристотеля. Согласно этому принципу, орган достигает своего полного развития только за счет недоразвития другого органа из его системы или смежного с ним. Так, увеличение длины ног жирафа произошло, по мнению Жоффруа, за счет уменьшения величины туловища. В наше время этот принцип сохраняет свое значение в более, сложной форме (см. Бергаланфи, 1949).

Рудиментарные органы, различные аномалии развития, которыми Жоффруа много занимался (он был одним из основателей науки об уродствах – *тератологии*, в частности экспериментальной), получили в свете его теории убедительное объяснение.

Стремясь распространить идею единства типа на беспозвоночных, Жоффруа пытался доказать, что раки и насекомые – те же позвоночные, у которых все внутренние органы помещаются внутри позвонков. Странно, что он при этом не считался с явным нарушением

своего же принципа коннексий.

Жоффруа считал, что многообразие животных форм при общности плана строения («многообразие в единстве», говоря словами Лейбница, на которого любил ссылаться Жоффруа Сент-Илер) можно объяснить влиянием окружающей среды. Он собирал и обсуждал различные факты, относящиеся как к области индивидуального развития, так и к эволюции. Он считал очень многозначительными опыты своего друга Эдвардса (1824 г.) с задержкой метаморфоза у головастика в случае их длительного пребывания под водой.

В статье «О степени влияния окружающей среды на изменение форм животных» (1833) Жоффруа писал: «Ежегодно мы присутствуем на зрелище, доступном не только духовным, но и телесным очам. На наших глазах происходит превращение и переход от органических условий одного класса животных к условиям другого класса. Это имеет место у батрахий. Батрахия сначала, является как бы рыбой – под наименованием головастика, а затем рептилией (амфибией по современной номенклатуре. – *Авт.*) – под названием лягушки»⁹¹.

Сравнивая индивидуальное развитие с систематическим рядом форм, Жоффруа видит между ними известный параллелизм. О роли этой идеи в биологии, которую до Жоффруа Сент-Илера развивали Кильмейер и немецкие натурфилософы, затем ученик Жоффруа Э. Серр и особенно И.Ф. Меккель, назвавший это явление «законом параллелизма», будет сказано далее. Здесь же важно отметить, что Жоффруа в связи с этой идеей высказал замечательную мысль – отношения между различными видами, переходы между ними обнаруживаются при изучении эмбрионов.

Развивая идеи Бюффона об изменчивости животных и сочувствуя идеям Ламарка, Жоффруа пытался показать превращение одного вида в другой на палеонтологических данных. Он изучил ископаемые остатки крупных, рептилий, похожих на крокодилов (к которым их отнес Кювье), и построил небольшой ряд из четырех родов семейства телеозавров, связывающий современных крокодилов с их вымершими предками. Он уверенно заявил, что «ныне живущие животные происходят через непрерывную цепь поколений от вымерших животных преддилювиального периода»⁹². Жоффруа был убежден в трансформации органических форм. Особенно активно он стал отстаивать эту идею в 30-е годы.

По склонности к широким научным обобщениям, отстаиванию идеи единства органического мира Жоффруа был близок к немецким натурфилософам своего времени.

Из сказанного о научных воззрениях Кювье и Сент-Илера достаточно ясно видны противоречия между их взглядами и различия в методах их работы. Это привело к столкновению на знаменитом диспуте в Париже в 1830 г.

Учение о типе помимо Кювье и Жоффруа и независимо от них разрабатывали В. Гёте и К.М. Бэр.

Понятие морфологического типа собственно впервые было сформулировано Вольфгангом Гёте. Свое учение о морфологическом типе Гёте изложил в статье «Первый набросок общего введения в сравнительную анатомию, исходя из остеологии» (1795) и в «Лекциях» по первым трем главам этого наброска (1796). Обе эти работы были напечатаны только в 1820 г., уже после выступления Жоффруа с аналогичными идеями. В своем учении о морфологическом типе Гёте исходил главным образом из идеи Бюффона об изменчивости органических форм, изложенной им в «Естественной истории». Гёте развил ее дальше и ясно проиллюстрировал на «остеологическом типе» млекопитающих.

Гёте стремился теоретически обосновать существование морфологии как особой биологической дисциплины. Само название «морфология» предложено Гёте. Он характеризовал ее как пауку об «образовании и преобразовании органических существ», трактуя форму и строение организмов как динамический процесс, происходящий во времени.

91 Э. Жоффруа Сент-Илер. Избранные труды. М., «Наука», 1970, стр. 488–489.

92 Э. Жоффруа Сент-Илер. Избранные труды. М., «Наука», 1970, стр. 484.

По его представлениям, тип обнаруживается в своих бесчисленных «метаморфозах», т. е. во множестве реальных образов, являющихся как бы его вариантами, для которых он служит «законом», тип – нечто постоянное в бесконечных переменах. Так, у разных видов млекопитающих в состав черепа входят те же самые кости. Вместе с тем у каждого вида эти кости имеют свои особенности, а у каждого индивидуума та же самая кость известным образом меняется в процессе индивидуального развития; она всегда та же и вместе с тем в разное время иная.

Гёте образно называл тип Протеем, именем того мифического божества греков, который легко менял свой облик, оставаясь самим собой. Введение в представление о типе временного элемента выгодно отличало морфологию Гёте от сходной морфологии Жоффруа, который мыслил тип более статично.

Бэр подошел к проблеме типа с точки зрения своей специальности (см. V схию в «Истории развития животных», т. 1, 1828). Изучая зародышей разных стадий развития различных позвоночных, Бэр обнаружил, что на самых ранних стадиях зародыши даже далеких видов столь похожи, что их трудно различить. В процессе развития у них все более выявляются конкретные особенности – сначала класса, потом отряда, семейства и т. д. и, в конце концов, данной особи. На основании эмбрионального развития Бэр установил четыре «основных типа» животных, которые совпали с четырьмя типами Кювье, полученными на основании сравнительно-анатомических данных.

В споре между Кювье с Жоффруа Сент-Илером Бэр был на стороне Кювье, а Гёте – на стороне Сент-Илера.

Учение о параллелизме.

Одним из важнейших обобщений в биологии XVIII – начале XIX в: явилось учение о параллелизме онтогенетических стадий и ряда животных форм. Учение о параллелизме составило важный элемент общего воззрения на живую природу.

Сходство зародышей животных, находящихся на разных ступенях систематической иерархии, и явление параллелизма между эмбриональным развитием высших животных и человека и рядом постепенно усложняющихся взрослых организмов были известны уже в древности (школа Гиппократ, Аристотель). Новые наблюдения, подтверждающие существование известного сходства в развитии зародышей различных животных и явление указанного параллелизма, были опубликованы в XVII в. В. Гарвеем.

В конце XVII в. и в особенности в XVIII и начале XIX вв. явление параллелизма привлекает к себе широкое внимание. В XIX в. оно осмысливается в рамках важнейших общепаразитических концепций – теории типов и единого плана устроения организмов и трансформистских теорий. Один из основоположников учения о параллелизме К. Кильмейер рисовал развитие зародыша человека как чередование этапов, характеризующихся первоначально чисто растительной жизнью, затем сходством с низшими животными, лишенными ощущения, и, наконец, сходством с животными, обладающими способностью к движению и ощущению. Причину параллелизма Кильмейер усматривал в тождестве сил, определяющих организацию особи на разных этапах индивидуального развития, с одной стороны, и в состоянии организации на различных ступенях лестницы существ, с другой.

Интерес к истолкованию параллелизма проявляли и французские философы-материалисты XVIII в., которые отстаивали мысль о постепенном усложнении живых существ, о переходах и известной преемственности между ними. Они стремились освободить идею градации форм от теологических наслоений, однако осуществить это до возникновения эволюционного взгляда на органический мир было невозможно. «Неисторический взгляд на природу был, следовательно, неизбежен, – отмечает Ф. Энгельс. – И этот недостаток тем меньше можно поставить в вину философам XVIII века, что его не чужд даже Гегель. У Гегеля природа, как простое „отчуждение“ идеи, не способна к

развитию во времени; она может лишь развертывать свое многообразие в пространстве, и, таким образом, осужденная на вечное повторение одних и тех же процессов, она выставляет одновременно и одну рядом с другой все заключающиеся в ней ступени развития»⁹³.

Фантастическое освещение получил параллелизм в сочинениях натурфилософского толка. Так, Л. Окен утверждал, что человек есть микрокосм, а животные – постоянные зародышевые стадии человека. Однако распространение натурфилософских представлений имело одно положительное следствие – оно привело к укоренению теории параллелизма. С позиций натурфилософии параллелизм трактовали такие ученые, как Ф. Тидеман, И.Г. Аутенрит, Д.М. Велланский, Я.К. Кайдапов, Г.Е. Шуровский и др.

В рамках немецкой идеалистической философии проблема повторяемости разрабатывалась Гегелем. В системе Гегеля логическая идея на каждой новой, высшей ступени своего развития продолжает предыдущую ступень, сохраняя пройденные моменты. Эта преемственность проявляется лишь в развитии понятий. Природу Гегель лишает способности к саморазвитию (отсюда его отрицательное отношение к эволюционной идее в биологии). Ступени развития природы выступают у Гегеля как изолированные, генетически не связанные звенья. Тем самым исключается повторяемость в развитии органического мира.

Появление в первой трети XIX в. ряда серьезных исследований в области сравнительной анатомии и эмбриологии (в особенности, И.Ф. Меккеля-младшего, Э. Серра, Д. Хантера) способствовало укреплению теории параллелизма и одновременно внесло в понимание параллелизма некоторые коррективы. Новый фактический материал зародил сомнение в истинности прежнего утверждения о тождестве стадий эмбрионального развития со взрослыми организмами. Согласно представлениям ученика Этьена Жоффруа Сент-Илера – Серра, в процессе эмбрионального развития имеет место повторение не строения организмов ниже стоящих форм, а повторение строения их органов. Меккель, изучивший явления параллелизма более детально, чем его предшественники, пришел к заключению, что можно говорить лишь о более или менее полном сходстве онтогенетических стадий и ряда животных форм, что высшие животные лишь в самых главных чертах воспроизводят низшие ступени организации. Подкрепив идею параллелизма убедительными сравнительно-анатомическими и сравнительно-эмбриологическими данными и несколько видоизменив представление о параллелизме, Меккель, тем не менее, сохранил основное содержание этого учения. При этом он продолжал связывать учение о параллелизме с представлениями о единстве строения животного мира.

Обнаружение различных типов строения животных подорвало учение о «лестнице существ» и теорию единого плана строения. Теория типов, пришедшая на смену этим концепциям, изменила подход к явлению параллелизма. Наиболее глубокую критику прежних взглядов на параллелизм дал К.М. Бэр. Изучение систематики и главным образом эмбриологии привело Бэра к отказу от этого учения.

Основное возражение Бэра вытекало из самого существа теории типов, отрицавшей наличие переходов между типами, и утверждавшей мысль о независимости главных систематических подразделений животного царства. В согласии с таким пониманием типов, Бэр отверг положение о том, что эмбрион проходит в своем развитии через всю лестницу животных форм, противопоставив ему свой вывод: эмбрион никогда не переходит из одного типа в другой. Опираясь на свои эмбриологические исследования, Бэр убедительно показал, что эмбрионы вышестоящих форм никогда не воспроизводят сколько-нибудь полно облик нижеорганизованных взрослых животных. Подобно Бэру, полностью отвергли теорию «лестницы» и учение о параллелизме А. Мильн-Эдвардс, Г. Брони и многие другие сторонники теории типов, не допускавшие наличия эволюции органического мира. Факты параллелизма впервые научно истолковал Ч. Дарвин, который сформулировал закон рекапитуляции и создал первую концепцию соотношения индивидуального и исторического развития.

93 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 21, стр. 287.

Дальнейшее развитие сравнительной анатомии.

Заметных успехов достигла сравнительная анатомия и палеонтология в середине XIX в., в период, непосредственно предшествовавший появлению теории Ч. Дарвина. Во Франции А. Мильн-Эдвардс, в Германии Г. Бронн и В. Карус, в Англии Р. Оуэн, в Америке Л. Агассис обогатили науку новым обширным фактическим материалом и важными теоретическими обобщениями.

Анри Мильн-Эдвардс рассматривал анатомию и физиологию как разделы единой науки. По этому принципу было составлено его известное обширное руководство по сравнительной физиологии и анатомии, опубликованное в 1857 г. В нем и в некоторых других своих сочинениях Мильн-Эдвардс подверг критике идею единства плана строения всех животных, закон параллелизма Э. Серра и обосновывал теорию типов. Существование четырех типов, установленных Кювье и Бэром, Мильн-Эдвардс объяснял тенденцией природы к экономии, а многообразие форм в пределах каждого типа – ее стремлением к разнообразию. Многообразие достигается несколькими путями. Среди них Мильн-Эдвардс особо выделил принцип разделения физиологического труда между различными частями организма, установленный им на основании исследования строения и развития беспозвоночных.

Телеологические воззрения на природу, господствовавшие в первой половине XIX в., сказались на трудах немецкого зоолога и палеонтолога Генриха Георга Бронна. Бронн был также приверженцем теории типов, но в отличие от Кювье он различал в животном царстве пять типов, выделив новый тип простейших. Убежденный противник трансформизма, он полагал, что идея эволюционного превращения форм не подтверждается экспериментом. Согласно его представлениям, виды возникали под закономерным воздействием некоей неизвестной имманентно действующей «производящей силы». Эта автогенетическая концепция видообразования сочеталась у него с более реалистическим объяснением многообразия органических форм, которые он связывал с существованием нескольких основных планов строения и действием «общих законов развития». Под последними Бронн имел в виду различия в уровне организации животных в пределах типа и в степени приспособленности органов к условиям существования.

Различия же в степени совершенства организмов зависят, по Бронну, от разделения труда между органами; степени дифференцирования, редукции числа гомологических органов (конечностей, зубов и т. п.), концентрации и централизации гомонимных органов (нервной системы, гонад и т. п.), погружения органов в глубь Организма и т. д. Высота организации, как и вообще морфологический тип, ставился им также в зависимость от среды обитания. Общие принципы строения организмов Бронн попытался выразить геометрически, исходя из натурфилософских представлений об идеальной форме растений и животных. Первые уподоблялись им яйцу (ооид), вторые – клину (гемисфеноид).

Бронн проводил аналогию между законами, которым, по его мнению, подчиняется животный мир (закон основного плана строения, закон прогрессивного развития органов и закон приспособления организма к условиям существования), и законами индивидуального развития. Не отрицая известного параллелизма между индивидуальным развитием и систематическим рядом форм, он возражал против учения о лестнице существ и представления о параллелизме. В сходстве зародышей животных, относящихся к одному подцарству, он усматривал аргумент в пользу теории типов.

Изложенные выше идеи получили наиболее полное отражение в двух сочинениях Бронна – «Исследования законов развития органического мира во время образования поверхности Земли» и «Морфологические изыскания о законах образования природных тел вообще и особенно органических». Обе работы увидели свет в 1858 г., накануне появления «Происхождения видов» Ч. Дарвина, Бронн с интересом встретил этот труд, перевел его на немецкий язык и уже в 1860 г. издал в Германии, но эволюционного учения Дарвина он так и

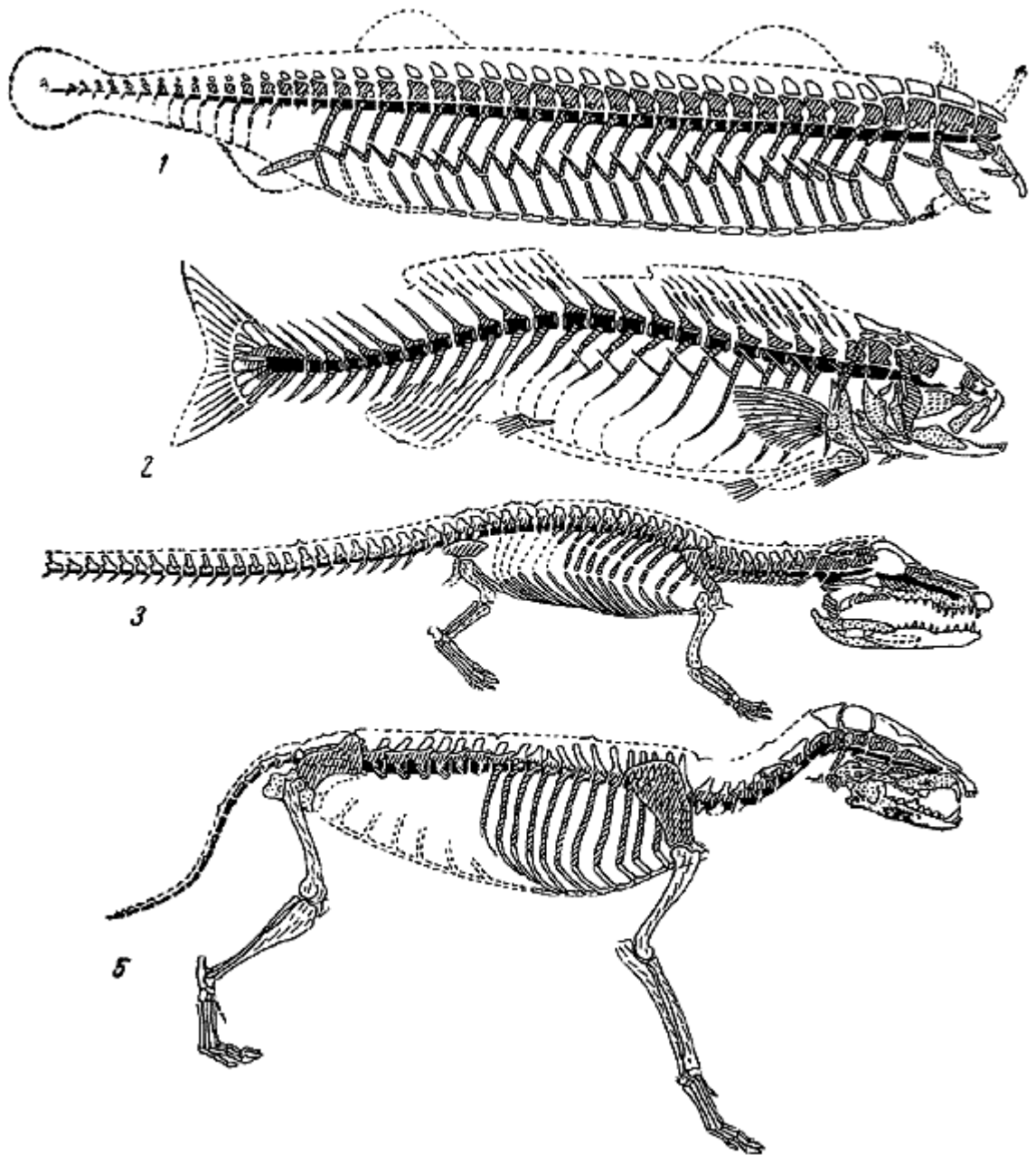
не принял.

Заметное влияние на развитие сравнительной анатомии в XIX в. оказал английский палеонтолог Ричард Оуэн. Ему принадлежат капитальные труды по сравнительной анатомии и физиологии беспозвоночных и позвоночных. Среди них пользуются известностью монография о наутилусе (1832), работы о трихине, лимулусе, головоногих моллюсках, лекции по сравнительной анатомии и физиологии беспозвоночных (1843), а также исследование зубов позвоночных (1840–1845). Оуэн ввел в науку ряд понятий, вошедших в основы сравнительной анатомии, в том числе учение о гомологии.

На теоретические воззрения Оуэна оказали влияние взгляды Кювье и отчасти Э. Жоффруа Сент-Илера. Принимая учение Кювье о четырех типах, Оуэн считал возможным дополнить его идеей единства типов Жоффруа Сент-Илера. По мнению Оуэна, на ранних стадиях онтогенетического развития все типы одинаковы. У Жоффруа Сент-Илера Оуэн заимствовал принцип коннексий (или связи), у Вик д'Азира – принцип сериального повторения частей в организме. Оба эти принципа были использованы им при создании учения о гомологии и теории архетипа. Они были изложены в сочинениях об архетипе (1848) и о природе конечностей (1849).

Согласно учению Оуэна о гомологии, существуют два типа сходства между органами – аналогия и гомология. Аналогичными органами Оуэн называл органы разных животных, выполняющих сходные функции, а гомологичными – однотипные органы у разных животных, независимо от различий в их форме и функции. Оуэн различал три вида гомологий: специальную (определение которой дано выше), *общую*, или отношение между частью (рядом частей) и основным типом данной группы животных, и сериальную, или сходство повторяющихся частей в пределах одного организма.

Учение о гомологии Оуэн связал с теорией архетипа. К последней он пришел, развивая теорию позвонка Окена. Архетип, по Оуэну, – это серия гомологичных морфологических элементов, «позвонков» (или сегментов эндоскелета). Он должен объединять элементы, общие для скелета позвоночных (рыб, рептилий, птиц, млекопитающих и человека). Сведение реального эндоскелета к архетипу и есть, по мысли Оуэна, способ научного познания первого.



Архетип и скелет рыбы, рептилии и млекопитающего, по Оуэну (1855).

Архетип трактовался Оуэном в духе учения Платона и в полном соответствии с его откровенно теологическими воззрениями на природу. Именно с позиций теологии подверг он критике телеологические воззрения в биологии, разделявшиеся Кювье. Реально существующие формы животных являлись, по Оуэну, лишь предусмотренными творцом вариациями идеального архетипа. Последний наделялся им также особой формообразующей силой.

Теория архетипа Оуэна была глубоко метафизична. Однако в истории биологии она сыграла известную положительную роль, так как приближала к более полному морфологическому познанию организации позвоночных.

Ч. Дарвин переосмыслил учение Оуэна о гомологии и его концепцию архетипа с позиций материалистической теории эволюции. В «Происхождении видов» он писал: «Если мы предположим, что у очень древнего прародителя – архетипа, как его можно назвать, – всех млекопитающих, птиц и рептилий конечности были построены по ныне

существующему общему плану, для какой бы цели они ни служили, мы сразу поймем все значение гомологичного строения конечностей позвоночных во всех классах»⁹⁴.

Теория типов Кювье получила поддержку выдающегося швейцарского зоолога, сравнительного анатома и палеонтолога Луи Агассиса, работавшего в Америке. Основные исследования Агассиса посвящены рыбам и морским ежам. Известностью пользовалась его классификация рыб, построенная с учетом особенностей строения чешуй, и классические исследования по ископаемым рыбам, опубликованные в 1833–1843 гг. Для Агассиса характерно убеждение, что животный мир может быть разбит на четыре группы в соответствии с четырьмя планами, обнаруживающимися в строении животных. Данные сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии привели его к идее соответствия трех рядов явлений – эмбрионального развития, таксономической градации и палеонтологического ряда форм. Параллелизм индивидуального развития и зоологической лестницы проявляется, по Агассису, во внешней форме и в последовательности структурных изменений. Явлению тройного параллелизма Агассис придавал важное значение, полагая даже, что его отдельные данные следует использовать при построении зоологической классификации. Однако объяснение, которое давал Агассис этому явлению, не выходило за рамки теологического воззрения на природу. В параллелизме он усматривал проявление единого плана творения, порожденного «творческим духом». Агассис оставался верен учению о неизменяемости видов до конца своей жизни. Он не принял эволюционной теории Дарвина и остался одним из самых непримиримых ее противников.

Последовательная теологическая позиция, которую занимали в биологии Р. Оуэн и Л. Агассис, приводила к явной нелепости. «С богом никто не обращается хуже, чем верующие в него естествоиспытатели...», – писал Ф. Энгельс. – «В биологии его последний великий Дон-Кихот, Агассис, приписывает ему даже положительную бессмыслицу: бог должен творить не только животных, существующих в действительности, но и абстрактных животных, рыбу как таковую!»⁹⁵. Таким образом, самые крупные авторитеты в области сравнительной анатомии накануне появления научной теории развития органического мира стояли достаточно далеко от эволюционизма. Ближе других к этому учению подошел Виктор Карус.

В «Системе морфологии животных» Каруса (1853) ясно заметно стремление преодолеть натурфилософский подход к изучению природы. В этой работе, содержащей теоретическое обобщение данных морфологии, он стремился следовать научным фактам. Назначение морфологии Карус видел в том, чтобы раскрыть закономерность организации животных форм, или другими словами, определить морфологический тип данной систематической группы путем обнаружения гомологий. Согласно Карусу, в природе встречаются лишь реальные формы, а гипотетических первичных форм (архетипов) в ней не существует. Морфологическое сходство форм служило ему основанием для сближения типов. В известных пределах он даже допускал единство типов и считал оправданной мысль о переходных формах. Несмотря на оговорки о «гармонии творения» Карус приближался к эволюционным представлениям. Впоследствии он принял дарвиновскую эволюционную теорию и стал ее активным пропагандистом.

Глава 13

Возникновение палеонтологии

Палеонтология как самостоятельная наука возникла на рубеже XVIII и XIX вв. Ее

94 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 624.

95 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 514–515.

основателем был Ж. Кювье.

Свои исследования по ископаемым животным он сознательно начал с крупных млекопитающих потому, что современные их виды были относительно хорошо известны и, как полагал Кювье, имелось больше средств убедиться, принадлежат ли ископаемые кости одному из живущих или к исчезнувшему виду.

Первым в серии вымерших видов, открытых Кювье, был мамонт. Изучение мамонта началось задолго до Кювье. По инициативе известного государственного деятеля В.Н. Татищева в 1720 г. Петр I издал указ о поисках в Сибири полного скелета или хотя бы черепа мамонта. В результате в Петербург поступило несколько черепов и много других костей древнего животного. После сопоставления с костями слона петербургские академики в 1728 г. пришли к выводу, что мамонт – слон. Один из черепов в 1724 г. в Иркутске видел и зарисовал Д. Мессеримидт, отметив некоторые его особенности. Этот рисунок был опубликован в 1733 г. в Англии и очень пригодился Кювье.

О мамонте как особом, вымершем виде, отличающемся от живущих ныне слонов, особенно в строении коренных зубов, Кювье сообщил в специальном докладе в январе 1796 г. в Парижском институте (Французская Академия наук). С этим открытием палеонтология обрела свой предмет. С него началось документальное изучение истории органического мира. Оно было первым сильным ударом по теории вечности видов.

По подсчетам Кювье, им было определено и описано более 150 видов. Из них более 90 принадлежат к новым видам, а 60 к новым родам. Четверть видов относится к яйцекладущим, а все остальные к млекопитающим, большей частью копытным нежвачный. Из слоев вторичной (мезозойской) эры, бывшей временем господства пресмыкающихся, он описал гигантского хищного ящера – мегалозавра, плавающих ящеров – ихтиозавра, плезиозавра и мезозавра, летающего ящера – птеродактиля. В третичных слоях Кювье открыл и описал группу новых родов, которые, по его словам, приближаются к тапирам, носорогам и верблюдам. Среди них наиболее известны палеотерий и антракотерий. Из слоев более позднего времени им описаны: новый вид морских млекопитающих, близких к кашалоту – цифиус, новый род хоботных – мастодонт, ряд видов носорогов, оленей, медведей, новый род неполнозубых – мегатерий, гигантский наземный ленивец-мегалоникс.

При описании ископаемых животных Кювье применял те законы, которые он установил в сравнительной анатомии. Исходя из закона соподчинения (корреляции) органов и соотношения функций, он по разрозненным частям скелета воссоздавал облик вымерших форм, выяснял положение их в системе животного мира, определял образ жизни.

Сам Кювье не выделял изучение ископаемых в особую науку. Он описывал их вместе с современными животными. Термин «палеонтология» появился впервые в начале 20-х годов XIX в. Но именно Кювье был подлинным основателем палеонтологии, ибо именно он показал первостепенное значение следов былой жизни для исторической геологии, без которых она была невозможна, и применил к исследованию ископаемых самые совершенные для своего времени методы биологического исследования.

Труды Кювье служили образцом для исследователей ископаемых позвоночных животных. Большое значение имело пятитомное «Исследование об ископаемых рыбах» (1833–1843) Л. Агассиса. Основателем палеонтологии беспозвоночных справедливо считается Ламарк. В его семитомном труде «Естественная история беспозвоночных животных» (1815–1822) была дана сводка и по ископаемым, которые рассмотрены в общей системе с современными. Задачу описания ископаемых и в первую очередь моллюсков осуществили в Англии отец и сын Соверби, в Италии – Брокки, в Германии – Гольдфус и Мюнстер. Во Франции над полной сводкой по ископаемым беспозвоночным под названием «Палеонтология Франции» многие годы трудился д'Орбиньи. Большую работу по описанию и сравнению ископаемых растений с современными проделали К. Штернберг в Чехии и А. Броньяр во Франции. Ими была установлена последовательность в появлении основных

групп растительного мира, заложены основы классификации ископаемых растений. Броньяр вместе с Кювье составили «Геологическое описание окрестностей Парижа» (1811), в котором осуществлено разделение третичных слоев палеонтологическим методом.

Для развития палеозоологии и палеоботаники в России в первой половине XIX в. много сделали Г.И. Фишер, Х.И. Пандер, С.С. Куторга, Э.И. Эйхвальд, Я.Г. Зембницкий, К.Е. Мерклин, и, особенно К.Ф. Рулье.

Кювье был противником идеи эволюции. Смену фаун, запечатленную геологической летописью, он объяснял катастрофами.

Прошлое, по его мнению, принципиально отличается от настоящего: «нить событий прервалась, ход природы изменился». В прошлом действовали и совершали перевороты иные, более мощные, чем сейчас, силы. Перевороты происходили внезапно и состояли в катастрофических наводнениях и осушениях, обусловленных движениями материков и морского дна с разрывами и опрокидыванием слоев. «Бесчисленные живые существа становились жертвой катастроф»⁹⁶. При последней катастрофе, оставившей валунные наносы, крупные четвероногие погибли, окутанные льдом. Их замороженные трупы находят и сейчас в Сибири. Кювье игнорировал тот факт, что труп мамонта, открытый в 1799 г. и подробно исследованный в 1806 г. экспедицией Петербургской Академии наук во главе с Адамсом, имел длинную шерсть и другие признаки обитания в холодном климате.

После очередной катастрофы наступало временное затишье, и материки, освободившиеся от морского покрова, заселялись новой фауной, приходившей «из других мест». Кювье считал, что «мы находимся теперь, по крайней мере, среди четвертого последовательного ряда поколений наземных животных»⁹⁷. Между старой и новой фаунами нет никакой преемственной связи. Виды в прошлом были так же постоянны, как и ныне. Никаких переходных форм между старыми и новыми формами не обнаруживается, да и катастрофа, губившая старые виды, «не оставила им времени для изменения».

Теория катастроф Кювье не была оригинальной. Он заимствовал из восточных космогоний и некоторых философских систем идею о чередовании эпох разрушения и создания. Ею пользовались и некоторые предшественники Кювье, например Ш. Бонне. Теория Кювье во многом соответствовала и геологической концепции непунистов, изображавших прошлые геологические процессы принципиально иными, чем нынешние. Всю историю Земли Кювье укладывал, согласно со Священным Писанием, в 7000 лет; последней катастрофой считал библейский потоп. Если Кювье воздерживался говорить о повторных актах творения, допуская, что морские животные могли пережить катастрофу, то его ученики и последователи вынуждены были признать многократность творческих актов. Так, д'Орбиньи в своем «Элементарном курсе палеонтологии и стратиграфической геологии» (1849–1852) писал: «Двадцать семь раз отдельные акты творения последовательно заселяли всю Землю новыми растениями и животными вслед за каждым геологическим переворотом, который уничтожал все живое в природе»⁹⁸.

Такого взгляда сознательно или бессознательно придерживались многие палеонтологи – стратиграфы, работавшие в первой половине XIX в. над палеонтологическим обоснованием разделения слоев. Все их стремления были направлены на то, чтобы выделяемые ими стратиграфические подразделения обладали своими специфическими видами, которых нет в подстилающих и покрывающих слоях. В середине века было известно уже свыше 18 000 видов ископаемых беспозвоночных животных. Их д'Орбиньи разделял между 27

96 Ж. Кювье. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.-Л., Биомедгиз, 1937, стр. 83.

97 Там же, стр. 283.

98 А. Orbigny d . Cours  l mentaire de pal ontologie et de g ologie stratigraphiques, v. 2. Paris, 1852, p. 251.

геологическими ярусами. Вот почему ему потребовалось 27 творческих актов. Теория катастроф в известной мере способствовала выработке четких стратиграфических подразделений летописи Земли.

К началу 40-х годов труды многих геологов и палеонтологов по классификации слоев на основе палеонтологического метода завершились разработкой геологической хронологии. Сделано это было столь основательно, что выработанные тогда крупные подразделения слоев и времени без существенных изменений сохранились в хронологии современной геологии.

Планетарное значение геологической хронологии, стратиграфическим эталоном которой были геологические напластования Европы, подтвердилось последующими исследованиями на других материках.

Хронологическая классификация слоев, составляющих геологическую летопись, практически осуществлялась по остаткам беспозвоночных животных, служивших руководящими окаменелостями. Это дало возможность выяснить и хронологическую последовательность остатков позвоночных животных и растений. Таким образом, геологическая хронология есть хронология истории Земли и жизни. Создание ее – крупнейшее достижение естествознания первой половины XIX в.

О том, какие сдвиги в сознании производили палеонтологические открытия, хорошо сказал современник Кювье, выдающийся астроном и математик Лаплас. «Бесчисленные виды исчезнувших животных... разве не указывают на стремление к изменению в вещах, по-видимому, самых неизменных?»⁹⁹.

Как ни велико объективное значение палеонтологических фактов для формирования исторического взгляда на природу, в первой половине XIX в. они не получили эволюционного истолкования. Ламарк, выступивший со своей эволюционной теорией в начале века, почти не пользовался данными палеонтологии, они были тогда еще скудными. Жоффруа Сент-Илер в результате исследования ископаемых крокодилов пришел к заключению о происхождении современных рептилий от ископаемых форм. Но его вывод относился лишь к одной группе животного мира.

Кювье отметил в своих палеонтологических работах прогрессивное усложнение организации в ряду животных. Новые палеонтологические факты окончательно подтвердили, что восходящий порядок от низших к высшим оказывается не только морфологическим, но и хронологическим рядом.

⁹⁹ Лаплас. Изложение систем мира, т. 2. СПб., 1861, стр. 342.



Чарлз Лайель. 1797–1875.

Казалось бы, что запечатленное в геологической летописи Земли прогрессивное усложнение организмов должно было бы послужить для торжества эволюционной идеи. Однако этого не случилось. Большинство натуралистов во главе с Кювье видело в прогрессивном усложнении лишь смену видов, не имевших преемственной, родственной связи между собой. Одни, например Л. Агассис, видели здесь проявление творческой мысли творца, совершенствовавшего виды при их создании. Другие, например немецкий зоолог и палеонтолог Г. Бронн, связывали закон совершенствования с действием особой непознаваемой силы. И в том, и в другом случае говорилось о «прогрессивном развитии», хотя никакого развития в современном понимании этого слова не допускалось. Под «прогрессивным развитием» понимали многократные акты творения, следовавшие за очередными катастрофами.

В работах некоторых зоологов этого периода, занимавшихся исследованиями в области палеонтологии, содержались отдельные высказывания об эволюции органического мира. Однако их значение нельзя переоценивать. Поскольку они не были подкреплены солидным геологическим обоснованием, они не были достаточно убедительны, и большинство палеонтологов и геологов отвергало идею эволюции. Слишком велико было влияние авторитета Кювье и его теории катастроф.

Для научного истолкования фактов, добытых палеонтологией, в духе эволюционной теории геологи и палеонтологи должны были освободиться от груза теории катастроф. Но идеи Бюффона, Геттона, Ламарка и других ученых об эволюционном изменении поверхности Земли и длительности ее существования требовали подтверждения фактами. Эту задачу разрешил английский геолог Ч. Лайель. Его книга «Основы геологии», опубликованная в 1830–1833 гг., имела, по его словам, целью показать, что, начиная с самых отдаленных времен, никогда не действовали никакие другие причины, кроме тех, которые действуют и

теперь, и никогда они не действовали с иной силой, чем та, которую они проявляют в наши дни. На основании огромного фактического материала Лайель доказал, что для объяснения крупных геологических изменений в прошлом нет никакой нужды прибегать к гипотезе катастроф. Медленно, повседневно работающие геологические силы нашего времени способны произвести огромные изменения, если они будут действовать в течение длительного геологического времени.

Прошлые и настоящее, по Лайелю, являются как бы однозначными системами. Следовательно, геологическое прошлое нужно изучать, исходя из настоящего. Для этого он разработал метод исследования, известный под названием актуалистического. Согласно данному методу, современные геологические процессы, лежащие ныне в основе образования осадков и горных пород, дают ключ к восстановлению условий прошлого, запечатленного в геологических слоях. Актуалистический метод постепенно вошел в геологию и донныне в преобразованном виде остается ее главнейшим методом, хотя в своей первоначальной форме он имел существенный недостаток. По словам Энгельса, он заключался в том, что Лайель «... считал действующие на Земле силы постоянными, – постоянными как по качеству, так и по количеству»¹⁰⁰. *Актуалистический метод требует поправок, особенно когда вопрос касается древнейших периодов истории Земли.*

Усвоение геологической теории и актуалистического метода Лайеля происходило медленно. Для сторонников старых взглядов было слишком очевидно, что признание учения Лайеля повлечет за собой признание эволюции органического мира, а затем и животного происхождения человека.

Освободив геологию от теории катастроф, Лайель доказал, что исчезновение видов происходило постепенно и что оно было следствием естественного вымирания под влиянием изменения условий. Но объяснить, как возникали новые виды, он отказался. По его словам, это «тайна из тайн».

Немногие сторонники эволюционной идеи воспользовались данными о «прогрессивном развитии», но истолковали их как следствие изначально заложенного в организмах стремления к совершенствованию. Так толковал «прогрессивное развитие» и Р. Чемберс в известной книге «Следы творения» (1844).

Идею подлинного исторического развития в связи с данными геологии и палеонтологии в той или иной мере высказывали в первой половине XIX в. Х.И. Пандер, д'Омалиус, Л. фон Бух, Б. Котта и др. Последовательно эволюционное толкование фактам палеонтологии давал профессор зоологии Московского университета К.Ф. Рулье, который много сделал для изучения геологии и ископаемых организмов Подмосковья. Взгляды этих ученых на эволюцию будут изложены в главе 23.

Глава 14

Индивидуальное развитие животных

Общее состояние эмбриологии животных к началу XIX века.

Кризис «старой метафизики», отчетливо наметившийся во второй половине XVIII в., о чем подробно говорилось в предыдущих главах, проявился в этот период и в учении об индивидуальном развитии организмов.

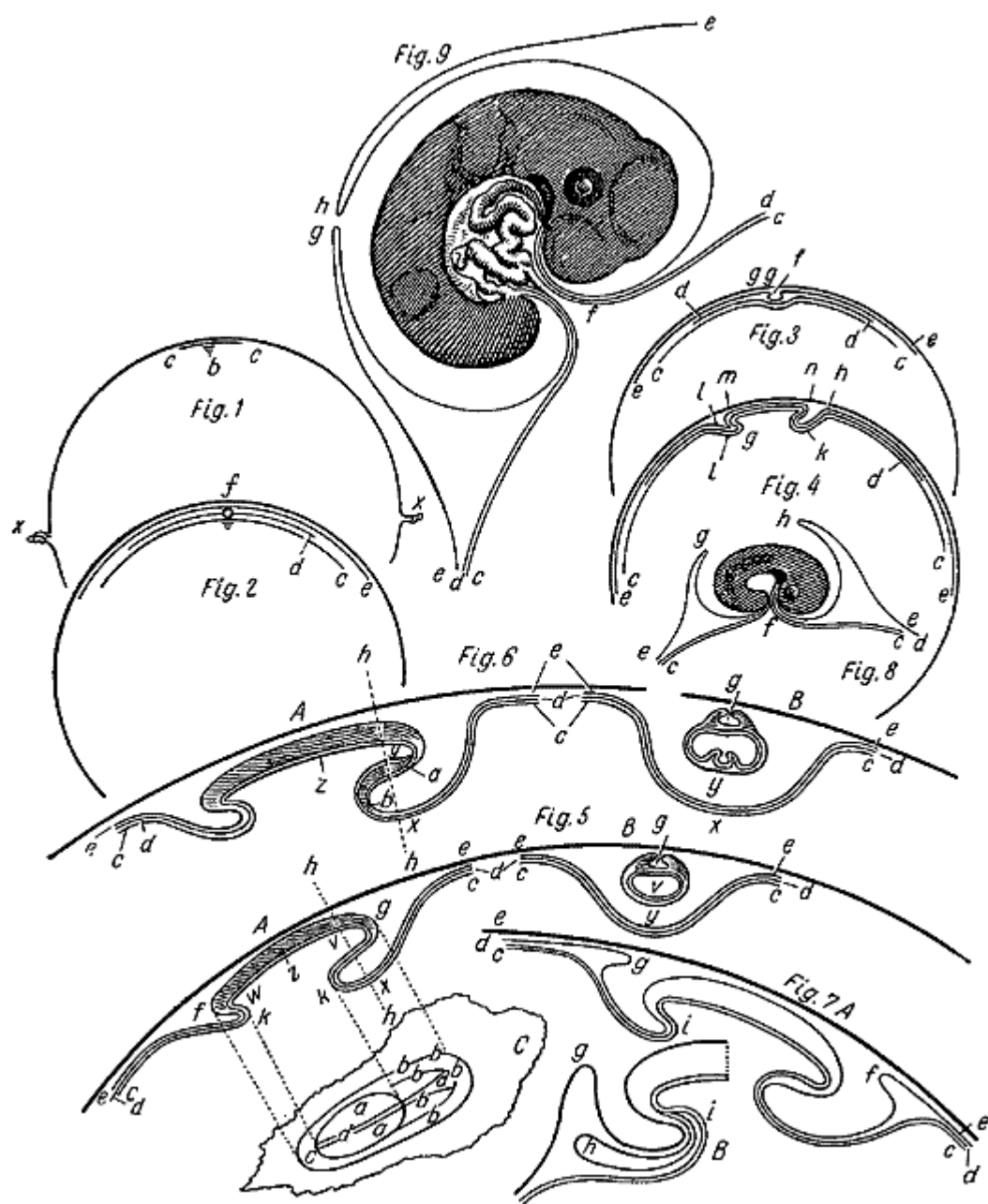
Почти одновременно с «нападением» Канта (1755) на учение о вечности солнечной системы Каспар Вольф (1759) выдвинул принцип эпигенеза, согласно которому развитие организмов представляет собой не просто развертывание и рост зачатков, изначально присутствующих в зародыше, но и процесс новообразования. Тем самым была заложена

¹⁰⁰ К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 352 (примечание).

основа науки о развитии индивидуума – эмбриологии. Время между работами Вольфа и тем периодом, когда эмбриология благодаря трудам Пандера, Бэра, Ратке и Рускони оформилась в самостоятельную отрасль биологии, отмечено главным образом распространением натурфилософий, сыгравшей в истории учения об индивидуальном развитии в значительной мере отрицательную роль. Натурфилософы придавали значение не столько эмпирическому изучению явлений природы, сколько интуиции и суждениям по аналогии. На этих путях делались произвольные и часто совершенно фантастические допущения, наряду, впрочем, с правильными, но не аргументированными догадками. Подобного рода догадками натурфилософы (Окен в Германии, Велланский в России) подменяли подлинное знание также и в области явлений развития зародыша. Поэтому столь важно было проследить эти явления на легко доступном объекте, описать их и точно изобразить с помощью тщательно выполненных рисунков. Многие детали развития, особенно относящиеся к ранним стадиям, оставались неизвестными и требовали тщательного изучения. По инициативе профессора Бюрцбургского университета И. Деллингера это исследование провел в 1816 г. уроженец Риги Х.И. Пандер, который вместе с К.М. Бэрм изучал у Деллингера сравнительную анатомию. Только в работах Пандера и особенно Бэра учение о развитии зародыша впервые встало на почву хорошо установленных фактов, и одновременно в эмбриологию был введен наряду со сравнением отдельных стадий метод прослеживания всего процесса развития зародыша на всех его стадиях, начиная от яйца.

Исследования Х. Пандера. Открытие зародышевых листков.

Сочинение Пандера «Об истории превращений насиженного яйца в течение первых пяти дней» (1817) сообщало новые факты и продемонстрировало новые методы исследования развивающегося зародыша (отделение желточной оболочки от бластодермы, а бластодермы от желтка при погружении его в воду; наблюдение с помощью лупы и сложного микроскопа в падающем свете на черном фоне); оно иллюстрировано превосходно выполненными рисунками.



«Идеальные разрезы» по Пандеру. 1818.

Еще более поучительными были схемы, которые Пандер приложил к своей статье «Развитие цыпленка» (журнал «Isis», 1818), раскрывавшие соотношение зародыша с его оболочками. Важнейшим итогом наблюдений Пандера явилось утверждение, что ранний куриный зародыш состоит из двух слоев: наружного – серозного и внутреннего – слизистого; к ним позднее присоединяется средний, сосудистый, слой. Упомянутые слои бластодермы, по мнению Пандера, являются единственным источником образования различных органов зародыша и его оболочек. Пандер показал, что из серозного слоя развивается стенка тела и амнион, а из слизистого и сосудистого слоев – кишечный канал и брыжейка. Он подтвердил наблюдение Вольфа, впервые показавшего, что кишечный канал возникает из свертывающегося в трубку первоначально распластанного на желтке слоя бластодермы. Вольф также видел, что бластодерма состоит из лежащих друг на друге слоев, однако он не сделал из этого наблюдения существенных выводов. Только Пандер со всей определенностью высказал мысль, что эти слои или листки бластодермы (он часто называл их оболочками)

являются зачатками определенных систем органов зародыша. Пандер установил далее, что первый признак формирования зародыша из гладкой до того бластодермы – это возникновение первичных складок. Пандеру, впрочем, не удалось ни выяснить смысла этих образований, ни установить их связь с развитием головного и спинного мозга, так как он ошибочно принял хорду за зачаток спинного мозга.

Открытие яйца млекопитающих и последующие эмбриологические исследования К. Бэра.

Бэр имел возможность непосредственно следить за работой Пандера и обсуждать с ним результаты наблюдений над развитием куриных зародышей. Однако не личное общение с Пандером, ни внимательное чтение его работы не привело Бэра к ясному пониманию описывавшихся Пандером явлений. Бэр пришел к выводу, что развитие зародыша требует более углубленного изучения, однако, он сам смог взяться за эту работу лишь несколько лет спустя. Исследуя эмбриональное развитие птиц и млекопитающих, Бэр сделал в 1827 г. важное открытие: он обнаружил яйца в яичнике млекопитающих и человека. До этого за яйца принимали крупные пузырьки на поверхности яичника, которые в XVII в. описал голландский анатом Р. де Грааф. Сначала у собаки, а затем и у других млекопитающих (коровы, свиньи, овцы и кролика, а также у человека) Бэр установил, что истинным яйцом является маленькое округлое тельце, прилежащее изнутри к стенке фолликула яичника, или граафова пузырька.

Вслед за сочинением, в котором было описано это открытие, Бэр выпустил первый том своего классического труда «История развития животных. Наблюдения и размышления» (1828), в котором детальное описание развития куриного зародыша сопровождалось теоретическими рассуждениями об общих закономерностях строения и развития животных. Бэр подтвердил и уточнил наблюдения Пандера, показав, что зародыш на ранней стадии разделяется на два слоя, или листка – серозный и слизистый, между которыми вскоре закладывается средний, сосудистый, листок. Одновременно с этим обнаруживаются первые признаки формирования зародыша – появление «первичной полоски», из которой образуются продольные валики, вскоре смыкающиеся друг с другом. Из спинных валиков, как показал Бэр, развивается центральная нервная система и сегментирующиеся зачатки осевого скелета и мышц. На дне желобка, разделяющего эти валики, находится тонкий тяж – хорда. Последняя сохраняется на всю жизнь у хрящевых рыб, а у высших позвоночных имеется только в зародышевом периоде. Образование хорды куриных зародышей, как справедливо отметил Бэр, является наиболее ранним признаком, характерным для зародышей всех позвоночных. Все три слоя распластанного на желтке зародыша разрастаются по поверхности желтка и смыкаются на его нижнем полюсе. Прилежащий к желтку слизистый листок образует затем желобовидное впячивание вдоль лежащей над ним хорды, давая начало закладке пищеварительной системы. После этого передний, а затем и задний концы зародыша приподнимаются, и он начинает отшнуровываться от желтка. В головной части зародыша нервная трубка образует расширения – мозговые пузыри (зачаток головного мозга); боковые выросты переднего мозгового пузыря дают начало глазам.

Проследив в деталях дальнейшее развитие зародыша, Бэр описал формирование всех систем его органов. Наблюдения над развитием куриного зародыша, описанные в первом томе «Истории развития животных», еще более детально изложены во втором томе этого труда, опубликованном в 1837 г. Теоретические размышления, заключающие первый том, касаются, прежде всего, общей характеристики трех основных процессов развития, которые Бэр назвал «внутренним преобразованием особи». На всех этапах формирования животного развитие, по мнению Бэра, идет в направлении от гомогенного (однородного) состояния к гетерогенному (разнородному) или от общего к частному. Бэр различал три формы возникновения гетерогенного, т. е. дифференцирования, которые он назвал первичным,

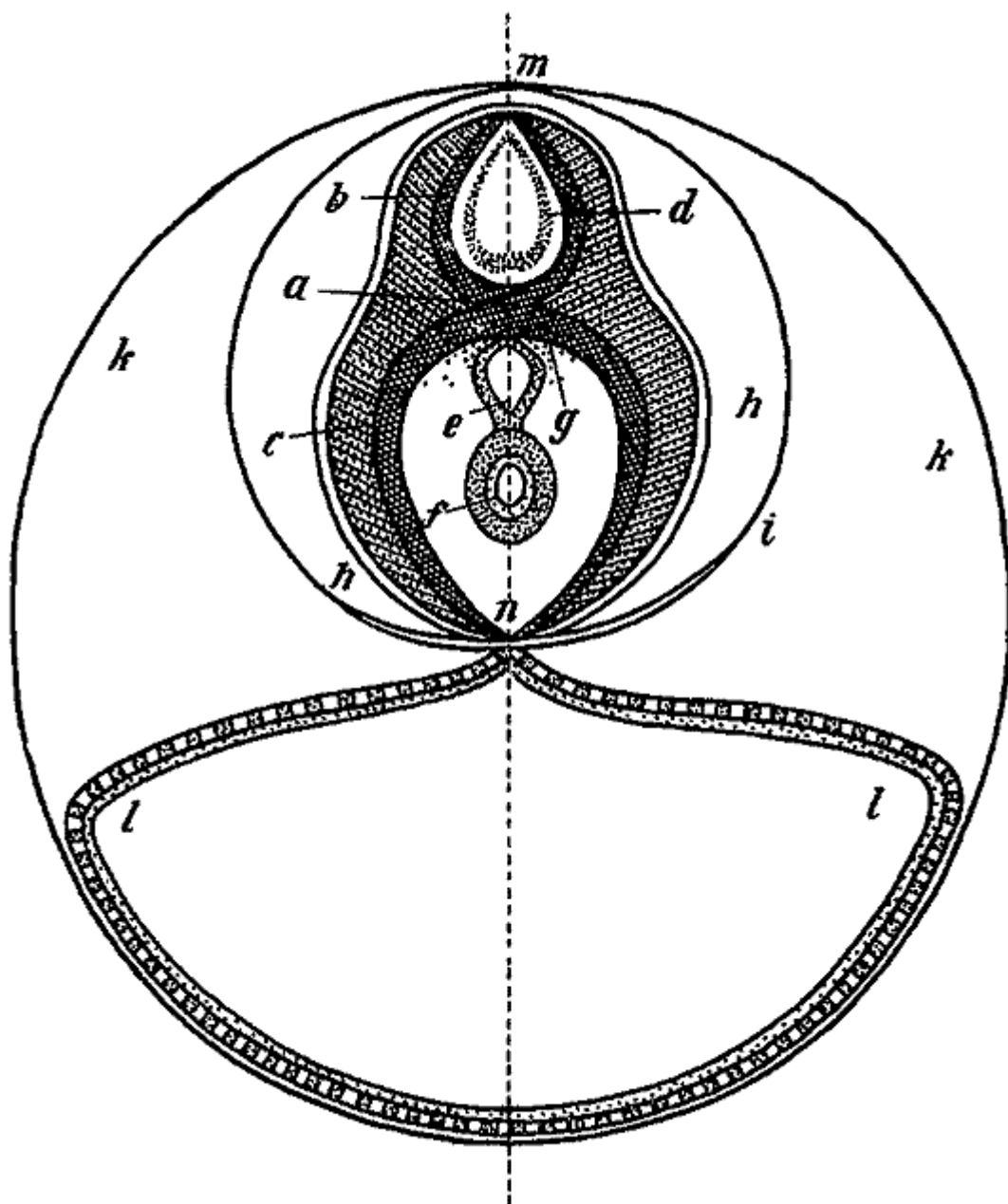
гистологическим и морфологическим обособлением. Первичное обособление – это разделение раннего зародыша на слои – серозный, сосудистый и слизистый. Гистологическое обособление в каждом из отделившихся друг от друга листков приводит к образованию различных тканей. Морфологическое обособление расчленяет однородные вначале закладки систем органов на сформированные органы. Например, первичная пищеварительная трубка разделяется на пищевод, желудок, разные отделы кишечника, на закладки печени, легких и временного зародышевого органа – аллантаоиса. Организация зародыша любого позвоночного может быть, по мысли Бэра, сведена к одной общей схеме – системе трубок, лежащих одна над другой или заключенных одна в другой. Друг над другом расположены трубки центральной нервной системы, главных сосудов и пищеварительной системы; эта совокупность внутренних трубок окружена общей трубкой сосудистого слоя, дающего начало мышцам туловища, а на поверхности она одета кожной трубкой. Указанное взаимное расположение частей и органов, складывающееся у позвоночных в процессе эмбрионального развития, дало Бэру основание выделить позвоночных животных в самостоятельный тип, противопоставив ему остальные три типа животного царства – удлинённый (или членистый), массивный и периферический (или лучистый).



Карл Максимович Бэр. 1792–1876.

Из сравнения способов развития животных, принадлежащих к разным типам, Бэр вывел заключение, что «каждый главный тип следует особому плану развития». Обнаружение связи между основными признаками типа и присущим каждому типу планом развития Бэр облек в форму следующего положения: «План развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Именно поэтому, – утверждал Бэр, – тип можно познать в полноте только из способа его развития. Этот последний и выявляет различия в зародышах,

первоначально сходных в своих существенных чертах»¹⁰¹.



Идеальный вертикальный разрез через эмбрион позвоночного по Бэру. 1828.

Кроме признаков типа, т. е. характерного взаимного расположения органов, Бэр различал в организации животных «степень образования животного тела», т. е. уровень разнородности (гетерогенности) частей, или степень гистологического и морфологического обособления. Например, насекомые имеют более гетерогенное строение, т. е. более высокую «степень образования тела», чем рыбы, хотя последние принадлежат к более высокому, чем насекомые, типу организации. В процессе зародышевого развития признаки типа обнаруживаются очень рано, а «степень образования» повышается лишь постепенно. Так, куриный зародыш, прежде всего, обнаруживает основные признаки позвоночного, к которому он относится, – образование хорды и лежащей над ней нервной трубки. Однако на

101 К.М. Бэр. История развития животных, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1950, стр. 362.

ранних стадиях еще нельзя решить, к какому классу позвоночных принадлежит данный зародыш; лишь позднее появляются признаки класса птиц, затем признаки отряда куриных, далее признаки рода и вида, и, наконец, признаки породы и чисто индивидуальные особенности данной курицы. Чем моложе зародыши, относящиеся к разным классам одного типа, тем они более сходны между собой. Соображения о сходстве между зародышами, относящимися к разным классам позвоночных, Бэр высказал в форме четырех фундаментальных положений.

1. «В каждой большой группе общее образуется раньше, чем специальное».
2. «Из всеобщего образуется менее общее и т. д., пока, наконец, не выступает самое специальное».
3. «Каждый эмбрион определенной животной формы вместо того, чтобы проводить через другие определенные формы, напротив, отходит от них».
4. «Эмбрион высшей формы никогда не походит на другую животную форму, но только на ее эмбрионы»¹⁰².

Эту последнюю закономерность, ссылаясь на Бэра, использовал Ч. Дарвин в качестве одного из доказательств эволюции и дал ей название «закона зародышевого сходства».

Замечательным признаком зародышевого сходства является наличие жаберных щелей у зародышей всех позвоночных, в том числе и наземных – рептилий, птиц и млекопитающих, включая человека. Жаберные щели у высших позвоночных (млекопитающих и птиц) впервые обнаружил Г. Ратке; вскоре это открытие подтвердил и детализировал К.М. Бэр, изучавший жаберные щели у зародышей человека, собаки и ящерицы. Прижизненные наблюдения над кровообращением у зародышей ящерицы привели Бэра к выводу, что у рептилий имеется одновременно пять пар жаберных дуг; у зародышей птиц и млекопитающих Бэру не удалось одновременно видеть более четырех пар дуг. Он сделал заключение, что у высших позвоночных жаберные дуги появляются и исчезают в известной последовательности.

Топографическая теория зародышевых листков.

Одно из центральных положений эмбриологии начала XIX в. (намеченное Вольфом, твердо установленное Пандером и детально разработанное Бэром) состоит в утверждении, что ранний зародыш образован лежащими друг поверх друга слоями или зародышевыми листками. Предшественники Бэра (Вольф и Пандер) констатировали этот факт только применительно к куриному зародышу, а Бэр распространил учение о зародышевых листках на всех позвоночных.

Стремление применить теорию зародышевых листков к беспозвоночным было характерно для работ Г. Ратке, прежде всего для его исследования, посвященного развитию речного рака (1829). Позднее Ратке коснулся эмбрионального развития морских ракообразных (веслоногих, равноногих, бокоплавов и десятиногих) и скорпиона.

Вслед за Пандером и Бэром, Ратке говорил применительно к зародышам членистоногих о зачатковом диске, или бластодерме, о первичной полоске и о двух зародышевых листках (серозном и слизистом), на которые разделяется бластодерма.

Наряду со сторонниками теория зародышевых листков с самого начала встретила и с решительными противниками. Наиболее активным из них был К. Рейхерт. Его взгляды, основанные на неточных наблюдениях развития амфибий и на туманных априорных соображениях, бесспорно являлись шагом назад по сравнению с представлениями Пандера и Бэра. Рейхерт, по сути дела, отрицал какую бы то ни было гомологию в развитии амфибий и птиц. Соображения Рейхерта встретили резко отрицательное отношение его современников – Бэра, Ратке, Ремака, Фогта и др. – Э. Геккель впоследствии отмечал, что Рейхерт в своих многочисленных «писаниях... отверг теорию зародышевых листков и связанные с нею

наиболее существенные принципы зоогенеза и пытался поставить на их место хаотический конгломерат фантастических выдумок, не заслуживающих даже названия научной гипотезы, а тем более – теории»¹⁰³.

В начале 50-х годов учение о зародышевых листках как основе для сравнения эмбриональных стадий различных позвоночных возродилось в работах Р. Ремака, установившего клеточное строение зародышевых листков в зародышевом диске птиц и в яйце амфибий. У этих двух классов позвоночных Ремак различал вполне соответствующие друг другу по значению зародышевые листки: верхний (чувствительный), средний (двигательно-герминативный) и нижний (трофический, или железистый). Критика воззрений Рейхерта, которой Ремак уделил в своем труде о развитии позвоночных много внимания, была направлена в защиту представлений о соответствии зародышевых листков у разных представителей позвоночных.

Первые исследования дробления.

Во втором томе «Истории развития животных» (1837) Бэра помимо сведений о формировании яйца в яичнике курицы и о строении отложенного яйца, а также детального описания формирования отдельных органов и систем органов куриного зародыша, изложены результаты наблюдений над развитием млекопитающих, рептилий, амфибий и рыб. Наибольшее значение для последующего прогресса эмбриологии имело исследование Бэра, касающееся ранних стадий развития амфибий и, в частности, процессов дробления яиц. Дробление яиц лягушки примерно за десять лет до того наблюдали французские исследователи Прево и Дюма, однако существо этого процесса осталось для них непонятным. По меткому выражению Бэра, Прево и Дюма «в буквальном смысле слова остались на поверхности явления», так как они описали в яйце только сеть поверхностных борозд, не подозревая, что эти борозды проникают в глубь яйца и разделяют его на обособленные части.

Через два года после Прево и Дюма итальянский эмбриолог Моро Рускони опубликовал на французском языке работу «Развитие бурой лягушки» (1826), где описал полное разделение яйца бороздами дробления. Рускони позднее писал: «Мы нашли..., что все вещество, из которого построен зачаток, делится сначала на две, затем на четыре части, а последние делятся и подразделяются на другие, все более мелкие»¹⁰⁴. Из рисунков Рускони видно, что он действительно наблюдал полное неравномерное дробление яйца лягушки, равно как и последующие этапы развития – гастрюляцию¹⁰⁵ и нейруляцию. В упомянутом уже сочинении «О происхождении яйца млекопитающих и человека» К.М. Бэр, описывая развивающиеся яйца собаки, извлеченные из яйцеводов, отметил, что «шарик под микроскопом обладает не гладкой, а зернистой поверхностью, он весь состоит из плотно уложенных зерен»¹⁰⁶. На это наблюдение Бэра и иллюстрирующий его рисунок позднее обратил внимание Т. Бишоф и в вышедшей в 1842 г. монографии «История развития яйца кролика» сделал вывод: «Приложенное изображение не позволяет сомневаться, что Бэр с определенностью установил разделение желтка на шарики... Так как он использовал

103 Э. Геккель. Теория гастрей. – В кн.: Ф. Мюллер, Э. Геккель. Основной биогенетический закон. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 189.

104 M. Rusconi. Erwiderungen auf einige kritische Bemerkungen des Herrn v. Baer über Rusconi's Entwicklungsgeschichte des Frosches. - Arch. Anat. Physiol., 1836, S. 213.

105 Участок вегетативного полушария, заметный в конце гастрюляции в виде светлого кружка, сохранил в эмбриологии название желточной, или рускониевой, пробки.

106 K.E. Baer. De ovi mammalium et hominis genesi. Lipsiae, 1827, p. 11.

слишком слабое увеличение, то и не обратил внимания на природу установленного им внешнего вида яйца»¹⁰⁷. Почти одновременно с Бэр о дроблении яйца на примере медицинской пиявки писал Эрн. Вебер. На ранних стадиях развития Вебер обнаружил в яйце пиявки две зоны – наружную, из более крупных, неправильной формы клеток, и центральную, из многочисленных мелких клеток. Таким образом, Вебер видел в яйце пиявки макро- и микромеры, которые вскоре (1844) значительно более точно описал у другого вида пиявки профессор Дерптского университета А. Трубе.

В 1834 г. Бэр опубликовал работу о развитии яйца лягушки, в которой подробно описал ранние этапы этого процесса. Он окончательно убедился, что щели, видимые на поверхности желтка, представляют границы делений, которые испытывает весь желточный шар. Бэр ввел для борозд дробления обозначения, вошедшие с тех пор в эмбриологическую терминологию: борозды, соединяющие полюсы яйца, он назвал меридиональными, а борозды, пересекающие ось яйца под прямым углом, – экваториальными, или параллельными.

Общие соображения о значении процесса дробления яйца Бэр высказал в следующей форме: «Исходный индивидуум, яйцо, разделяется на бесчисленное количество индивидуальностей, каждая из которых имеет ничтожное значение и оказывается лишь элементарной составной частью нового индивидуума; жизненный процесс растворяет исходную индивидуальность, которая, однако, совсем не разрушается, так как из ее обломков возникает новый индивидуум»¹⁰⁸. В этих словах содержится выражение того единства целостности и расчлененности многоклеточного организма, которое было понято значительно позднее, после окончательного торжества клеточной теории.

Представление, что комочки, или шарики, на которые распадается дробящееся яйцо, являются клетками, сложилось далеко не сразу. Одним из первых к этой мысли пришел Бергман, изучавший дробление яйца лягушки. Он писал: «Желточные комочки, снабженные своеобразным светлым пятном, из которого состоит весь желток (дробящееся яйцо. – *Авт.*) по своим составным частям должны бесспорно считаться идентичными клеткам, из которых построен зародыш»¹⁰⁹. Бергман сопоставлял дробление яйца с делением растительных клеток и возражал Шванну, предполагавшему, что во время дробления яйца внутри желтка возникают две клетки, в каждой из которых вновь образуются две клетки и т. д.

Еще более необоснованными были представления Рейхерта, сравнивавшего процесс дробления с последовательно совершающимся родовым актом многократно вложенных друг в друга клеток, и Бэрри, считавшего, что ядрышко («зародышевое пятно») яйца наполнено зачатками клеток, две из которых усиленно развиваются и заполняют ядро («зародышевый пузырек»); внутри этих клеток повторяется тот же измышленный Бэрри процесс эндогенного клеткообразования. Бишоф, критиковавший упомянутые фантазии Бэрри, в описании дробления яиц млекопитающих был близок к истине, хотя и не признавал тождества между бластомерами дробящегося яйца и клетками, так как не мог обнаружить у бластомеров оболочки, считавшейся тогда обязательным атрибутом клетки. «На этом основании, – писал Бишоф, – я не могу называть клетками шары, возникающие при делении желтка кроличьего яйца, и во всем этом явлении не могу признать процесс клеткообразования»¹¹⁰.

Относительно природы светлых пятен в недробившемся яйце и затем в образовавшихся из него шарах дробления, как ранее называли бластомеры, эмбриологи долгое время не могли прийти к согласию. Путанные и противоречивые суждения на эту тему можно найти и в разных работах одного и того же автора, например у Келликера и Бишофа. В исследовании

107 *Th.L.W. Bischoff. Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies, 1842, S. 48, 66.*

108 *K.E. Baer. Die Metamorphose des Eies der Batrachier von der Erscheinung des Embryo. – Arch. Anat. Physiol., 1834, S. 504.*

109 *K. Bergmann. Die Zerklüftung und Zellenbildung im Froschdotter. – Arch. Anat. Physiol. 1841, S. 98.*

110 *Th.L.W. Bischoff. Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies. 1842, S. 79.*

развития круглых червей Келлиker описывал исчезновение зародышевого пузырька вместе с зародышевым пятном после оплодотворения, вслед за чем, по его мнению, из желтка образуется ядро, вокруг которого обособляется первая эмбриональная клетка. Она, как считал Келлиker, «порождает» две дочерние клетки, для чего ее ядро делится, и вокруг каждой его половины образуется новая клетка, а первичная клетка растворяется. Такое повторное эндогенное клеткообразование продолжается, по словам Келликера, и позднее. Бишоф сначала критически относился к утверждениям Келликера и Бэрри, как можно судить по монографиям о развитии кролика (1842) и о развитии собаки (1845), однако почти 20 лет спустя он вернулся к ошибочным взглядам Бэрри и писал, что «зародышевый пузырек является единственной... полноценной клеткой, которая обнаруживается во всей истории развития яйца... Я рассматриваю, – продолжал он, – зародышевый пузырек как центральное образование клеточной природы, вокруг которого развиваются все прочие части яйца»¹¹¹.

Изучением дробления яиц беспозвоночных, главным образом моллюсков, в конце 30-х и начале 40-х годов занимались С. Ловен (1839), М. Саре (1840), а также П. ван Бенеден и Ш. Виндишман (1841). Они оставили точные описания ранних этапов развития, не затрагивая внутренних процессов, совершающихся в шарах дробления, и их судьбы, в последующем развитии.

Существенный прогресс в понимании явлений дробления яйца знаменует собой монография Келликера «История развития головоногих» (1844). Правда, и здесь он использовал без нужды усложненную терминологию и различал «первичные клетки», т. е. шары дробления, и «вторичные», или «шванновские», клетки, однако ясно видел генетическую преемственность описываемых частей зародыша. «Все эти... элементы животных, – писал Келлиker, – возникают в непрерывном ряду один от другого»¹¹².

Одновременно (1844) вышло в свет тщательное исследование эмбрионального развития хоботной пиявки *Clepsine*, выполненное А. Грубе. В этой работе описано дробление яиц, причем Грубе удалось различить макромеры («сегменты желтка») и микромеры («шарики, образующие стенку тела»). Микромеры, по наблюдениям Грубе, возникают как в результате отщипывания от макромеров, так и путем размножения. Взаимные перемещения blastomeres изображены так, что очень напоминают позднейшие описания эпиболической гастрюляции. Грубе обнаружил также зародышевые полосы, начинающиеся каждая тремя концевыми клетками; можно считать, что он открыл явление телобластического развития.

Явления, происходящие в ядрах при дроблении яиц, долго оставались неясными. Длительное время господствовало убеждение, что зародышевый пузырек, т. е. ядро ооцита, при созревании исчезает и появляется снова перед началом дробления в зрелом яйце. Значение яйцевого ядра, которое чешский биолог Ян Пуркине описал в работе «История яйца птиц до насиживания» (1825) (Бэр подтвердил его существование в яйцах млекопитающих и насекомых), по мнению Бэра, очень велико. В сочинении «Об образовании яйца у млекопитающих и человека» Бэр высказал предположение, что «пузырек Пуркине есть действительная часть яйца, посредством которой женский принцип обнаруживает свою силу, подобно тому, как мужской принцип присущ мужскому семени»¹¹³. Говоря об исчезновении пузырька Пуркине, которое Бэр обозначал как «выталкивание» и «растворение», он заметил, что «после оплодотворения blastoderm развивается в том месте, где излилось жидкое содержимое пузырька»¹¹⁴. Много позднее в эти описания Бэра было внесено новое содержание: «выталкивание» пузырька Пуркине соответствует отделению полярного тельца,

111 *Th.L.W. Bischoff*. Über die Bildung des Säugetier-Eies und seine Stellung in der Zellenlehre, 1863, S. 262.

112 *A. Kölliker*. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. – Arch. Anat. Physiol., 1843, S. 141.

113 *K.E. Baer*. De ovi mammalium et hominis genesi, p. 29.

114 Там же.

а «растворение» пузырька обозначает исчезновение ядерной оболочки в метафазе деления созревания.

Поведение яйцевого ядра до и во время дробления Бэр впоследствии (1845) проследил на яйцах морского ежа. Он видел на живом объекте, как после искусственного осеменения, но еще до начала дробления, внутри яйца обнаруживается светлое сияние, которое вскоре исчезает. Слегка сдавливая такие яйца, Бэр наблюдал в каждом из них вытянутый пузырек или два лежащих рядом пузырька. Установив направление длинной оси этого светлого участка, Бэр отметил, что после деления «желтка» на две части центры половин располагаются на той же оси. Из этих наблюдений он сделал вывод, что «процессы во внутреннем участке яйца предшествуют делению желтка и обуславливают его»¹¹⁵. Изучение последующих стадий дробления привело Бэра к выводу, что внешне заметным проявлениям дробления всегда предшествует деление внутреннего прозрачного ядра.

Процесс деления ядер в дробящемся яйце Бэр описал с той точностью, какая возможна при наблюдении на нефиксированных и неокрашенных яйцах: «Ядро, имеющее до того шарообразную форму, довольно быстро удлинняется и одновременно с обеих его сторон появляются отростки или выпуклости; эти концы ядра набухают, а середина его истончается и скоро совсем разрывается, так что обнаруживаются два кометообразных ядра с направленными друг к другу хвостами. Хвостовой придаток очень быстро втягивается внутрь своей шаровидной массой, и тогда имеются налицо два ядра... Только после того, как оба новых ядра отделятся одно от другого, начинается перешнуровка яйца, вследствие чего оно разделяется на две прилежащих друг к другу половины»¹¹⁶. Бэр заметил, что ему не приходилось констатировать момент, когда ядро совершенно отсутствует. Он был уверен, что в непрозрачных яйцах, например у лягушки, зародышевый пузырек удастся обнаружить и в том периоде, когда, как многие полагают, он полностью исчезает. Вплоть до поздних стадий дробления и даже у свободно плавающего зародыша морского ежа Бэр видел сходные фигуры деления клеток и считал весьма вероятным, что все вновь возникающие ядра происходят из исходного яйцевого ядра.

Основные итоги эмбриологических исследований в первой половине XIX века.

Исследования эмбриологов рассматриваемого периода сделались источником обобщений, оказавших существенное влияние на развитие различных областей биологии в последующее время. Первой половиной XIX в. датируется введение в эмбриологию *сравнительного метода*, позволившего не только сопоставить ход зародышевого развития представителей разных классов позвоночных, но и сравнить морфологические закономерности онтогенеза позвоночных и беспозвоночных. При этом были обнаружены как признаки различия в эмбриональном развитии животных разных типов и классов, подкреплявшие сложившиеся у сравнительных анатомов представления о типах организации, так и признаки сходства, наличие которых позволило сформулировать справедливую для всех многоклеточных животных теорию зародышевых листков. Эта теория, ставшая во второй половине XIX в. одной из основ теории Дарвина, выросла на базе топографической теории зародышевых листков, созданной в первой половине века.

Другим важным итогом изучения эмбрионального развития в рассматриваемом периоде было описание процессов дробления яйца, что имело большое значение для доказательства универсальности клеточной теории, распространенной тем самым с дифференцированных тканей взрослых организмов на яйцо и первые стадии эмбрионального развития.

¹¹⁵ Auszug aus einem Berichte des Akademikers v. Baer aus Triest. – Bull. Phys.-math. Acad. sci. St.-Petersb., 1847, 5, № 15, 238.

¹¹⁶ Там же, стр. 238–239.

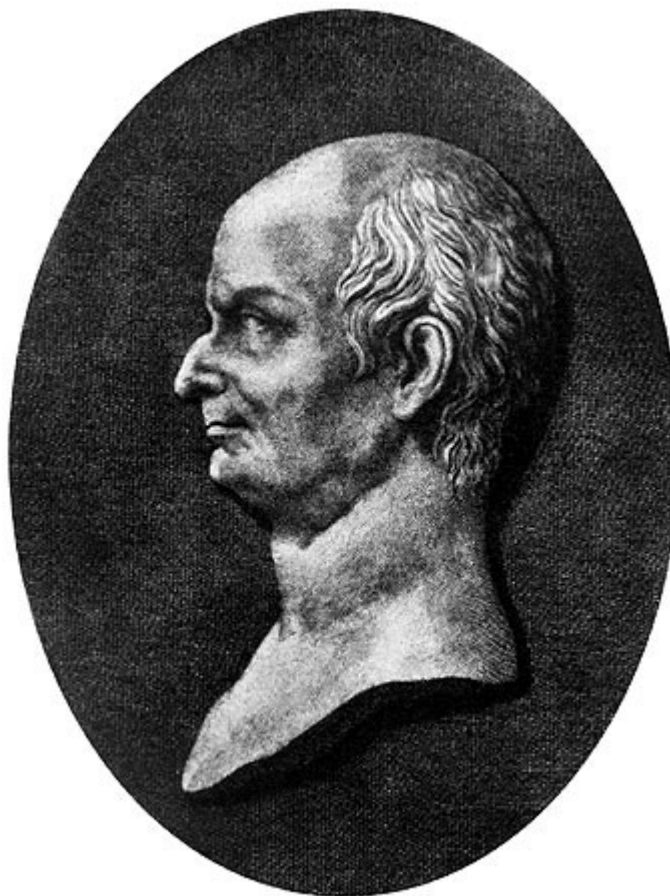
Таким образом, в первой половине XIX в. были намечены связи первоначально изолированных областей биологии, в частности, эмбриологии с систематикой (учение о типах строения и развития), с ранним эволюционным учением (единство закономерностей эмбрионального развития различных животных) и цитологией (учением о клеточном строении животных о размножении клеток делением).

Изучение оплодотворения.

После того как К. Бэр открыл яйцо у млекопитающих (1827), окончательно сложилось представление о том, что именно яйцо является материальным началом образования зародыша в женском организме. В то же время вопрос о роли мужского начала в образовании зародыша по-прежнему оставался спорным. Продолжало господствовать представление о том, что не сперматозоиды, а семенная жидкость несет оплодотворяющее начало. Сперматозоидам отводили второстепенную, вспомогательную роль в процессе оплодотворения, считая, что, они лишь, смешивают семенную жидкость и переносят ее к яйцу, хотя еще исследования Якоби, Спалланцани, Прево и Дюма убедительно показали непосредственное участие сперматозоидов в процессе оплодотворения.

К. Бэр в «Комментарии» к сочинению «Об образовании яйца млекопитающих и человека» (1828), подводя итоги изучению проблем зарождения животных, предвосхитил правильное понимание сущности процесса оплодотворения, правда, в форме натурфилософского обобщения. Он писал, что зародыш возникает в результате соединения между собой шара и линии, вещества и движения, понимая под шаром и веществом яйцо, а под линией и движением – сперматозоид. Поясняя это обобщение, Бэр писал, что сперматозоид, «победивший в неустанной борьбе», стремится к «соединению с яйцом».

Однако это правильное понимание содержания процесса оплодотворения не нашло признания, так как в то время не были установлены происхождение и природа сперматозоидов. Их все еще считали маленькими животными, паразитирующими в семенной жидкости, и отождествляли с инфузориями и другими микроскопическими организмами, обитающими в различных жидкостях. Также не был еще установлен факт проникновения сперматозоида внутрь яйца и соединения с ним. Спалланцани, ошибочно истолковав результаты своих исследований, тоже считал, что не сперматозоиды, а семенная жидкость оплодотворяет яйцо. Да и Бэр в «Истории развития животных» (т. 2, 1837), писал, что яйца оплодотворяют «не семенные зверьки, а жидкие или даже более тонкие части спермы».



Ладзаро Спалланцани. 1729–1799.

В последующие годы стали появляться одна за другой работы, посвященные изучению происхождения сперматозоидов. В 1838 г. Р. Вагнер опубликовал статью «Происхождение семенных зверьков у птиц», а Ф. Дюжарден – об изучении морфологии сперматозоидов тритона. В 1841 г. вышла работа М. Пельтье об образовании сперматозоидов в семеннике лягушки. В этих трудах подробно освещались процессы образования и развития сперматозоидов в половых железах амфибий и птиц, а также доказывалось, что сперматозоиды являются производными внутреннего слоя извитых канальцев семенников и образуются из округлых семенных телец (сперматогоний, по современной терминологии), заложенных в этом слое.

Обстоятельное исследование К. Лаллемана «Наблюдения над происхождением и способом развития сперматозоидов» (1841), проведенное на большом фактическом материале, выявило картину образования и развития сперматозоидов в семенниках различных видов животных – от моллюсков до человека. Автор пришел к выводу, что сперматозоиды, являясь продуктами жизнедеятельности организма, несут оплодотворяющее начало. В том же году Лаллеман в другой работе «Наблюдение над ролью сперматозоидов при зарождении» убедительно показал, что семенная жидкость не может оплодотворять яйцо и тем более передавать зародышу наследственные задатки отца. Он решительно утверждал, что зародыш может образоваться лишь в результате слияния яйца и сперматозоида. Наконец, в 1841 и 1847 гг. появились классические исследования А. Келликера, раскрывшие детальную картину сперматогенеза у животных различных классов. Результаты всех этих исследований послужили толчком к изучению роли сперматозоидов в процессе оплодотворения яйца.

В 1842 г. появилась монография Ф.А. Пуше «Положительная теория оплодотворения у млекопитающих», а в 1847 г. – его вторая обширная монография «Положительная теория

спонтанной овуляции и оплодотворения млекопитающих и человека», в которых на основании обобщения результатов изучения оплодотворения у различных видов животных, проведенного многими учеными и самим автором, Пуше пришел к выводу, что сперматозоиды, проникнув в матку, а затем в яйцеводы, оплодотворяют яйца.

Вопреки представлению о том, что выделение яиц из фолликулов (овуляция) происходит у млекопитающих в результате полового акта, а оплодотворение яиц осуществляется непосредственно в яичниках проникшей в них семенной жидкостью, Пуше убедительно доказал, что овуляция у подавляющего большинства млекопитающих наступает спонтанно в периоды половой активности самок, независимо от полового акта и оплодотворения, которое происходит после выделения яиц и продвижения их по яйцеводам к матке. Это положение было установлено также исследованиями Рациборского и Коста, а затем Бишофа, который посвятил этому вопросу книгу «Доказательство независимых от оплодотворения периодических созреваний и выхода яиц у млекопитающих и человека, как первого условия их размножения» (1844). После длительной дискуссии правильность этого положения была окончательно подтверждена.

Однако и после этих исследований правильное представление о сущности процесса оплодотворения часто оспаривалось, так как еще не было окончательно доказано проникновение сперматозоидов в яйца. Напротив, многочисленные исследования Бишофа показывали, что сперматозоиды, накапливаясь в большом количестве в наружной прозрачной оболочке яйца, приходят контакт с его желчной оболочкой, не проникая внутрь яйца. Поэтому Келлиker предположил, что сперматозоиды выделяют особое вещество, которое при контакте последних с желточной оболочкой оказывает на яйцо оплодотворяющее действие. Это положение получило дальнейшее развитие в трудах Бишофа (1847), который считал действие оплодотворяющего вещества сперматозоидов на яйцо каталитическим.

Созданная таким путем Келликером и Бишофом контактно-каталитическая теория оплодотворения получила широкое распространение. Однако она вызывала существенные возражения, поскольку базировалась лишь на предположении о выделении сперматозоидами оплодотворяющего вещества, фактическое существование которого не было установлено. Эта теория не раскрывала также сущности процессов воздействия оплодотворяющего вещества на яйцо, а главное, она не объяснила, каким образом оно может передавать наследственные задатки самца образуемому из яйца зародышу. Она находилась в явном противоречии с накапливавшимися в 40-х годах данными о проникновении сперматозоидов в яйца различных видов животных. Еще в 1843 г. были опубликованы одно за другим сообщения Бэрри под названием «Сперматозоиды, наблюдаемые в яйцах млекопитающих» и «Сперматозоиды, вторично наблюдаемые в яйце». В более поздней работе (1850) этот автор описал свои наблюдения за процессом внедрения сперматозоида в яйцо кролика и утверждал, что после объединения мужского и женского зарождающего начала происходит дробление яйца на две части.

Дж. Ньюпорт на основании многочисленных и тщательно проведенных опытов в начале 50-х годов XIX в. установил, что сперматозоиды после контакта с яйцом при активном движении хвоста в течение нескольких секунд проникают в него своей головкой, которая находится всегда под острым углом к оболочке яйца. Проникновение происходило в любом месте оболочки яйца. Тотчас после этого автор наблюдал разрушение структуры сперматозоида и его слияние с яйцом. Основываясь на полученных им результатах, Ньюпорт решительно возражал против контактно-каталитической теории оплодотворения.

В монографии «О размножении аскарид» (1851–1852) Х. Нельсон также описывал, что сперматозоиды при встрече в яйцевode с яйцом прилипают к его оболочке по всей поверхности и постепенно внедряются в желток яйца. Здесь они набухают, становятся прозрачными и постепенно распадаются. Одновременно разрушается и зародышевой пузырек (ядро) яйца, после чего желток делится, и образуются две клетки.

В 1853 г. Ф. Кебер описал проникновение сперматозоидов в яйцо как сложный физиологический процесс взаимодействия мужской и женской половых клеток. По его

наблюдениям, сперматозоид, проникнув в яйцо, сначала находится у края желтка, а затем, продвигаясь глубже, приближается к зародышевому пузырьку и распадается на большое число угловатых, неравных по величине зернышек.

Ученые того времени единодушно отмечали, что после проникновения сперматозоидов в яйцо их едва можно обнаружить под микроскопом. С еще большими трудностями они столкнулись при наблюдении процессов превращения сперматозоидов в яйцо. Таким образом, точно проследить изменения в структуре яйца после проникновения в него сперматозоида не представлялось возможным. Дюма в 1827 г. справедливо писал, что при изучении процессов оплодотворения у животных оставался невыясненным важнейший вопрос – проникает ли сперматозоид в яйцо и какова его роль в процессе оплодотворения.

Трудности изучения сложных процессов оплодотворения привели к тому, что многие ученые начали сомневаться в правильности описанных наблюдений и отказывались признать новую теорию оплодотворения, основывавшуюся на фактах проникновения сперматозоидов в яйца и слияния с ними. В 50-х годах появились даже публикации, в которых эти факты оспаривались. Многие считали, что при несовершенстве микроскопической техники Бэрри, Ньюпорт, Нельсон и другие исследователи, как писал в 1854 г. Бишоф, могли принять за сперматозоиды (с хвостом и без хвоста) какую-нибудь структуру в результате неправильного отражения света, или же принять за сперматозоиды остатки эпителия. Т. Хесслинг в том же году утверждал, что описанные структурные образования в яйце не имеют никакого отношения к оплодотворению. Годом раньше О. Функе априорно утверждал, что проникновение сперматозоидов в яйцо вообще не представляется возможным, а поэтому его и нельзя доказать.

Однако даже Бишоф, опубликовавший в 1854 г. книгу под названием «Опровержение утверждений доктора Кебера, обнаружившего у моллюсков, и доктора Нельсона – у аскарид, проникновение сперматозоидов в яйцо», после тщательной проверки фактов в том же году выпустил другую книгу под названием: «Подтверждение наблюдений доктора Ньюпорта при исследовании лягушек и доктора Бэрри при исследовании кроликов о проникновении сперматозоидов в яйцо». По мнению Бишофа, не может быть никакого сомнения в том, что сперматозоиды действительно проникают в яйцо лягушки и кролика. Он отметил также, что Бэрри первый увидел сперматозоид в яйце и что ему принадлежит честь этого открытия.

В том же году появились новые монографии Ф. Кебера и Р. Вагнера, а затем в 1855 г. обстоятельное экспериментальное исследование Г. Мейснера. В них убедительно доказывалось проникновение сперматозоидов в яйца, описывались их последующие превращения и протекающие одновременно сложные изменения в структуре яиц, за которыми происходили последовательные дробления яйца.

Таким образом, в 50-х годах прошлого столетия факт проникновения сперматозоидов в яйцо был окончательно доказан. Было также дано первоначальное описание картины превращений сперматозоидов и яиц при их соединении. Однако ввиду несовершенства микроскопической техники ученые того времени не могли всесторонне и достаточно детально изучить эти превращения и понять до конца сущность процесса оплодотворения. Очень важно, тем не менее, что они связывали процессы превращений, происходившие в сперматозоидах и яйцах при их слиянии, с оплодотворением и последующим дроблением яиц. Следовательно, уже в 50-х годах ученые подошли к правильному пониманию процесса оплодотворения и подготовили почву для выдающихся открытий в этой области, которые были сделаны в последующие годы благодаря применению более совершенной микроскопической техники с ее методами фиксации и окраски исследуемого материала.

Глава 15

Развитие систематики животных

Во второй половине XVIII в. господствующее положение в зоологической систематике

занимала система Линнея. Она была основана на убеждении в независимом происхождении видов, и представляла собою наиболее разработанную для того времени искусственную систему. Не удивительно поэтому, что уже к исходу XVIII в. в зоологии накопилось множество фактов, не укладывавшихся или даже противоречащих этой системе. Возникла необходимость в реформе зоологической систематики. Ее подготовили труды большого числа зоологов, но главным образом она связана с исследованиями трех выдающихся французских ученых – Ламарка, Кювье и Этьена Жоффруа Сент-Илера.

Реформа систематики в трудах Ламарка, Этьена Жоффруа Сент-Илера и Кювье.

Ламарк пересмотрел классификацию Линнея и создал оригинальную систему, которую изложил в «Системе беспозвоночных животных» (1801) и «Философии зоологии» (1809). Он разделил всех животных на две основные группы – беспозвоночных и позвоночных, а затем подразделил их на 14 классов вместо 6 в системе Линнея. Группа «червей» системы Линнея разделялась на три класса: плоские, круглые и кольчатые черви. Это деление сохранилось до настоящего времени. Кроме того, Ламарк удачно сгруппировал отряды, особенно класса птиц и млекопитающих.

Систему животных, по Ламарку, можно представить в следующем виде:

Беспозвоночные

Первая ступень организации

1-й класс — инфузории

2-й класс — полипы

Вторая ступень организации

3-й класс — лучистые

4-й класс — черви

Третья ступень организации

5-й класс — насекомые

6-й класс — паукообразные

Четвертая ступень организации

7-й класс — ракообразные

8-й класс — кольчецы

9-й класс — усоногие

10-й класс — моллюски

Позвоночные

Пятая ступень организации

11-й класс — рыбы

12-й класс — рептилии

Шестая ступень организации

13-й класс — птицы

14-й класс — млекопитающие

Позднее в «Аналитической системе положительных знаний человека» (1820) Ламарк выделил еще два класса – оболочников и раковинных.

Человек был помещен на вершине родословного древа позвоночных. Однако, для того чтобы не вступать в открытый конфликт с официальным церковным вероучением, он вынужден был сделать оговорки о его ином происхождении.

Наряду с неоспоримыми достоинствами система животных Ламарка имела серьезные недостатки. Так, среди позвоночных животных амфибии остались искусственно объединенными с рептилиями, однопроходные (утконос и ехидна) были отнесены к классу птиц, отряд водных млекопитающих (тюлени, моржи, ламантины) был составлен на основании одной лишь внешней формы. Среди беспозвоночных животных к инфузориям Ламарк отнес большую часть простейших и даже личинок сосальщиков (церкарий), вследствие чего характеристика этого класса оказалась крайне неудачной. В класс полипов были включены губки, мшанки, некоторые оболочники и гидроиды. В классе лучистых, на основании чисто произвольных признаков, были собраны иглокожие, медузы, оболочники и

даже ночесветка из простейших.

Причина многих недостатков системы Ламарка была обусловлена главным образом тем, что в угоду принципу о постепенном градационном усложнении организации животных он выделил шесть ступеней организации, которые не были таксономическими понятиями, и в ряде случаев «подгонял» под созданные им ряды те или иные группы животных, почему они часто оказывались искусственными.

Руководствуясь принципом «градации» и «постепенного совершенства организации», Ламарк создал первую генеалогическую таблицу животного царства.

Система Ламарка и его генеалогическая схема оказали существенное влияние на дальнейшее развитие систематики, так как они вели к осознанию родства между различными органическими формами и представляли собой первую попытку построить эволюционный ряд животных.

К пересмотру системы животного мира стремился также Жоффруа Сент-Илер. Он исходил при этом из своего учения о единстве плана строения животных¹¹⁷. В 1796 г. он впервые установил единство сумчатых животных с плацентарными млекопитающими, а в 1802 г. описал новый род кистеперых рыб – *Polypterus*, который оказался промежуточным звеном, связавшим наземных позвоночных с первичными водными позвоночными. За период с 1803 по 1806 г. Жоффруа опубликовал около десяти монографий с описанием большого количества новых родов и видов животных. Например, в подклассе сумчатых, которых Жоффруа включил в класс млекопитающих, было выделено семейство сумчатых грызунов (*Peramelidae*) и семейство сумчатых куниц (*Dasyuridae*), ранее относившихся к сумчатым крысам (*Didelphiidae*). Он описал новые роды и виды сумчатых грызунов, в том числе сумчатую мышь и сумчатого барсука.

Значительное место в работах Жоффруа по систематике занимало изучение отряда приматов. Он установил и описал 18 новых родов, 15 видов и один подвид, разделил всех приматов на широконосовых обезьян Нового Света и узконосых – Старого.

117 До исследования И.Е. Амлинского (1955) в истории биологии господствовало мнение о том, что заслуга в реформе линнеевской системы, проведенной в начале XIX в., принадлежит лишь Кювье. Тщательно проанализировав научное наследие Жоффруа Сент-Илера в области систематики, зоологии и зоогеографии, Амлинский показал, что ему наряду с Кювье принадлежит важная роль в реформе систематики и что его исследования оказали влияние на разработку Кювье теории типов.



Система животных Ламарка. 1809.

Однако в эти годы Жоффруа Сент-Илер еще не выходил за пределы изучения отдельных классов и не ставил вопрос о филогенетических связях между ними. Убедившись в единстве организации в пределах отдельных классов животных, Жоффруа смог присоединить сумчатых и однопроходных животных к классу млекопитающих и высказать предположение о существовании более широкого единства между всеми позвоночными животными.

Для доказательства единства между классами млекопитающих, птиц, рептилий (вместе с земноводными) и рыб Жоффруа Сент-Илер в течение 1807 г. провел серию сравнительно-анатомических исследований черепов эмбрионов млекопитающих и черепов взрослых животных, относящихся к другим классам позвоночных.

В результате ему удалось установить, что все основные кости, составляющие череп млекопитающих (лобные, височные, решетчатые, клиновидная, челюстная, затылочная и др.) имеются у животных всех других классов позвоночных.

Эти исследования были первым и важным шагом на пути к объединению четырех

изолированных классов линнеевской системы в единый тип.

Выдающиеся заслуги в области систематики животных принадлежат также Кювье. Именно с его работами главным образом и связывают реформу зоологической систематики в начале XIX в.

Руководствуясь сравнительно-анатомическим методом, одним из создателей которого он был, Кювье выделил те признаки строения животных, которые позволили ему в 1812 г. сгруппировать всех животных в четыре типа или ветви. Тем самым были заложены основы учения о типах в зоологии. Главными критериями деления животных на четыре типа организации Кювье считал особенности строения нервной системы, скелета и органов кровообращения.

Первый тип – позвоночные (Vertebrata) – состоял из млекопитающих, птиц, рептилий (вместе с амфибиями) и рыб. Он был определен совместно с Жоффруа.

Второй тип – мягкотелые (Mollusca) – состоял из пяти классов моллюсков: головоногих, крылоногих, плеченогих, безголовых (вместе с оболочниками) и усоногих. Положение ракообразных выяснено не было.

Третий тип – членистые животные (Articulata) – включал в себя четыре класса: кольчатых, к которым были отнесены лопатоногие моллюски, ракообразных, паукообразных и насекомых.

И, наконец, четвертый тип – лучистые (Radiata), куда входили пять классов: иглокожие, интестинаты (Polyzoa, круглые черви, немуртины, плоские черви), стрекающие (медузы, ктенофоры, сифонофоры), полипы (остальные кишечнополостные и губки) и инфузории (простейшие и колывратки).

Последний тип оказался наименее удачным, так как в нем были собраны все беспозвоночные животные, кроме моллюсков, членистоногих и кольчатых. Он по существу представлял собой линнеевский отряд зоофитов.

Характеристика теории типов Кювье дана в главе 12, поэтому нет необходимости возвращаться здесь к этому вопросу. Нужно, однако, отметить, что при построении своей системы Кювье не избежал определенного влияния идеи «повышения организации». Это видно из расположения им типов в порядке убывающей степени совершенства организации входящих в них животных, однако это имело часто формальное значение. В равной мере, под понятием родственных отношений, которые он отмечал между отдельными видами, он подразумевал только близость в отношении строения.

Теория типов Кювье, несмотря на то, что автор придавал ей метафизическое толкование, оказала огромное влияние на дальнейшее развитие систематики, так как она открывала широкие возможности для выяснения и отражения в систематике единства организации животных в пределах типов.

К.М. Бэр и разработка теоретических проблем систематики.

Независимо от Кювье к учению о четырех типах животного мира пришел К.М. Бэр. Идея типов возникла у него в ходе исследований по систематике и сравнительной анатомии еще в 20-х годах XIX в., однако полное и законченное выражение учение Бэра о типах получило в его работах по эмбриональному развитию животных.

Бэр считал, что искусственные и естественные системы не имеют ничего общего, что они несовместимы, противоположны по существу и служат различным целям. Искусственные системы, по мнению Бэра, – всего лишь реестры для быстрого отыскания той или иной формы. Виды в такой системе группируются по произволу человека. В естественной же системе группировка видов производится по признакам «сродства»¹¹⁸ для

¹¹⁸ Понятие «сродство», применяемое Бэром в 20-х годах, не отражало эволюционных взглядов на органический мир, а выражало лишь наличие ближайшего сходства строения. См. *С.Р. Никулинский. Развитие общих проблем биологии в России. М., Изд-во АН СССР, 1961, стр. 338–339.*

выяснения главных, основных форм.

В основе построения естественной системы животных должны лежать, по мнению Бэра, два основных принципа: 1) животных следует группировать только по совокупности признаков, важнейшим из которых является тип строения нервной системы и 2) связь между группами организмов нельзя представлять в виде непрерывного восходящего ряда форм. Причем главные подразделения естественной системы, по мнению Бэра, должны располагаться, параллельно друг другу.

В этой связи представляет интерес классификация животных, предложенная К. Рудольфи (1812), о которой Бэр писал, что это «...весьма естественная классификация, которая в основном совпадала бы с той, какую я думаю предложить, если только отделить лучистых животных от моллюсков и членистоногих, с которыми они не имеют ничего общего»¹¹⁹. Главное достоинство системы Рудольфи Бэр находил в том, что систематические группы были в ней расположены не в один прямой ряд, а параллельно друг другу. Правда, система Рудольфи несколько нарушала первый принцип Бэра: она была построена исключительно на основе типа нервной системы.

В 1827 г. Бэр опубликовал работу «Отношения сродства среди низших форм животных», в которой он достаточно ясно противопоставил идее единого восходящего ряда форм свое представление о типичных формах. Согласно этому представлению, каждое семейство, входящее в любой класс, представлено наиболее типичными формами, составляющими центр данной группы. Вокруг этого центра располагаются менее типичные формы, отклоняющиеся от первых по каким-либо признакам; причем, чем больше это отклонение, тем дальше они отстоят от центра.

Схему отношений между систематическими группами животных Бэр иллюстрировал на примере отношений внутри класса млекопитающих... Ядро млекопитающих составляют, по его мнению, четвероногие, среди которых главными группами являются жвачные, грызуны и хищные. Ядро хищных в свою очередь образуют: кошки, собаки, гиены, куницы и вонючки.

Из центра сферы, образованной хищными животными, переход, к грызунам совершается через насекомоядных, в чем можно убедиться, рассматривая, например, ежа. В то же время хищники переходят в рыбообразных млекопитающих, которые через таких животных, как речная выдра и моржи, связываются с дельфинами, относящимися уже к отряду китов. Другая же ветвь хищных через *Potto* (цепкохвостый медведь) сближается с четверорукими.

В 1828 г. на основе эмбриологических данных Бэр подразделил животный мир на следующие четыре типа:

1. Периферический тип – некоторые инфузории, ризостомы, медузы, морские звезды. Центр противоположен периферии, органы расположены: лучеобразно вокруг срединного пункта, движение совершается во всех направлениях. Этот тип соответствует типу лучистых в старых классификациях.

2. Удлиненный, или членистый тип, – волосатики, кольчецы, ряд членистых животных. Ротовое и анальное отверстия находятся на концах тела. Кишечник, нервная и сосудистая системы проходят вдоль тела. Симметрия двусторонняя.

3. Тип массивный, или моллюски. К этому типу кроме моллюсков отнесены низшие формы коловраток и инфузорий с закрученной формой тела. Симметрия у представителей этого типа всегда отсутствует. Анальное отверстие расположено вправо от ротового, кишечник имеет вид дуги или спирали.

4. Тип позвоночных.

Сопоставляя теорию типов Кювье и Бэра, нетрудно обнаружить между ними принципиальные различия. Они проявляются, прежде всего, в самом методе выделения

¹¹⁹ К.М. Бэр. Об искусственной и естественной классификациях животных и растений (1819) См. «Анналы биологии». М., 1959, стр. 374.

типов. При делении животного мира на четыре типа Кювье основывался исключительно на сравнительно-анатомических данных, а Бэр учитывал также тип эмбрионального развития. Кювье рассматривал типы как морфолого-систематические категории, абсолютно не связанные друг с другом группы животного царства, неизменные с момента их появления. Бэр же понимал под типом не только особый план строения, но и особый тип развития. И, наконец, в отличие от Кювье, Бэр допускал возможность выделения дополнительных типов и существования между ними промежуточных форм. В частности, им были высказаны соображения об обоснованности выделения иглокожих в самостоятельный пятый тип, строение которых напоминает голотурий¹²⁰.

Создание учения о типах и введение эмбриологического критерия при установлении основных категорий системы животных большая историческая заслуга Бэра.

Натурфилософские системы животного мира. Окен и другие.

Стремление многих естествоиспытателей первой половины XIX в. показать единство органического мира и определенную самостоятельность отдельных групп животных при недостаточности фактического материала привело к возникновению многих натурфилософских построений. В систематике натурфилософские тенденции нашли выражение в ряде классификаций и схем, которые, несмотря на ошибочность исходных принципов, обладали некоторыми достоинствами и сыграли определенную роль в развитии зоологической систематики.

Классическим примером натурфилософской классификации животных может служить схема, предложенная немецким натурфилософом Л. Океном (1810). Она имела следующий вид:

А. Внутренние животные.

1-й класс. Кишечные животные – инфузории и полипы.

2-й класс. Сосудистые животные – моллюски.

3-й класс. Кожистые животные – кольчатые черви, насекомые.

Б. Мясистые животные.

4-й класс. Рыбы.

5-й класс. Мышечные животные – амфибии, рептилии.

6-й класс. Нервные животные – птицы.

В. Чувствительные животные.

7-й класс. Млекопитающие.

Система Окена подобно всем натурфилософским системам, естественно, не была филогенетической.

Сторонником «единого плана» организации животных был Х. Эренберг, который предложил классификацию животных на основе строения нервной, пищеварительной и кровеносной систем. Животные были подразделены им на две основные группы: мозгонервные (Myeloneura), соответствующие позвоночным, и узлонервные (Ganglioneura), соответствующие беспозвоночным. Узлонервные были разбиты на два раздела: 1) сердечные или пульсирующие (моллюски и членистые) и 2) сосудистые или беспульсные. Последние разделялись в свою очередь на две группы – мешковиднокишечные (мшанки, полипы, черви, иглокожие) и ветвистокишечные (медузы, актинии, морские звезды, низшие черви и инфузории). Эта система, будучи в своей основе натурфилософской, содержала много

¹²⁰ Фактически иглокожие были выделены в самостоятельный тип Лейкартом лишь в 1847 г. при пересмотре им системы Кювье. Голотурии в этом типе составляли один из классов.

ошибок, нелепостей и потому не могла способствовать построению естественной классификации.

Натурфилософское направление в систематике представлял также русский натуралист Э.И. Эйхвальд. В своих первых исследованиях по систематике, относящихся к началу 20-х годов XIX в., он настойчиво проводил мысль о последовательном расположении животных по ступеням, градациям, соответственно высоте их организации.

В 1829 г. Эйхвальд взамен четырех типов Кювье предложил выделить шесть типов. Он передвинул тип Podozoa на второе место, поставив его впереди моллюсков, выделил червей из типа членистых в самостоятельный тип, сохранившийся до настоящего времени, и ввел тип – «растения-животные». Его система выглядела следующим образом:

Тип 1-й. Spondylozoa – позвоночные. Состоял из классов: млекопитающие, птицы, рептилии и рыбы.

Тип 2-й. Podozoa – обладающие членистыми конечностями. Состоял из классов: ракообразные, насекомые, паукообразные и сепии.

Тип 3-й. Therozoa – массивные. Состоял из моллюсков, по классификации Кювье (за исключением сепий).

Тип 4-й. Grammozoa – вытянутые в линию. Представлен червями.

Тип 5-й. Cyclozoa – круглые. Состоял из классов: лучистые и медузы.

Тип 6-й. Phytozoa – растения-животные. Состоял из классов: кораллы, пресноводные, полипы и наливочные (за исключением инфузорий).

Немецкий зоолог Гольдфус предложил (1817) классификацию животных, изобразив ее в виде схемы, напоминающей форму яйца. Он также исходил из идеи натурфилософов о единстве органического мира. В его схеме не было и намека на филогенетические отношения между группами животных организмов.

Эмбриологическое направление в систематике.

Учение Бэра о типах и его стремление использовать новые эмбриологические данные для построения системы животных нашло своих последователей. Однако они явно переоценили значение данных эмбриологии, игнорируя все остальные критерии. Так в 30-х годах XIX в. в систематике возникло эмбриологическое направление. Первая подобная система была предложена немецким эмбриологом и гистологом А. Келликером. Всех животных в зависимости от способа формирования тела он разделил на две большие группы: к группе А были отнесены животные, тело которых формируется сразу, к группе Б – животные, зародыши которых формируются сначала на участке, ограниченном желтком. Каждая из этих групп подразделялась в свою очередь на две подгруппы в зависимости от направления развития тела. В группе А были выделены подгруппы с линейным развитием тела и подгруппа с развитием тела в направлении поперечной оси (акалефы, полипы, иглокожие). Группа Б заключала подгруппу с развитием зародыша по всем направлениям (головоногие и брюхоногие) и подгруппу с развитием зародыша лишь в двух направлениях, определяемых двухсторонней симметрией (членистые и позвоночные). Очевидно, что на такой основе создать естественную систему было невозможно.

Система К. Зибольда.

В течение более чем полутора столетий простейших причисляли то к одной, то к другой группе животных. Только с открытием клеточного строения животных и растений простейшие были тщательно изучены, и в 1845 г. немецкий зоолог К. Зибольд при

составлении своей системы выделил их в самостоятельную группу (приравненную к «типу» системы Кювье), получившую название Protozoa.

Зибольд увеличил число типов до шести. Причем каждый из них существенно отличался по содержанию и объему от типов в системе Кювье. Так, тип лучистые (Radiata) системы Кювье (без простейших) он разбил на два самостоятельных типа: зоофитов (Zoophyta) и червей (Vermes). В тип Vermes были включены кольчатые черви (Annelides) из типа членистых (Articulate) системы Кювье. Раков, пауков и насекомых Зибольд объединил в тип членистоногих (Arthropoda).

Системы Р. Лейкарта и Г. Фрея.

Всего лишь два года спустя (1847) немецкие зоологи Р. Лейкарт и Г. Фрей предложили новую систему животных. Основанием для перестройки систематики послужили в этом случае достижения в области зоологии.

В начале XIX столетия о губках господствовали самые туманные представления. Линней, например, помещал губок вместе со споровыми растениями, Ламарк относил их к животным, а Кювье включил их в сборный тип «лучистые». Только к 30 – 40-ым годам XIX в. Р. Грант и Ф. Дюжардэн значительно расширили знания о строении этих животных. Грант впервые (1825) дал губкам название Porofora, которое он же в 1841 г. сменил на Poriphera. Дж. Румер назвал их затем Porifera. Дюжардэн установил, что губки – это животные, и изучил их развитие, а Лейкарт, на основе полученных к тому времени данных, сблизил губка (Spongiae, Porifera) с кишечнополостными (Coelenterata), что сыграло весьма важную роль в дальнейшем развитии систематики.

Новые данные, полученные в результате исследования неизученных или малоизученных животных, были использованы Лейкартом и Фреем при построении новой системы, которая содержала 11 групп, или условных «классов»: 1) Infusoria; 2) Polipae; 3) Acalephae; 4) Echinodermata; 5) Acephala; 6) Gastropoda; 7) Cephalopoda; 8) Vermes; 9) Crustacea; 10) Arachnida; 11) Insecta.

Губки в составе отряда гидроидов (Hydroidea) вместе с отрядами мшанок (Bryozoa) и кораллов (Anthozoa) были включены в класс полипов (Polipae). По сравнению с системой Кювье эту классификацию вряд ли можно считать значительным шагом вперед, так как в ней отсутствует даже деление животных на типы, без чего трудно установить таксономическую значимость классов.

Система А. Мильн-Эдвардса.

Заслуживает внимания система животных, предложенная в 1855 г. французским зоологом А. Мильн-Эдвардсом и получившая в свое время весьма широкое распространение.

Занимаясь изучением амфибий и рептилий, Мильн-Эдвардс показал, что эмбриональное развитие этих животных и их морфологическое строение имеют существенные различия. Так например, выяснилось, что в эмбриогенезе амфибий отсутствуют амнион и аллантоис, тогда как зародыш рептилий имеет эти оболочки. На этом основании Мильн-Эдвардс разделил класс позвоночных на две основные группы – низших, куда вошли амфибии и рыбы, и высших, к которым причислялись рептилии, птицы и млекопитающие.

Система Мильн-Эдвардса состояла из четырех типов и шести подтипов. Беспозвоночные делились на 20 классов. Структура ее имеет следующий вид:

1. Zoophyta с подразделением на Sarcodina и Radiata.
2. Malacozoa (Mollusca) с подразделением на Molluscoidea и Mollusca.
3. Entomozoa (Annelides) с подразделением на Vermes и Arthropoda (Articulata).

4. Osteozoa (Vertebrata) с подразделением на высших и низших.

Хотя здесь, так же как и у Кювье, было четыре типа, сами типы системы Мильн-Эдвардса значительно отличаются от типов Кювье и по объему, и по содержанию.

Система В. Каруса.

Как видно из изложенного, в большинстве случаев перестройки систем животных в целях их улучшения и совершенствования касались лишь самых высоких таксономических единиц – типов, классов и отрядов – и вели к увеличению их числа. Эта тенденция нашла отчетливое выражение в системе, созданной зоологом В. Карусом совместно с К. Герштеckerом, в которой было уже восемь типов: 1) простейшие; 2) кишечнополостные; 3) иглокожие; 4) черви; 5) членистые; 6) моллюсковидные; 7) моллюски и 8) позвоночные.

* * *

Характеризуя развитие систематики животных первой половины XIX в., можно сказать, что в этот период создано большое количество различных систем животных, основанных на идее единства организации. Наиболее удачной классификацией, сыгравшей существенную роль в развитии эволюционной систематики, была схема Ламарка. Менее удачными следует считать группу натурфилософских систем, построенных на основе идеалистической трактовки понятия единства организации. Их характерной особенностью была громоздкость и деление животных на большое число высших единиц: классов, градаций, ступеней. В графические схемы этих натурфилософов явно не укладывалось все многообразие известных в те годы форм.

Господство идеи неизменности видов и перестройки систем лишь на уровне самых высоких таксономических категорий привело к возникновению в 20-х годах прошлого века типологического направления, ставшего доминирующим в последующие 30 лет. Характерно, что уже тогда наиболее прогрессивные ученые-систематики (Жоффруа Сент-Илер, Бэр и др.) отмечали родство организмов внутри типов и существование переходных форм между ними, хотя и вкладывали в эти понятия лишь морфологическое содержание.

Наряду с поступательным развитием систематики в этот период резко возрастает число вновь описанных и систематизированных форм животных. Так, если в системе Линнея было описано около 4200 видов, то к середине XIX в. число всех известных видов животных увеличилось более чем в четыре раза. Одних только простейших организмов в течение первой половины XIX в. было описано около 600 новых видов.

Важнейший положительный итог поисков в области систематики состоял в следующем: все животные были разделены на позвоночных и беспозвоночных (Ламарк, 1809); черви были поделены на три класса: плоские, круглые и кольчатые (Ламарк, 1814) и выделены из типа членистых в самостоятельный тип (Эйхвальд, 1821); установлено единство сумчатых животных с плацентарными млекопитающими (Жоффруа Сент-Илер, 1796); описан новый род кистеперых рыб – *Polypterus* (Жоффруа Сент-Илер, 1802), связавший наземных позвоночных животных с первичными водными позвоночными; четыре класса млекопитающих объединены в единый тип позвоночных (Жоффруа Сент-Илер, 1807; Кювье, 1817); образован тип животных-растений – *Phytozoa* (Эйхвальд, 1821); создан тип членистоногих – *Axthropoda*, включающий раков, пауков и насекомых (Зибольд, 1845); выделен тип простейших – *Protozoa* (Зибольд, 1845); выделен тип иглокожих – *Echinodermata* (Лейкарт, 1847); губки сближены с кишечнополостными (Лейкарт, 1847).

Некоторые факты и обобщения по систематике животных, накопленные в первой половине XIX в., послужили в дальнейшем развитию филогенетической систематики.

Глава 16

Морфология и анатомия растений

Понятие «сродства» и учение о метаморфозе.

В течение первой половины XIX в. наряду с дальнейшим развитием описательной морфологии растений в ботанике наблюдалась тенденция к: сравнительно-морфологическому подходу. Накопленные данные наводили на мысль, что морфологическое сходство между отдельными организмами и группами организмов бывает двоякого рода: во-первых, случайные совпадения и функциональные аналогии; во-вторых, более глубокая морфологическая общность («сродство»), которая не может быть объяснена одним влиянием внешних условий и указывает на родственные связи: соответствующих организмов.

Морфология растений начала оформляться в самостоятельную науку только в начале XIX в., когда сложилось представление о сродстве и возникло учение о метаморфозе органов. Для ее дальнейшего развития первостепенное значение имело создание клеточной теории (см. главу 21).

У морфологов более раннего периода понятие «сродства» отсутствовало, что не позволяло им проводить различие между внешним и существенным сходством и придавало их взглядам в значительной мере статический характер. Например, М. Мальпиги, как уже отмечалось в главе 5, не понимал разницы между простыми цветками и соцветиями сложноцветных, он проводил аналогию между семенами растений и яйцами животных и т. д.

Учение о метаморфозе растений в известной мере приближало к пониманию «сродства», так как К.Ф. Вольф и В. Гёте, создавшие это учение, рассматривали метаморфоз как превращение одних органов растения в другие, родственные органы. Исторически учение о метаморфозе вылилось в представление, что все органы растения являются результатом превращений листа (филлома) в процессе онтогенеза¹²¹. Особенно существенной была разработка «фолиарной теории» цветка, согласно которой не только чашелистики, но и лепестки, тычинки и плодолистики являются продуктами метаморфоза листа.

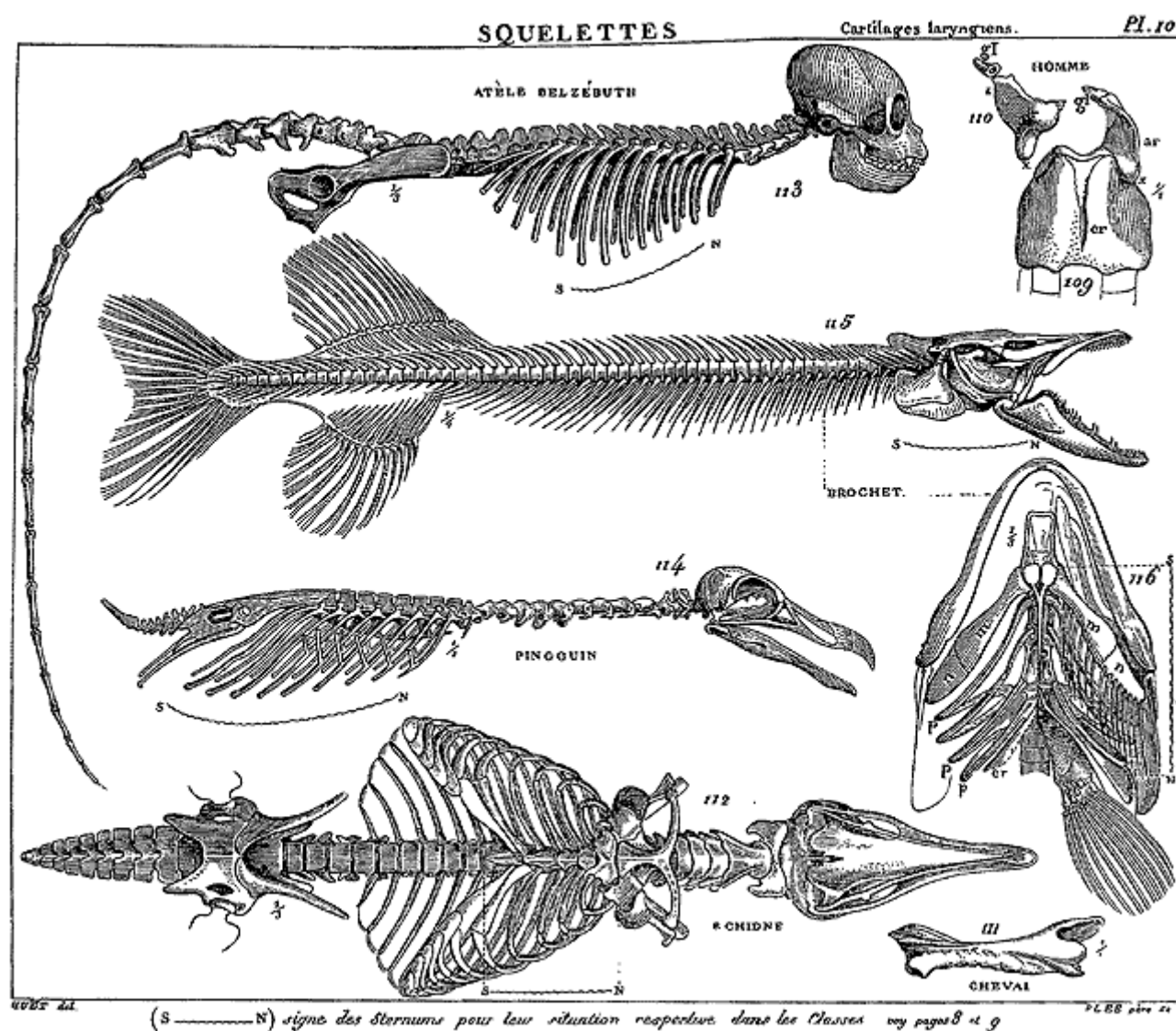
Вольф не распространил учение о метаморфозе органов на стебель... Это было сделано Гёте, в работах которого метаморфоз стал универсальной теорией, охватывавшей (хотя в значительной мере с натурфилософской точки зрения) все развитие вегетативных и генеративных частей растения, за исключением корня, структура которого оставалась во многом загадочной. Причины метаморфоза расценивались разными исследователями по-разному. Если Вольф считал, что «соки» растения истощаются и «ухудшаются» по направлению к верхушке, так что части цветка и плода суть как бы дегенерировавшие листья, то Гёте, наоборот, указывал на «облагораживание и утончение соков» по мере их подъема по стеблю. Разумеется, эти наивные представления при последующем развитии морфологии не удержались, но основа фолиарной теории (представление о листе как об исходном органе) дожила до наших дней и подверглась существенным коррективам только в 30-х годах XX в. в связи с созданием В. Циммерманом теломной теории.

Основные труды Гёте, посвященные морфологии растений, были опубликованы им в сборниках «Вопросы естествознания вообще и в особенности морфологии» («Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie»), вышедших в 1817–1824 гг. Однако размышлять над вопросами морфологии и метаморфоза растений Гёте начал значительно раньше (первый вариант «Опыта объяснения метаморфоза растений» относится к 1790 г.). По собственным словам Гёте, он разработал учение о метаморфозе в противовес формализму и

¹²¹ Позднее были попытки дать учению о метаморфозе непосредственно филогенетическое обоснование. Одна из наиболее удачных попыток в этом направлении была предпринята русским ботаником Н.Н. Кауфманом.

статичности искусственной систематики Линнея. Первоначальным материалом для Гёте послужили однодольные (пальмы), однако он пытался применить учение о метаморфозе также к различным корнеплодам, к стеблю кольраби и к папоротникам.

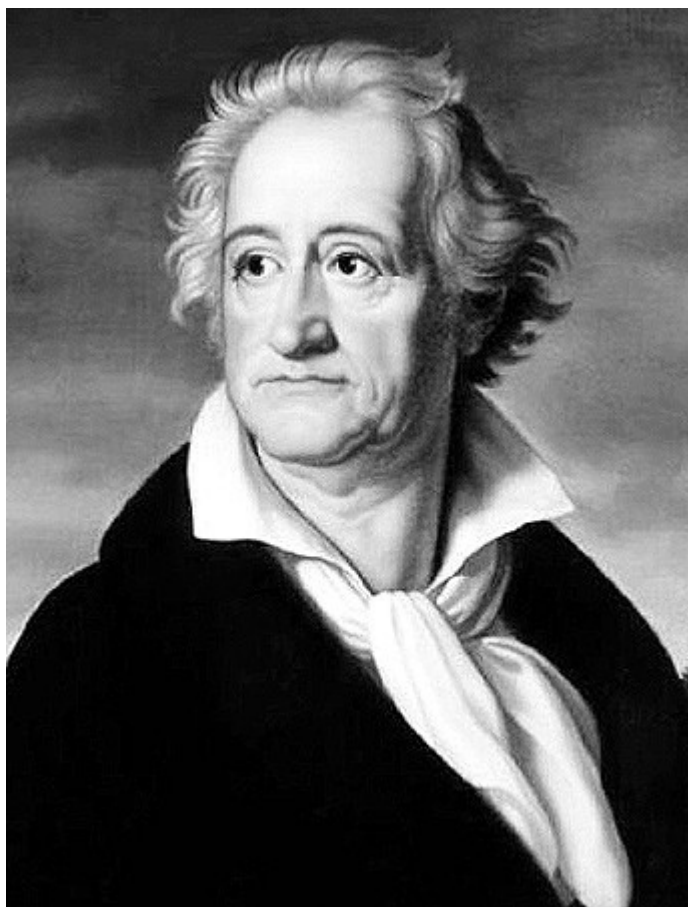
Гёте различал прогрессивный, регрессивный и случайный (например, развитие галлов под влиянием насекомых) метаморфоз. Основной вид метаморфоза – прогрессивный – складывается из последовательных превращений листа. Однако, по мнению Гёте, лист не превращается непосредственно в рассматриваемый орган растения. Он является лишь исходной формой всех органов, значение которой Гёте оценивал чисто умозрительно. Начиная свое развитие с семядолей, лист путем ритмических сжатий и расширений порождает стебель, а затем части цветка. Махровость цветков, проросшие цветки, листовидная форма таких плодов, как листовка или стручок, циклы развития почек приводились Гёте в качестве примеров, подтверждавших справедливость его теории. Многие из подмеченных им фактов оказались настоящими гомологиями, и это выгодно отличало его взгляды от многочисленных натурфилософских гипотез его современников.



Сравнительно-анатомическая характеристика скелетных элементов у представителей различных классов позвоночных по Жоффруа Сент-Илеру. 1818.

Особенно интересен вопрос, в какой мере «сродство» и метаморфоз в понимании Гёте приближались к эволюционным представлениям о родстве между организмами и к идее

происхождения видов. В настоящее время можно считать установленным, что представления Гёте не были эволюционными. «Было бы неправильно искать в работе Гёте попытку выяснения эволюции органов растений. Книжка Гёте¹²² была работой по онтогенетической морфологии растений, и понятие метаморфоза он употреблял в чисто онтогенетическом плане. В этом нас убеждает не только все содержание работы, но и проводимое Гёте сравнение метаморфоза растений с метаморфозом насекомых... Чисто онтогенетический смысл, вкладываемый Гёте в понятие метаморфоза, совершенно очевиден... Растительный мир интересует Гёте лишь с точки зрения тех превращений, которые наблюдаются в онтогенезе однолетнего растения. Его интересует лишь наглядное, чувственно воспринимаемое... Фактический материал, накопленный описательной ботаникой ко времени ботанической деятельности Гёте, был еще совершенно недостаточен для постановки каких-либо эволюционно-морфологических вопросов»¹²³. Вместе с тем Гёте настолько был убежден в реальности своего представления об идеальном «прарастении» (Urpflanze), что одно время даже надеялся найти его в природе.



Иоган Вольфганг Гёте. 1749–1832.

Подход к растительному, организму как к результату закономерного развития некоей общей структуры (листа-филлома) давал возможность обосновать различные степени «сродства» организмов в том плане, в каком его понимали авторы естественных систем конца XVIII – первой половины XIX в. Учение о метаморфозе внесло единообразие в

¹²² Имеется в виду «Опыт объяснения метаморфоза растений» (1790), основная ботанико-морфологическая работа Гёте.

¹²³ А.Л. Тахтаджян. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд-во ЛГУ, 1954, стр. 17, 20–21.

описательную морфологию и сыграло в ней такую же роль, как в естественной систематике понятие «сродства». Однако учение о метаморфозе не было теорией происхождения видов, подобно тому, как понятие «сродства» не предполагало филогенетических соотношений.

Учение О.П. Декандоля о симметрии.

Дальнейшее развитие учения о метаморфозе связано с именем Огюста Пирама Декандоля. Свои воззрения в области морфологии растений он изложил в книге «Элементарная теория ботаники» (1813). Его понимание метаморфоза было во многом сходно с тем, как понимал метаморфоз Гёте¹²⁴, но Декандоль ввел понятие, о симметрии растительных форм, которое значительно обогатило морфологический анализ. Он первым из ботаников стал руководствоваться понятиями гомологии и функциональной аналогии, причем для установления гомологии он пользовался критериями числа и положения органов. Декандоль впервые удалось использовать фолиарную теорию цветка для объяснения происхождения нижней завязи и нарисовать стройную морфологическую картину цветка как побега, сохранившую свое значение до настоящего времени.

Руководящей идеей в морфологии растений для Декандоля было единство плана строения растительного мира, с которым он связывал свое учение о симметрии. «Планы», согласно которым построены различные типы растений, Декандоль «...уподобляет основным конфигурациям различных кристаллических систем и находит, что исследователь должен выявлять их путем абстрагирующей работы мысли. В основе структуры растения, особенно в основе строения цветка, лежит, по Декандолю, определенный симметрический план, который может в отдельных случаях модифицироваться, причем такого рода изменения в одном органе, согласно закону корреляции, отражаются в большей или меньшей степени на других органах»¹²⁵.

Основными морфологическими процессами, с которыми связаны модификация «симметрического плана», являются, по Декандолю, сращение, перерождение и дегенерация, редукция и абортирование. С помощью этих процессов Декандоль проводил сравнение морфологических серий на материале, описанном в его «Конспекте растительного мира» («*Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*», 1824–1873).

Работы Декандоля поставили сравнительную морфологию растений на прочный фундамент фактов и сделали ее основой естественной систематики. Однако его работы несли печать и определенной ограниченности, связанной с непониманием эволюционного происхождения «сродства». Гёте критиковал Декандоля за то, что он преувеличивал значение неподвижной симметрии, недооценивал тератологических факторов. Некоторые авторы (Б.М. Козо-Полянский) сравнивали значение работ Декандоля для ботаники с тем значением, которое имели работы Кювье для зоологии.

Разработка анатомии отдельных структур и классификации тканей.

Последующие десятилетия истории морфологии растений характеризовались стремительным накоплением фактического материала и наблюдений, отвлекших на время внимание исследователей от создания универсальных теорий строения и развития растительных организмов. Тем не менее, многие открытия этого времени сами явились плодом глубоких обобщений в отдельных отраслях морфологии.

Тревиранус открыл общий способ образования растительных сосудов путем лизиса

124 О взглядах Гёте на метаморфоз растений Декандоль узнал не ранее 1823 г.

125 А.Л. Тахтаджян. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд-во ЛГУ, 1954, стр. 23.

поперечных перегородок. Мольденгауэр, впервые научившийся выделять отдельные клетки методом мацерации, описал сосудисто-волокнистые пучки. Выяснение анатомической структуры древесины послужило впоследствии необходимым условием для развития систематики, поскольку анатомические элементы растения нередко обладают в филогенезе таким же консерватизмом и устойчивостью, как и структуры цветка.

Р. Броун открыл ядро растительной Клетки и архегонии у хвойных, чем было установлено таксономическое отличие покрытосеменных от голосеменных. Дж. Амичи в 1824 г. открыл прорастание пыльцевой трубки в рыльце, а позднее наблюдал ее проникновение в завязь и процесс оплодотворения. Делались попытки применить гетевскую теорию метаморфоза к палеонтологической истории растительного мира (А. Браун).

Ко второй четверти XIX в. относятся работы Гуго фон Моля, создавшего учение о развитии оболочки растительной клетки и установившего, что поры являются утончениями оболочки (а не отверстиями в ней). Он выяснил также природу кутикулы, пробки, цикл образования корки, ход пучков у однодольных и двудольных. На очереди стоял вопрос о классификации растительных тканей. Эта задача была решена частично Ф. Унгером, а в более широких масштабах К. Негели, который ввел деление тканей на меристематические и постоянные, различал первичные и вторичные меристемы, закрепил термин «камбий» за прозенхимными меристемами. Негели выдвинул также хорошо обоснованную гипотезу утолщения клеточной стенки путем интуссусцепции («внедрения»). В работах последователей Негели созданная им классификация тканей была применена к самым различным группам сосудистых растений и получила дальнейшую детализацию.

Общность анатомических структур наталкивала на Мысль об их генетической общности. Все эти работы исподволь подготавливали переворот в воззрениях на растительный мир, произведенный в середине XIX в. В. Гофмейстером и Ч. Дарвином, и вели к перестройке таксономии на базе новых морфологических Данных.

Глава 17

Зарождение и развитие эмбриологии растений

Проблема пола и оплодотворения у растений в начале XIX века.

В первой половине XIX в. шло дальнейшее накопление знаний об образовании в развитии генеративных органов растения, оплодотворении, развитии и строении зародыша. Центральными же по-прежнему оставались проблемы пола и оплодотворения, без окончательного разрешения которых не могло быть и речи об оформлении эмбриологии растений в самостоятельную научную дисциплину. В конце XVIII – начале XIX в. факт существования пола у растений продолжал оспариваться, хотя оснований к этому уже не было. Экспериментальные данные многих гибридизаторов, а также исследования Кельрейтера, Гедвига и Шпренгеля, с несомненностью доказали наличие пола у растений. Тем не менее, в первые десятилетия XIX в. многие немецкие ботаники повели энергичную борьбу с учением о поле растений, которое, по их мнению, противоречило понятиям высокой нравственности. Одним из первых в этом направлении выступил в 1812 г. профессор Гейдельбергского университета Ф. Шельвер. На основании чисто умозрительных рассуждений он отвергал выводы работ Камерариуса, Кельрейтера и Шпренгеля и доказывал, что половые различия существуют лишь у животных, но не у растений, а пыльца действует на растительный организм, как «смертоносный яд», угнетающий его вегетативную функцию. Спустя восемь лет его взгляды поддержал А. Геншель.

Антинаучность доводов и рассуждений Шельвера и Геншеля была очевидной, но, тем не менее, их труды встретили сочувственный прием у довольно значительной части ботаников. С нападка на идею пола у растений выступили Вильбранд, Видлер, Неес фон

Эзенбек, Эндлихер и др. Даже создатель учения о метаморфозе растений, великий немецкий поэт и мыслитель Вольфганг Гёте высказал сомнение относительно существования мужского и женского пола в мире растений (1820). Уместно отметить, что большинство русских ботаников в то время поддерживало учение о поле у растений, но это не могло повлиять на его противников.

Проблема пола и оплодотворения растений была поставлена под удар; ей грозила перспектива на долгие годы задержаться в своем развитии. Иллюстрацией состояния работ по этой проблеме может служить тот факт, что на конкурс, объявленный в 1819 г. Прусской Академией наук, на тему: «Может ли происходить гибридное оплодотворение в растительном царстве?», была представлена всего одна работа, признанная к тому же неудовлетворительной. Позднее аналогичный конкурс объявила Голландская Академия наук.

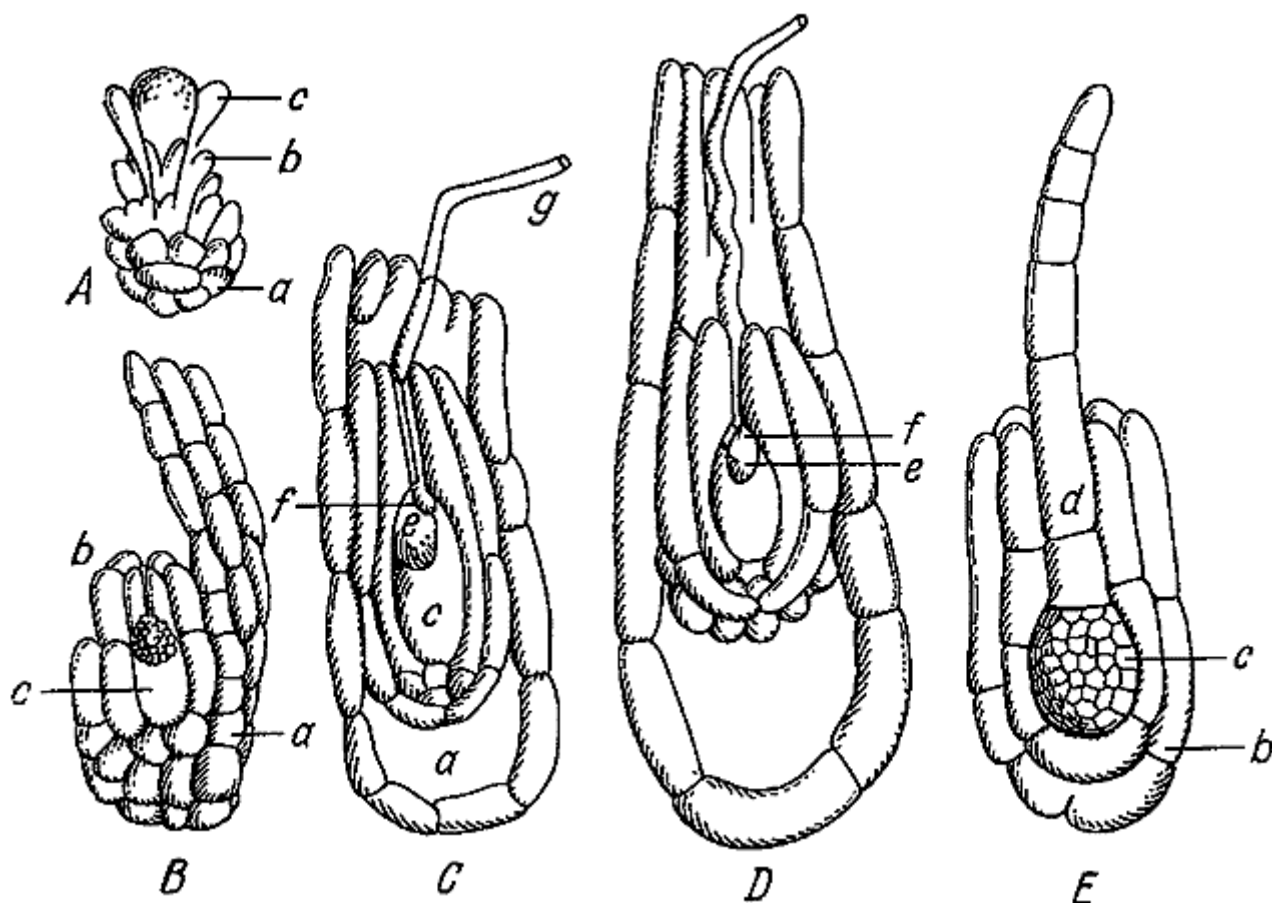
Утвердительный ответ пришел из небольшого немецкого городка Кальв. Его дал Карл Фридрих Гертнер – сын известного ботаника Иосифа Гертнера, автора классических работ о строении плодов и семян. Медик по образованию, К. Гертнер еще в молодые годы под влиянием Кельрейтера увлекся ботаникой и посвятил ей немало лет вдохновенного творческого труда. Однако условия для работы по изучению генеративной сферы растений в Германии тех лет были настолько сложны, что исследования Гертнера долгое время оставались неизвестными широкому кругу ученых. Лишь на склоне жизни Гертнер смог опубликовать две большие монографии (в 1844 и 1849 гг.) – итог длительного труда по выяснению полового процесса у растений. Он подтвердил взгляды Кельрейтера на пол у растений и подверг основательной критике сочинения Шельвера и Геншеля. Гертнер рассмотрел строение цветка и значение его отдельных органов, описал способы перенесения пыльцы на рыльце пестика, указал на роль насекомых в этом процессе и привел результаты своих многочисленных опытов по скрещиванию растений.

Работы К. Гертнера получили широкую известность. Они неоспоримо доказали наличие пола у растений и окончательно убедили, что без пыльцы не может происходить оплодотворение и последующее образование плодов. Но вопрос о том, каким образом осуществляется акт оплодотворения и возникает зародыш, оставался открытым, и в этой области долгое время удерживались ошибочные воззрения.

Выяснение сущности оплодотворения у растений. Работы Дж. Б. Амичи, А. Броньяра, Р. Броуна.

Для правильного решения вопроса о сущности оплодотворения у растений необходимы были исследования на микроскопическом уровне. Поэтому интенсивное накопление научных данных по эмбриологии растений стало возможным лишь в 30-х годах XIX в. под влиянием общих успехов естествознания и усовершенствования микроскопа. Первую тропу к истине проложил не ботаник и даже не биолог, а математик, астроном и оптик итальянец Джованни Батиста Амичи. Наряду с конструированием оптических инструментов и телескопов, столь необходимых для астрономических исследований, Амичи занимался также и изготовлением микроскопов. Созданные им микроскопы всегда пользовались в кругу естественников доброй славой. Качество их Амичи обычно проверял на различных биологических препаратах, среди которых нередко бывали и ботанические. Однажды под объективом его микроскопа оказалось опыленное пылью рыльце пестика портулака (*Portulaca oleracea*).

Внимательно рассматривая пыльцевое зерно, приставшее к рыльцу портулака, Амичи заметил, что оно вдруг лопнуло, образовало трубку, которая стала расти и внедрилась затем в ткань рыльца. Все увиденное под микроскопом так сильно заинтересовало ученого, что он решил заняться ботаникой, изучить специальную литературу и выяснить, какова же дальнейшая судьба пыльцевой трубки. О своем открытии Амичи сообщил в 1823 г. на страницах журнала Моденского научного общества.



Первое изображение пыльцевых трубок в работе Амичи. 1823.

Открытие пыльцевой трубки вызвало большой интерес у ботаников, и многие из них занялись детальным изучением генеративной сферы растения. Так, молодой французский ученый Адольф Броньяр, просмотрев под микроскопом значительное число опыленных пестиков, подтвердил в 1827 г. наблюдения Амичи и констатировал образование пыльцевых трубок у ряда растений. Броньяр установил, что образование пыльцевых трубок – явление, обычное у растений. Отчетливо наблюдая прорастание пыльцы на рыльце пестика, ученый, однако, не смог выяснить, что же происходит с пыльцевой трубкой после ее образования. Умозрительным путем он пришел к ложному заключению, что пыльцевая трубка, внедрившись в ткань рыльца, лопается, выделившееся при этом оплодотворяющее вещество следует по проводящей ткани столбика к завязи, доходит до зародышевого мешка, под влиянием этого оплодотворяющего вещества в верхней части зародышевого мешка образуется эмбриональный пузырек, который затем превращается в зародыш. В этих ошибочных представлениях Броньяра содержалась и некоторая доля истины. Соответствовали действительности данные относительно строения и развития пестика и семязпочки. Он правильно описал в семязпочке зародышевый мешок; можно думать, что видел в нем яйцеклетку, но не понял этого; установил наличие в столбике особой рыхлой проводящей ткани.

Почти одновременно с Броньяром, изучением строения семязпочки на представителях орхидных и ласточниковых занимался его английский коллега Роберт Броун. Он осуществил ряд ценных микроскопических наблюдений, сохраняющих свое значение еще и сегодня. Ученый показал, что семязпочка состоит из ядра – нуцеллуса и двух покровов – интегументов, которые не смыкаются на вершине и образуют отверстие – микропиле. Р. Броун интересовался также процессом прорастания пыльцы на рыльце пестика и ростом

пыльцевых трубок, но получить каких-либо новых фактических данных не смог. Он ограничился, как оказалось в дальнейшем, совершенно правильным предположением, что пыльцевые трубки дорастают до семязпочки и через микропиле входят в нее.

Тем временем в Италии продолжал интенсивно работать Амичи. Используя более совершенные микроскопы и проведя большую серию исследований на многочисленных растительных объектах, он подтвердил свои прежние наблюдения и смог, наконец, проследить за ростом и прохождением пыльцевой трубки по всей длине столбика. Более того, ему удалось увидеть вхождение трубки через микропиле в семязпочку. Таким образом, ошибочность представления Броньяра о том, что пыльцевая трубка лопаётся в тканях рыльца, была доказана. О результатах своих исследований Амичи письмом сообщил в Париж известному ботанику Мирбелю. Отрывки из этого письма были опубликованы в 1830 г.



Роберт Броун. 1773–1838.

Прошло всего лишь несколько лет, и эмбриология растений, несмотря на ряд очевидных успехов – открытие пыльцевой трубки, данные о строении семязпочки и зародышевого мешка, – была вновь заведена в тупик. Среди ботаников разгорелась широкая дискуссия, которая нанесла немалый вред эмбриологии растений. В центре дискуссии был вопрос о возникновении зародыша у растений. Начал дискуссию Иоганн Горкель. В 1836 г. он напечатал статью, в которой доказывал, что зародыш развивается из кончика пыльцевой трубки.

Теория оплодотворения растений М. Шлейдена.

Утверждение Горкеля не было новым. Мысль, что зародыш возникает из пыльцевого

зерна, высказывалась еще в начале XVIII в. (Морлэнд, Буркгард). В поддержку Горкеля выступил широко известный немецкий исследователь, один из основателей учения о клетке, основоположник онтогенетического метода в ботанике Маттиас Шлейден. В 1837 г. он предложил довольно своеобразную теорию оплодотворения у растений, совершенно искажившую уже сложившиеся к тому времени правильные представления о поле у растений. Он собрал огромный фактический материал и подтвердил наблюдения Амичи, опубликованные в 1830 г., что пыльцевая трубка проходит от рыльца по столбику пестика до семяпочки и входит в нее через микропиле. Но в трактовке вопроса о дальнейшей судьбе пыльцевой трубки он из-за ошибки в наблюдении занял противоположные Амичи позиции.

Согласно Шлейдену, кончик пыльцевой трубки, пройдя через оболочку зародышевого мешка, превращается в зародышевый пузырек, который после ряда делений образует зародыш. Зародышевому мешку в этой теории отводилась лишь роль своеобразного инкубатора, дающего развивающемуся из кончика пыльцевой трубки зародышу необходимые питательные вещества, а оплодотворения, как такового, по сути дела и не происходило. Таким образом, Шлейден в противовес уже укоренившимся в ботанике понятиям считал, что тычинка – это женский половой орган цветка, а пестик – мужской.

В ботанических кругах Европы Шлейден благодаря своим большим научным заслугам пользовался громкой славой, его очень ценили, с мнением его считались. Поэтому воззрения Шлейдена на оплодотворение у растений, вопреки очевидности, нашли многочисленных последователей в различных странах мира. Видлер, Валентин, Грифис, Дееке, Кранц, Шахт, Эндлихер, Унгер и другие безоговорочно приняли ложную концепцию Шлейдена и начали ее активно пропагандировать. Особо ревностным приверженцем нового учения оказался Герман Шахт, очень деятельный и трудолюбивый исследователь, доставивший ботанике много ценных фактических данных, но из-за узости научного кругозора допустивший немало ошибок в своих теоретических построениях. В то время он был ассистентом Шлейдена в Йенском университете и стал одним из главных действующих лиц спора. Шахт неоднократно публиковал свои сочинения, иллюстрированные массой рисунков, изображавших развитие зародыша из кончика пыльцевой трубки. Вся эта группа ученых получила название «поллинистов» (от слова «поллен» – пыльца), или «горкелианцев», по имени Иоганна Горкеля.

Некоторые из поллинистов, Видлер и Валентин, дошли до крайности и стали открыто утверждать, что пола у растений вообще не существует, в чем и состоит главное отличие растений от животных. Эту же точку зрения развивал в своих работах и Шлейден. Он сравнивал пылинки цветковых растений со спорами низших, или, как тогда говорили, тайнобрачных растений и, исходя из этого, заявлял, что у растительных организмов существует лишь бесполое размножение.

Таким образом, к концу 30-х годов прошлого века в ботанике опять была возвращена к жизни, казалось бы, уже полностью разбитая неопровержимыми фактическими данными ложная идея, отрицавшая наличие пола у растений.

Дискуссия «поллинистов» и сторонников истинного оплодотворения у растений.

Возрождение этой идеи, равно как и появление новой теории Шлейдена об оплодотворении у растений, было, по образному выражению русского ботаника А.Н. Бекетова, «сигналом к всеобщему бою». Не все ботаники пошли вслед за Шлейденом и Горкелем. Ряд видных исследователей, среди которых были Амичи, Гартиг, Мейен, Моль, Карл Мюллер, Гофмейстер и другие, с неменьшим, чем поллинисты пылом, доказывали справедливость прежнего учения об оплодотворении и распределении полов у растений.

Немецкий ученый Теодор Гартиг в 1838 г. привел интересные данные относительно зародышевого пузырька, впервые правильно названного им яйцом (яйцеклеткой). Он считал, что именно к яйцеклетке пыльцевая трубка доставляет оплодотворяющее вещество и из нее

после оплодотворения развивается зародыш. Шлейден подверг работу своего соотечественника резкой критике.

С особым энтузиазмом защищал свою точку зрения на вопрос возникновения зародыша у растений Амичи. Он изучал теперь не только пыльцевую трубку, но и семяпочку. В 1842 г. с трибуны четвертого съезда итальянских натуралистов в Падуе он выступил с сообщением о новом открытии. В результате исследований семяпочки на тыкве Амичи установил, что в верхней, обращенной к микропиле, части зародышевого мешка, еще до того как в него проникнет пыльцевая трубка, уже имеются одна или две маленькие клетки. Эти клетки Амичи назвал зародышевыми пузырьками. Одна из этих клеток, оплодотворенная пыльцевой трубкой, по его словам, и развивается в зародыш. Это новое открытие вызвало еще более резкие нападки Шлейдена. Он довольно неуважительно отозвался о работах итальянского исследователя и продолжал настаивать на достоверности своей теории оплодотворения у растений.

Поллинисты обвинили своих противников – защитников истинного оплодотворения у растений – в преформизме, в чем более всего, конечно, были повинны сами. Свои обвинения они основывали на утверждении Амичи и его сторонников, что зародышевый пузырек – яйцеклетка – предсуществует в зародышевом мешке еще до акта оплодотворения.

Наряду с изучением семяпочки, внимание ученых в эти годы было направлено и на исследование строения и развития мужской генеративной сферы высших растений. Тщательное микроскопическое исследование пылинки в живом состоянии проводил ботаник Ф. Мейен. Он обнаружил в экзине – наружной оболочке пылинки – наличие пор и выяснил их роль в процессе прорастания пыльцы. Кроме того, он наблюдал и описал, правда, не поняв этого, генеративную и вегетативную клетки пыльцы *Trillium*, *Fritillaria* и *Tulipa*.

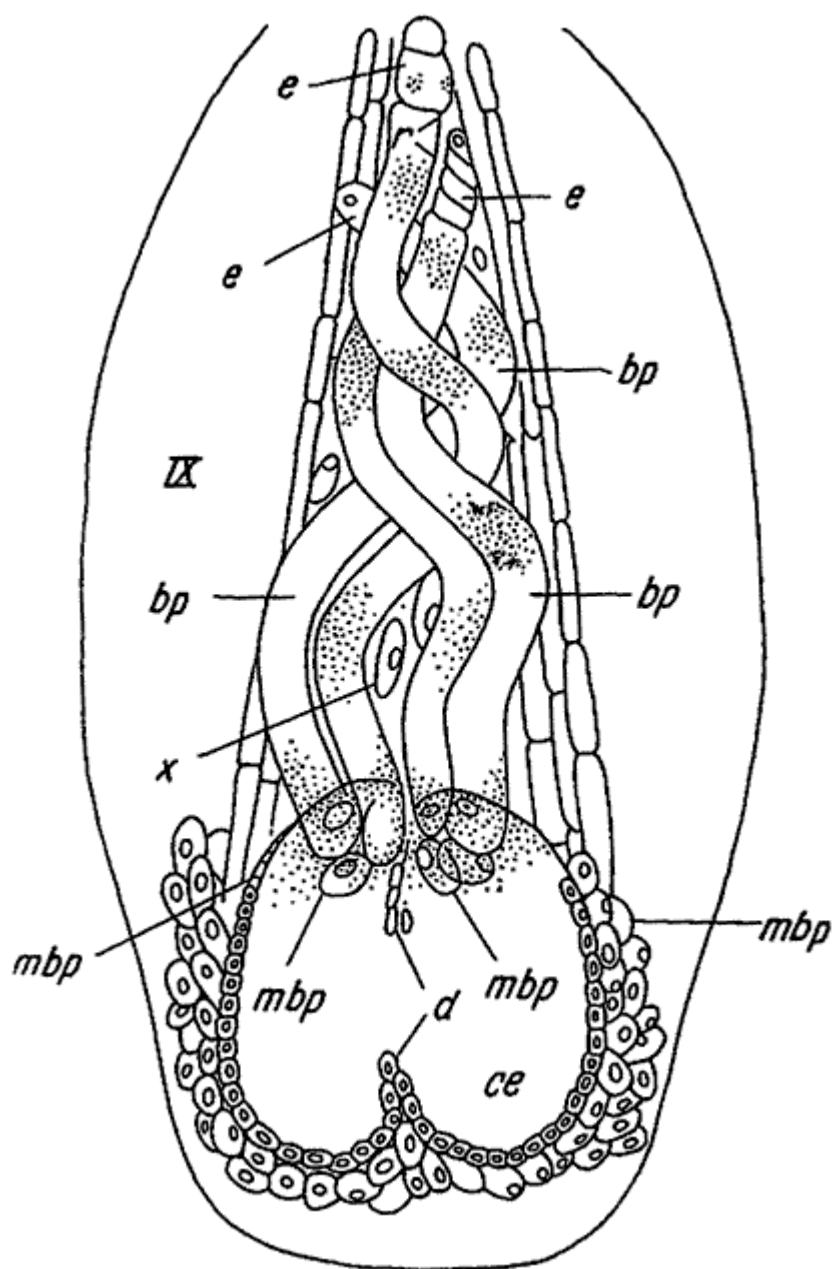
В Германии в 1842 г. важную работу по изучению развития пыльцы выполнил известный ботаник Карл Негели. Он детализировал строение стенки пыльника, проследил за делением клеток пыльцы, исследовал развитие пылинки из материнской клетки, в пылинке установил наличие двух ядер и клеток неравной величины, т. е. обнаружил генеративные и вегетативные ядра и клетки.



Николай Иванович Железнов. 1816–1877.

В России в дискуссию включился Н.И. Железнов. Как и многие из его современников, он не смог разобраться в истине и в некоторой степени явился сторонником взглядов Шлейдена. Он так же, как и немецкий ботаник, уклонился к мысли, что зародыш возникает из кончика пыльцевой трубки. Разделив этот взгляд Шлейдена, Железнов, тем не менее, резко разошелся с ним по вопросу о распределении полов у растений. Он был твердо убежден в наличии половых различий у растений и считал, что тычинка с пылью – это мужской орган растения, а семяпочка – женский. Железнов последовательно отстаивал эти воззрения. В 1840 и 1842 гг. он привел убедительные экспериментальные доказательства в пользу правильных представлений о распределении полов у растений и тем самым способствовал восстановлению истины в этом кардинальном вопросе биологии. Железнов внес ценный вклад в эмбриологию растений еще и тем, что первым в России и одним из первых в Западной Европе приступил к исследованию строения цветка в процессе его онтогенеза. Он изучил развитие пылинок из материнских клеток пыльцы, описал тетрады пылинок, выяснил черты сходства и различия в развитии пылинок у голосеменных и покрытосеменных растений, разобрался в закономерностях развития семяпочки у хвойных и традесканции.

Несколько позже, в 1846 г, с опровержением взглядов Шлейдена на развитие зародыша из конца пыльцевой трубки на основании собственных эмбриологических исследований хвойных выступил известный русский ботаник Л.С. Ценковский.



Пыльцевые трубки сосны по Л.С. Ценковскому. 1846.

Полемика с поллинистами продолжалась на протяжении двух десятилетий. Проблема пола и оплодотворения у растений стала темой дня и считалась особенно важной в ботанике.

В 1847 г. Амичи нанес второй существенный удар по теории Шлейдена и Горкеля. Путем детального микроскопического изучения семяпочки орхидеи (очень хорошего демонстративного объекта) он окончательно доказал, что зародышевый пузырек – яйцеклетка существует в зародышевом мешке еще до проникновения в него пыльцевой трубки. Этот-то пузырек после оплодотворения, осуществляемого с помощью пыльцевой трубки, и превращается в зародыш. Вскоре данные Амичи на другом объекте – ятрышнике – подтвердил профессор Тюбингенского университета Гуго Моль.

Вклад Гофмейстера в разработку проблемы оплодотворения и размножения растений.

Окончательный разгром поллинистов наступил с выходом на арену борьбы талантливого немецкого исследователя Вильгельма Гофмейстера.

В 1847 г. на страницах широкоизвестного немецкого ботанического журнала «*Botanische Zeitung*» он опубликовал статью, в которой весьма решительно высказался против воззрений Шлейдена на пол и способ образования зародыша у растений. Со стороны Гофмейстера это был довольно смелый шаг. Опровергнуть взгляды признанного авторитета, «властителя дум» многих ботаников – Шлейдена, отважился не ученый-специалист, а всего лишь скромный любитель растений, не имевший даже университетского образования. Начальное образование Гофмейстер получил в реальном училище, а его «университетом» был книжный и нотный магазин отца в Лейпциге, работать в котором он стал еще совсем юным. Интерес к природе и миру растений в нем возбудил отец, имевший небольшой ботанический сад и гербарий. К серьезным занятиям ботаникой его привело знакомство с знаменитым учебником Шлейдена «Основы научной ботаники», в котором содержался призыв к изучению мира растений на основе онтогенетического метода. Гофмейстер последовал этому призыву, и изучение истории развития растительных организмов сделал целью своей жизни.

Свой творческий путь Гофмейстер начал с эмбриологии растений. Он заинтересовался той острой полемикой, которая велась тогда вокруг вопроса оплодотворения и возникновения зародыша у растений. Острый критический ум и природная пытливость дали возможность начинающему ученому усомниться в правильности концепции Шлейдена на пол и образование зародыша у растений. Гофмейстер задумал собственными исследованиями выяснить вопрос о происхождении зародыша. Он ознакомился с трудами Амичи, Гуго фон Моля, Мейена и других, засел за микроскоп и провел серию наблюдений по изучению оплодотворения у ослинниковых. Гофмейстер подтвердил данные Амичи и нашел, что у ослинниковых, как у тыквы и орхидных, зародыш возникает из клетки зародышевого мешка – зародышевого пузырька – под влиянием оплодотворяющего действия пыльцевой трубки. Зародышевый пузырек при этом находится внутри зародышевого мешка еще до внедрения пыльцевой трубки. Таким образом, на примере ослинниковых Гофмейстер показал ложность представлений Шлейдена о возникновении зародыша из кончика пыльцевой трубки.

Несмотря на столь убедительные доказательства, поллинисты не хотели признать себя побежденными, и теория Шлейдена продолжала широко распространяться.

Проблема пола и образования зародыша у растений стала настолько актуальной в ботанике, что на нее обратили внимание некоторые научные общества и академии. Королевский Нидерландский институт в 1847 г. объявил конкурс на данную тему. Из представленных на конкурс рукописей, как это ни странно теперь, премией был увенчан труд Шахта, наиболее строгого последователя Шлейдена, содержащий ошибочные взгляды на сущность полового процесса у растений. В этой монографии, богато иллюстрированной и изданной в Амстердаме в 1850 г., Шахт с еще большей убежденностью, чем прежде, продолжал защищать неправильную точку зрения Горкеля и Шлейдена на возникновение зародыша из кончика пыльцевой трубки и возводил эту точку зрения в степень неопровержимой истины. Тем временем количество фактических доказательств, опровергающих это воззрение, быстро увеличивалось.

Взгляды Амичи и Гофмейстера относительно оплодотворяющей роли пыльцевой трубки разделил в 1849 г. известный французский ботаник Луи Тюлан, поддерживавший ранее идеи Шлейдена. Однако он по-прежнему не соглашался с мнением, что возникновение зародышевого пузырька предшествует вхождению пыльцевой трубки в зародышевый мешок.

За первой эмбриологической работой Гофмейстера быстро последовала вторая еще более обстоятельная, насыщенная обширным фактическим материалом. Исключительные способности, неистощимое трудолюбие, умение с помощью одной лишь обыкновенной бритвы готовить тончайшие микроскопические препараты позволили ученому за очень короткий срок – всего два года – изучить половой процесс у 38 видов растений, относящихся к 19 родам. В 1849 г. на основании полученного материала Гофмейстер опубликовал

исследование «Происхождение зародыша явноточных растений», в котором полностью опроверг учение поллинистов и дал наиболее полное для своего времени представление об оплодотворении и, развитии зародыша у растений. Он описал развитие семязпочки и установил существование различных типов ее. Выяснил строение зародышевого мешка, проследил за образованием яйцевого аппарата и видел вторичное ядро зародышевого мешка. Готмейстер обнаружил, что в зародышевом мешке на противоположных концах его к моменту оплодотворения имеются две группы клеток, каждая из которых состоит из трех клеток. Одна из трех клеток, расположенных в верхней части зародышевого мешка, является зародышевым пузырьком, т. е., на современном языке, яйцеклеткой. Из нее после оплодотворения, по мнению Готмейстера, и развивается зародыш. Две другие клетки он назвал клетками-сестрами и отметил, что по мере развития зародыша они обычно исчезают.

Согласно Готмейстеру, три клетки, расположенные на другом, противоположном пыльцевходу, нижнем конце зародышевого мешка – антиподы, принимают участие в переработке питательных веществ для развивающегося зародыша. Эту точку зрения немецкого ученого развивают и некоторые из современных эмбриологов (Поддубная-Арнольди, 1964).



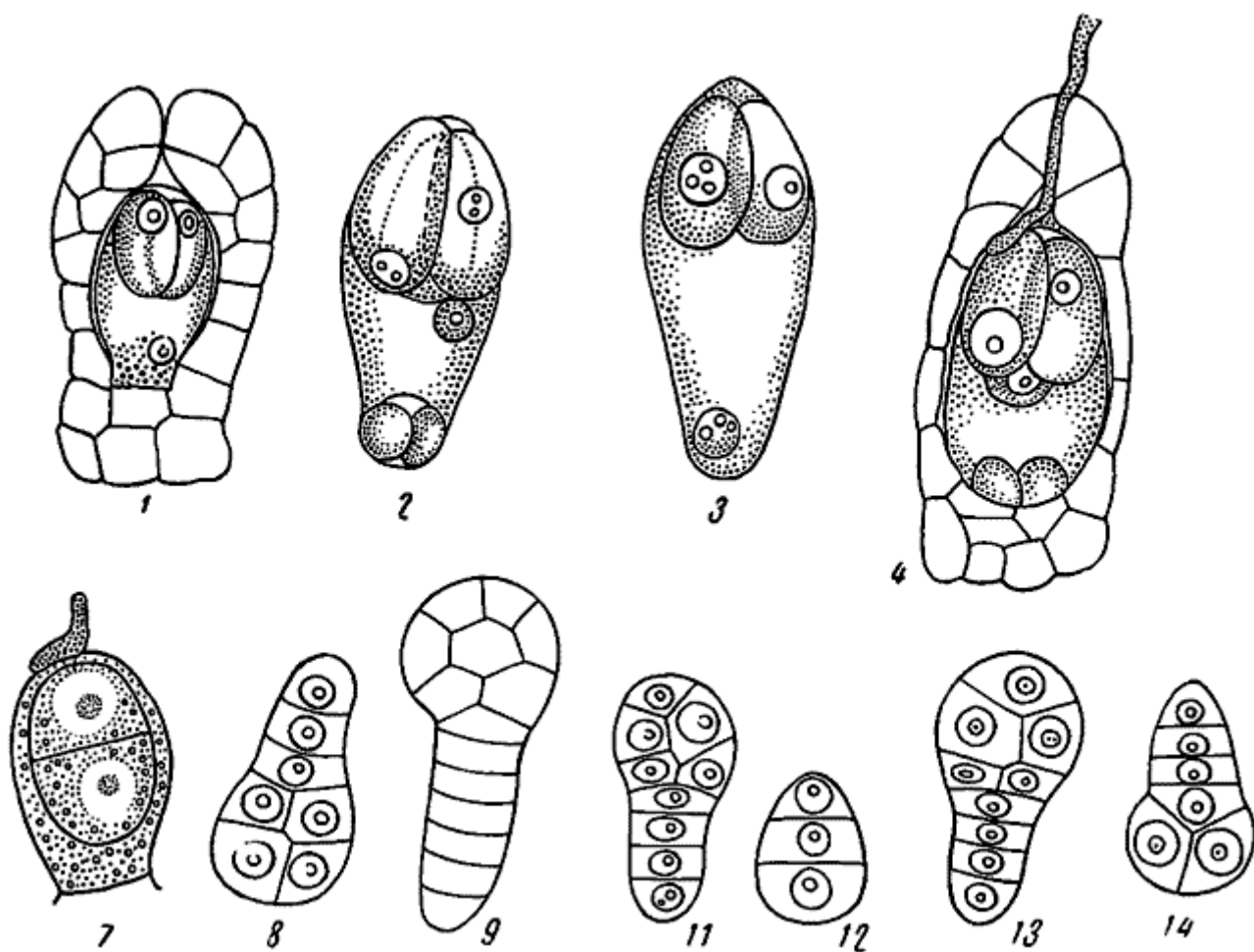
Вильгельм Готмейстер. 1824–1877.

Готмейстер не обошел вниманием и мужские генеративные органы растений и проследил за развитием пыльников и пыльцы, описал их строение. Он наблюдал прорастание пылинки на рыльце пестика в пыльцевую трубку и отметил, что ее содержимое состоит из смеси мелких зернышек с более крупными телами. Готмейстер полагал, что пыльцевая трубка дорастает до зародышевого мешка, но войти в него из-за довольно плотной оболочки мешка не может и лишь прикладывается к ней или же вместе с оболочкой мешка вдавливается внутрь его полости. В силу этого содержимое пыльцевой трубки, по его

представлениям, проникает в зародышевый мешок путем диффузии через оболочку трубки и оболочку зародышевого мешка.

Гофмейстер интересовался судьбой яйцеклетки и после ее оплодотворения. Он установил, что в результате первого деления оплодотворенной яйцеклетки – зиготы – возникают зачаток зародыша и зачаток подвеска. Наблюдая за дальнейшим развитием зародыша, Гофмейстер впервые выделил его первую фазу – появление недифференцированного многоклеточного шаровидного образования, названного им предзародышем. Этот термин употребляется некоторыми ботаниками еще и сегодня. Гофмейстер обратил внимание и на эндосперм, или, как он его называл, питающую зародыш ткань – белок. Он исследовал его строение и развитие и впервые сумел различить два типа эндосперма – ядерный и клеточный.

Работа Гофмейстера благодаря обилию содержащихся в ней новых данных о строении и функциях генеративных органов покрытосеменных растений, благодаря ясности, внесенной ею в вопросы оплодотворения и развития зародыша, обратила на себя внимание всего ученого мира. Взгляды Гофмейстера на возникновение зародыша вскоре были подтверждены другими ботаниками в Германии, Англии, Франции. Спор с поллинистами теперь казался был окончательно разрешен. Однако Шлейден с прежним упорством при активной поддержке Шахта настаивал на достоверности своего учения о поле и возникновении зародыша у растений. При этом в качестве главного доказательства собственной правоты он выдвигал аналогию между пылинкой покрытосеменных и спорой мхов и некоторых папоротникообразных, или, как их тогда называли, высших тайнобрачных. Недостаточно высокий уровень развития эмбриологии покрытосеменных и полное отсутствие научных данных в области эмбриологии архегониальных растений были причиной подобного сравнения. Ученые уже знали, что спора мхов и некоторых папоротникообразных прорастает в заросток, на котором развивается новое растение мха или папоротника. Что же представляет собой заросток, никто точно не знал. Возникали самые нелепые теории. Шлейден и его сторонники говорили, что, если, спора представляет собой зачаток растения, то и внешне похожая на нее пылинка покрытосеменных тоже есть зачаток растения. Все отличие первой от второй состоит, по их мнению, в том, что спора прорастает в заросток, упав на сырую почву, а пылинка способна начать свое развитие только внутри семязачатка. Таким образом, в научный оборот была введена теория о непосредственном росте растительного организма из пылинки.



Зародышевый мешок и первые стадии развития зародыша у *Orchis* и *Cypripedium* по Гофмейстеру. 1849.

Ввиду этого большое значение имело появление в Берлине в 1848 г. книги, посвященной истории развития папоротников. Автор книги ботаник-любитель поляк Лещик-Суминский установил в цикле развития папоротников существование двух фаз – спороносной и половой. На заростке папоротника, который, по его мнению, является промежуточным, но вполне самостоятельным образованием, между спорой и молодым растением папоротника, он нашел половые органы – антеридии со сперматозоидами и архегонии. Это было важным научным открытием. Однако создать правильное представление о роли антеридиев и архегониев в половом процессе папоротника Лещик-Суминский не смог. Под влиянием поллинистов архегонии он принял за голые семязпочки и считал, что зародыш развивается из хвостовой части сперматозоида, проникающего внутрь архегония.

Несмотря на ошибочные толкования, работа Лещика-Суминского сыграла значительную роль в развитии эмбриологии растений, так как приоткрыла завесу таинственности с мира архегонияльных растений и указала пути, которыми следует идти в изучении их полового процесса.

Поллинисты во главе со Шлейденом встретили книгу Лещик-Суминского очень враждебно, ибо ее основное содержание было направлено против их теории о поле у растений. Шлейден утверждал, что мхи, плауны, хвощи и папоротники являются бесполыми растениями, и открытие Лещиком-Суминским антеридиев со сперматозоидами относил к области чистой фантазии. Позднее факт вхождения сперматозоидов в устье архегония папоротника подтвердил петербургский ботаник К.Е. Мерклин.

В поддержку взглядов Лещик-Суминского выступил Гофмейстер. Он высоко оценил

открытие польским ученым на заростке папоротника половых органов и установление в цикле развития этого растения смены двух фаз. Вдохновленный широкими научными перспективами, открываемыми работой Лещика-Суминского, и убежденный в единстве растительного мира, Гофмейстер принялся за капитальное сравнительно-эмбриологическое исследование архегониальных растений. В 1849 г. он уже смог опубликовать первую из работ этой серии.

Гофмейстер исследовал размножение разнospоровых папоротников (*Salvinia* и *Pillularia*) и описал половой процесс у них. Он нашел, что у этих папоротников имеются два вида спор – макро- и микроспоры. Макроспоры дают начало заросткам, на которых развиваются архегонии. Из микроспор возникают заростки, содержащие антеридии со сперматозоидами. Но главное заключалось в том, что именно в этой работе Гофмейстер впервые высказал мысль о гомологии органов у папоротников и мхов и ввел в ботанику понятие о чередовании поколений, которое до того у растений не было известно.

Последующие два года он употребил на экспериментальное подтверждение и дальнейшее развитие этой гениальной идеи. Он вновь взялся за микроскоп и бритву и проделал весьма обширную и трудоемкую работу – изучил циклы развития «от споры до споры», представителей всех типов архегониальных растений: мхов, папоротников, хвощей, плаунов. Из голосеменных остановился на хвойных. До Гофмейстера эмбриологией голосеменных занимались многие ученые и в литературе по этому поводу уже имелись ценные и интересные данные. Что же касается эмбриологии мхов и различных групп папоротникообразных, именуемых тогда высшими тайнобрачными, то здесь достоверные знания отсутствовали, и исследовательскую работу пришлось начинать с самого начала.

У всех типов архегониальных растений Гофмейстер исследовал бесполое и половое размножение, выяснил строение их половых органов, изучил процесс оплодотворения, проследил за образованием спорогониев и развитием спор, наблюдал рассеивание и прорастание последних. Проанализировав весь собранный материал, Гофмейстер сделал величайшее открытие, которое и изложил в книге «Сравнительные исследования над прорастанием, развитием и плодообразованием высших споровых растений и образованием семян у хвойных», вышедшей из печати в 1851 г. Он установил, что мохообразные, папоротникообразные и голосеменные связаны между собой родственной близостью и представляют по существу единую группу растений. Он пришел к выводу, что общей и характерной чертой индивидуального развития этих типов высших растений является правильная смена – чередование – двух поколений – полового и бесполого. Оба поколения, половое и бесполое, отличаются друг от друга формой, способом питания, своими биологическими особенностями. Первое размножается половым путем, второе – спорами.

Листостебельное растение мха, как показал Гофмейстер, представляет собой половое поколение – гаметофит, дающее мужские (антеридии) и женские (архегонии) половые органы. Это половое поколение и доминирует в цикле развития мхов, а бесполое – спорофит в виде коробочки со спорами (спорогоний) занимает второстепенное положение и всегда соединено с гаметофитом. У папоротникообразных Гофмейстер констатировал обратную картину. В их цикле развития преобладает спорофит – сам папоротник, сложно дифференцированное листостебельное растение, приносящее споры. Половое же поколение, представленное заростком с антеридиями и архегониями, является подчиненным. Формы полового и бесполого поколений у разных групп папоротникообразных различны.

Гофмейстер обнаружил, что чередование поколений имеет место и у семенных растений, только здесь оно выражено менее ясно. У семенных, как и у папоротникообразных, доминирует спорофит – все растение, а гаметофит – половое поколение (пыльцевые трубки и зародышевый мешок) – сильно редуцирован и неспособен к самостоятельной жизни.

На основании своих обширных сравнительно-эмбриологических исследований Гофмейстер установил, что половые органы споровых растений гомологичны соответствующим органам семенных растений. Корпускулы голосеменных гомологичны архегониям папоротникообразных и мхов, а их эндосперм, образующийся внутри

макроспоры и не ведущий самостоятельного существования – гомолог заростка папоротника. Зародышевый мешок покрытосеменных растений является гомологом проросшей макроспоры разноспоровых папоротников и голосеменных, а яйцеклетка и синергиды равноценны корpusкулам голосеменных или архегонию папоротникообразных. Пыльник и микроспорангий, пыльца и микроспора – тоже гомологичные *органы*.

Гофмейстер показал, что споровые и покрытосеменные растения, так глубоко отличающиеся друг от друга, связаны между собой генетически. Он нашел, что эту связь, своеобразный «мост» из мира споровых в мир цветковых осуществляют голосеменные растения. Интересно отметить, что аналогичную мысль высказал еще в 1834 г. П.Ф. Горянинов, но не сумел ее обосновать.

Гофмейстер предсказывал, что со временем его учение о связи высших споровых растений с цветковыми через посредство голосеменных получит новые фактические обоснования, что в пыльцевых трубках хвойных, подобно папоротникообразным и мхам, найдут подвижные сперматозоиды. Сам Гофмейстер, в силу низкого тогда уровня микроскопической техники, каких-либо форменных элементов в пыльцевых трубках хвойных обнаружить не смог. Но его научное предвидение, правда, не для хвойных, а для других групп голосеменных растений, блестяще оправдалось. В 1896 г. весть об открытии настоящих снабженных жгутиками сперматозоидов у гинкго (работа С. Хиразе) и у саговника (исследование Икено) пришла из Японии. Годом позже подвижные сперматозоиды в кончике пыльцевой трубки тоже саговника, но из рода *Zamia* были обнаружены в Америке ботаником Уэббером. Еще более веские доказательства в пользу воззрений Гофмейстера доставила в начале XX в. палеоботаника. Английский ученый Д. Скотт путем тонких микроскопических исследований ископаемых растений нашел, что некоторые папоротники каменноугольного периода размножались не спорами, а семенами. Таким образом, идея Гофмейстера о единстве растительного мира получила окончательное подтверждение.

Значение работ В. Гофмейстера для дальнейшего развития ботаники и выяснения эволюции растительного мира.

«Сравнительные исследования» Гофмейстера, опубликованные за восемь лет до появления «Происхождения видов» Дарвина и содержавшие указание на генетическую общность всех высших растений, имели общебиологическое значение. Они поколебали еще державшуюся в биологии догму о постоянстве видов и подготовили умы ученых к принятию эволюционного учения Дарвина.

Труд Гофмейстера оказал влияние не только на развитие эмбриологии и морфологии растений, но и на развитие ботанической систематики.

Гофмейстера справедливо считают «отцом» современной эмбриологии растений. Любопытно, что степень доктора была присуждена ему только в 1851 г. и лишь в 1863 г. перед ним открылись двери научных учреждений. Он был назначен профессором ботаники Гейдельбергского университета и благодаря этому смог, наконец, оставить торговые дела и целиком посвятить себя научной работе.

Эмбриологией архегониальных растений Гофмейстер продолжал интересоваться и после «Сравнительных исследований». На протяжении 1855–1857 гг. он выполнил несколько работ на эту тему. Вместе с тем Гофмейстер не забывал и покрытосеменных растений. Проблема оплодотворения и развития зародыша у этих растений по-прежнему была в центре его внимания. За период с 1856 по 1861 г. Гофмейстер провел ряд сравнительно-эмбриологических исследований по изучению особенностей развития зародыша у представителей некоторых семейств однодольных и двудольных растений. Кроме того, выяснял вопрос о влиянии внешних условий (температуры и влажности) на скорость роста пыльцевых трубок.

Изучение процесса полового размножения низших растений.

С середины XIX в. происходит быстрое накопление знаний о половом размножении низших растений. К отдельным указаниям о наличии органов полового воспроизведения у водорослей и грибов, полученным в первой половине века¹²⁶, постепенно присоединяются и научные представления о сущности полового процесса у этих организмов. Работа с низшими растениями благодаря усовершенствованию микроскопа, оформлению клеточной теории, введению в ботанику метода онтогенеза, значительным успехам в области эмбриологии высших растений и под влиянием запросов сельского хозяйства заинтересовывает теперь все большее число ученых. Исследования грибов и водорослей, направленные ранее на чисто внешнее описание их форм и классификацию, посвящаются теперь изучению биологических особенностей этих организмов.

В 1853 г. знаменитый французский альголог Тюре доставляет науке первое фактическое доказательство существования полового процесса у фукуса и получает ряд гибридов у этой морской водоросли. На концах таллома фукуса Тюре обнаружил оогонии и антеридии и видел, как яйцеклетки, выпавшие в воду из оогония, окружаются массой мелких сперматозоидов.

В ходе дальнейших наблюдений Тюре обнаружил, что сперматозоиды энергично двигались вокруг яйцеклетки, затем прикасались к ней, и только после этого яйцеклетка начинала делиться. Однако не видя слияния сперматозоидов с яйцеклеткой, Тюре не смог уяснить, в чем же состоит сущность самого оплодотворения, и пришел к неправильному заключению, что возможность к развитию яйцеклетка фукуса получает в результате стимулирующего влияния сперматозоидов, которое передается при чисто внешнем контакте.

Помимо исследований с фукусом, Тюре изучил историю развития ряда пресноводных зеленых водорослей, проследил за размножением сине-зеленой водоросли носток, занимался выяснением полового процесса у красных водорослей.

Альгологические работы Тюре дали толчок к изучению полового процесса и у других групп водорослей. Особенно интересны в этом отношении классические исследования известного немецкого ботаника Прингсгейма. Прингсгейм изучил развитие сперматозоидов в антеридиях широко распространенной пресноводной водоросли вошерии и показал, что появление ооспоры есть результат оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом. В 1855 г. Прингсгейм исследовал цикл развития и процесс оплодотворения у эдогониевых водорослей. Он отчетливо наблюдал, как движущиеся сперматозоиды сначала приходили в соприкосновение с яйцеклеткой, затем входили внутрь ее и, наконец, сливались с ее содержимым. Отсюда он сделал вывод, что половой процесс у водорослей состоит не в контактном соприкосновении яйцеклетки со сперматозоидами, как это предполагал Тюре, а в их полном слиянии. Этот правильный вывод был подтвержден и на сцеплянках в 1858 г. соотечественником Прингсгейма – Антоном де Бари.

Прингсгейм исследовал не только оогамный половой процесс, при котором неподвижная крупная яйцеклетка сливается с небольшим подвижным сперматозоидом, но занимался изучением и другой, более примитивной формы полового процесса – изогамией. Он отметил, что процесс попарного слияния одинаковых по внешнему виду, но отличающихся физиологическими свойствами подвижных гамет имеет место у представителя вольвоксовых – пандорины.

¹²⁶ В представлениях о размножении водорослей, грибов и лишайников долгое время отсутствовала определенность и ясность. Нередко в ходу было мнение, что простейшие водоросли и грибы зарождаются самопроизвольно. Первые данные о наличии органов полового воспроизведения у низших растений были получены в начале XIX в. Швейцарский ботаник Вошер в 1803 г. обнаружил антеридии и оогонии у одной из сифоновых водорослей, которую позже Декандоль назвал в его честь вошерией. Образование зигот у спородинии описал в 1820 г. Эренберг. Он же наблюдал под микроскопом за прорастанием спор мукора и развитием мицелия. В 1840 г. Тюре сообщил о наличии сперматозоидов у зеленой водоросли хара.

Изучением оогамного полового процесса на примере сфероплеи в 50-е годы успешно занимался также бреславский профессор Фердинанд Кон.

Интересная работа по выяснению полового процесса у водорослей проводилась в России. Оогамный половой процесс у водоросли *Cilindrocapsa* был детально изучен Л.С. Банковским. Ценные сведения о развитии колониальной водоросли из порядка вольвоксовых – евдорины получил И.Н. Горожанкин (1875). Он установил, что половой процесс у евдорины оогамный. Ученый проследил за онтогенезом этой водоросли и наблюдал за образованием у нее колонии. Горожанкин пришел к выводу, что сперматозоид евдорины гомологичен изогамете пандорины, имеющей, как это показал еще Прингсгейм, изогамный половой процесс.



Антон Де-Бари. 1831–1888.

На примере хламидомонады, обитателя мелких водоемов и луж, Горожанкин впервые описал вторую форму полового процесса – гетерогамия – попарное слияние различных по величине, подвижных гамет.

Таким образом, в 50-70-е годы XIX столетия был получен обширный и ценный материал для познания истории развития и процесса размножения различных групп водорослей.

В эти же годы внимание ученых, как уже отмечалось, стала привлекать к себе и другая обширная группа низших растений – грибы, о размножении которых до середины XIX в. почти ничего не знали¹²⁷. Так, например, считали, что паразитирующие на растениях грибы возникают из тканей растения-хозяина.

В 1846 г. историю развития грибницы у представителя оомицетов – ахалии выяснял

127 Л.И. Кирсанов. Микология. М., 1940, стр. 416–457.

русский ботаник Л.С. Ценковский. Изучением развития грибных организмов много занимались братья Л. и Ш. Тюлан. Луи Тюлан первоначально готовил себя к деятельности адвоката, но затем увлекся ботаникой и посвятил ей всю жизнь. Л. Тюлана считают одним из основоположников онтогенетического направления в микологии. До него ученые интересовались лишь описанием форм грибов и их классификацией. Изучением же онтогенеза и циклов развития грибов никто специально не занимался. Л. Тюлан первым проследил историю развития спорыньи, головневых, ржавчинных, мучнеросых и других грибов. Он наблюдал за прорастанием спор и указал на их значение для размножения грибов. Л. Тюлану принадлежит очень важное научное открытие. Он установил, что один и тот же вид гриба в течение жизненного цикла может образовывать разные спороношения, изменяя при этом и свой внешний вид. Это явление Л. Тюлан назвал плеоморфизмом у грибов и подтвердил его микроскопическими исследованиями.

Значительных результатов в изучении проблемы пола и полового процесса у грибов достиг немецкий ученый, основоположник современной микологии и фитопатологии Антон де Бари.

Научную деятельность де Бари начал очень рано, еще будучи студентом-медиком. В 22-летнем возрасте сделал свое первое научное открытие. Он установил грибную природу головни и доказал, что паразитные грибы не следствие, а причина болезни растений.

Так же, как и Тюлан, де Бари развивал в микологии онтогенетическое направление и проделал большую работу по изучению циклов развития представителей миксомицетов, оомицетов, зигомицетов, сумчатых, головневых, ржавчинных, высших базидиальных грибов. Он создал первую филогенетическую систему грибов.

Де Бари открыл половой процесс у фикомицетов и сумчатых грибов. У представителей семейств сапролегниевых и пероноспорных проследил за образованием и развитием половых органов – оогониев и антеридиев и описал процесс оплодотворения (1861). Он наблюдал за внедрением оплодотворяющего отростка антеридия в оогоний и яйцеклетку. Однако сам процесс оплодотворения он в эти годы представлял еще неправильно. Он считал, что оплодотворение у пероноспорных и сапролегниевых происходит диффузионным путем через замкнутую оболочку оплодотворяющего отростка антеридия. Аналогичным образом, т. е. через замкнутый конец пылевой трубки, трактовалось тогда и оплодотворение у семенных растений. Позже под влиянием работ И.Н. Горожанкина о половом процессе у хвойных де Бари пересмотрел свои прежние воззрения и установил у фикомицетов переход содержимого оплодотворяющего отростка антеридия в яйцеклетку.

Де Бари впервые указал на половую природу плодовых тел сумчатых грибов. Изучив развитие плодового тела с ранних стадий его заложения, он открыл уже имеющиеся там половые органы – женский – архикарп, названный им аскогоном, и мужской – полинодий (по современной терминологии, антеридий). Де Бари пришел к заключению, что в плодовое тело с сумками может развиваться не только в результате оплодотворения, но в ряде случаев и из неоплодотворенного аскогона, т. е. путем апомиксиса. Результаты своих многолетних исследований по сравнительной морфологии и биологии почти всех групп грибов и бактерий де Бари изложил в Монографии, которая вышла в свет в Лейпциге в 1884 г.

Онтогенетическое направление, заложенное, в микологии трудами де Бари, продолжали О. Брефельд, Э. Шталь и другие в Германии, М.С. Воронин, О.В. Баранецкий, А.А. Ячевский в России, Э. Фишер в Швейцарии.

Особенно серьёзное влияние на разработку проблемы пола у грибов оказал М.С. Воронин. Он исследовал историю развития сумчатых грибов и обнаружил, что у их представителя – *Ascobolus pulcherrimus* при упрощенном половом процессе женский половой орган представлен многоклеточным образованием, имеющим вид толстой изогнутой гифы. Этот орган впоследствии был назван в его честь воронинской гифой.

Упрочение представлений о половом процессе у растений.

Сравнительно-эмбриологические труды Гофмейстера по архегониальным и покрытосеменным растениям и открытие полового процесса у низших растений (водорослей и грибов) еще более пошатнули и без того уже разрушенное здание теории Шлейдена, утверждавшей, что половая дифференциация в мире растений отсутствует. Окончательный же удар воззрениям поллинистов был нанесен в 1856 г. исследованиями Л. Радлькофера по оплодотворению у явнобрачных. Радлькофер полностью подтвердил данные Амичи и Гофмейстера относительно возникновения зародыша у покрытосеменных растений. На большом экспериментальном материале по эмбриологии многочисленных представителей из самых различных семейств цветковых растений – молочайных, заразиховых, колокольчиковых, норичниковых и других – он отчетливо показал, что зародыш возникает не из кончика пыльцевой трубки, как это утверждали поллинисты, а под ее воздействием из зародышевого пузырька, существующего к моменту оплодотворения внутри зародышевого мешка.

Своими точными микроскопическими исследованиями Радлькофер немало способствовал и выяснению вопроса о происхождении подвеска. Он доказал, что подвесок не является продолжением пыльцевой трубки, как это думали некоторые ботаники, а представляет собой новое образование, возникшее из оплодотворенной яйцеклетки.

В 1856 г. Шлейден и Шахт, убедившись в ошибочности своих суждений, признали, наконец, себя побежденными: Шлейден под влиянием изысканий своего бывшего ученика Радлькофера и открытия Прингсгеймом полового процесса у водорослей; Шахт же после тщательного исследования строения семязачатка и процесса оплодотворения у гладиолуса. Шлейден вскоре после этого оставил исследовательскую работу в области ботаники, покинул Иенский университет и занялся научно-популяризаторской деятельностью.

Таким образом, с поллинизмом, существование которого в эмбриологии растений затянулось на целых 20 лет, было покончено. Возникновение зародыша из оплодотворенной яйцеклетки, а не из кончика пыльцевой трубки было доказано. Взгляд на оплодотворение растений как на слияние мужских и женских половых элементов стал господствующим. Вопрос о существовании пола и полового процесса у растений получил свое окончательное разрешение и с этого времени больше не дискутировался.

Глава 18 Систематика растений

Принципы естественной систематики; «сродство» и «родство».

К началу XIX в. стало совершенно очевидно, что искусственные системы отжили свой век и не могут удовлетворять растущих требований науки. Если искусственные системы и были по-прежнему полезны для определения растений (в форме «ключей» искусственные системы сохранились и до наших дней), то достигнутому уровню теоретических знаний они уже не соответствовали. К тому времени выкристаллизовывались такие группы, как сложноцветные, крестоцветные, зонтичные и т. д., а это вело к тенденции располагать и остальные группы по их взаимному «сродству».

Понятие «сродство» тогда определяли как ближайшее сходство между организмами, которое устанавливали по совокупности существенных признаков строения. В противоположность «сродству», приспособительное сходство отодвигается на задний план, как несущественное. Системы, построенные на такой основе, называли естественными. Они были крупным шагом вперед по сравнению с искусственными системами. Противопоставляя «сродные» и «сходные», или «подобные», формы (такое противопоставление встречается в

первой половине XIX в. у ряда ботаников, в частности, оно ярко выражено в работах М.А. Максимовича), систематики интуитивно нащупывали за внешними признаками внутреннюю связь между различными формами. Еще позднее, в XX в. появились попытки найти единообразие в кажущемся хаосе приспособительных свойств и построить наравне с классификацией таксонов классификацию жизненных форм.

Уже в период наибольшего расцвета искусственной систематики (см. главы 5 и 9) многими биологами осознавалась ее недостаточность и предварительный характер, в силу которого она была пригодна только для первоначального «приведения в порядок» накопленных знаний. Первые намеки на отражение существующих объективно в природе биологических групп имеются уже у Чезальпино, которому удалось применить к систематике растений разработанный Аристотелем и средневековыми логиками логический аппарат и фиксировать основные таксономические категории («вид», «род» и т. д.), а также в системе Дж. Рея, которая в ряде важных моментов послужила предшественницей системы Жюссье. Однако в течение следующего столетия идеи естественной систематики, развитые Реем, не были подхвачены. Наоборот, они были оттеснены на задний план потребностями описания новых видов. Только после того, как искусственная систематика достигла своей кульминации у К. Линнея, создались условия для углубления в естественную систему, наброски которой даны уже самим Линнеем в его «Философии ботаники».

В настоящее время разные авторы вкладывают в термин «естественная система» неодинаковое содержание. Так, Б.М. Козо-Полянский резко противопоставляет естественные системы филогенетическим. По мнению других, естественная система значит то же, что филогенетическая. Так, А.А. Еленкин писал: «Для нас понятие естественной системы есть лишь синоним филогенетической, совпадающей с понятием генеалогического древа»¹²⁸. Однако А.А. Еленкин находил между ними и определенные различия, считая, что естественные системы являлись несовершенным, неопределенным предвосхищением филогенетической.

Ключ к пониманию того, что авторы XVIII – первой половины XIX в. имели в виду, когда говорили о естественной системе, лежит именно в том толковании, которое они давали термину «сродство». Их высказывания нередко воспринимаются современным читателем так, как если бы они говорили о филогенетическом родстве; однако не следует забывать, что родство, или «сродство», в их толковании обычно не было связано с представлением о происхождении от одного предка. Вместе с тем обсуждение различий между методами искусственной и естественной систематики, так или иначе, переплеталось с проблемой развития, поскольку сам предмет и задачи систематики объективно подводили к вопросу о связях различных групп органического мира между собой. В силу этого при рассмотрении сочинений по систематике легко впасть в ошибку и чисто систематические сопоставления принять за попытки филогенетических построений.

Однако стремление избежать подобной ошибки не должно мешать видеть значение успехов систематики для утверждения эволюционной идеи, независимо от того, насколько ясно представлял себе тот или иной систематик, что отмечаемые им связи различных органических форм в своей основе имеют единство происхождения, поскольку каждое разумное систематическое сближение давало материал и приближало постановку вопроса о внутренней причине, позволяющей группировать формы в естественные группы.

Таким образом, понятие «сродства» вело к попыткам построения естественной системы, но подлинно естественная система в рассматриваемый период не была, да и не могла быть разработана. Предстояла еще обширная работа по углублению понятий «сродства» и гомологии, чтобы придать им реальный и объективный смысл.

Целью, к которой стремились авторы многочисленных естественных систем, было по возможности полное отображение существующих в природе связей между различными биологическими группами, объединение их во всеобъемлющую иерархию соподчиненных таксонов и выявление степени близости этих таксонов друг к другу. Отсюда часто встречавшееся в этот период сравнение системы организмов с географической картой.

Связи и соотношения таксонов обычно понимались как раз навсегда данные и статичные, отражающие некий неподвижный «план», лежащий в основе природы. Однако эти концепции явились необходимым этапом для появления и развития в дальнейшем филогенетической систематики. Впрочем, для изображения системы организмов привлекались и другие образы, например, «лестница существ», ячеистая сеть. Позднее выдвигалось формальное сравнение системы организмов с «родословным» древом (Л. Окен, А. Бунге, Э. Эйхвальд), однако и это само по себе не дает оснований рассматривать соответствующие классификации первой половины XIX в. как филогенетические.

То, что создание «естественной системы» являлось насущной проблемой уже во второй половине XVIII в.¹²⁹, подтверждается появлением в этот период одновременно или один за другим множества построений аналогичного типа, начиная с «фрагментов естественной системы» у Линнея; сюда следует отнести, в частности, «Роды растений» А. Жюссье (1789) и более раннюю, но оказавшую в то время меньшее влияние работу М. Адансона «Семейства растений» (1763). М. Адансон стремился положить в основу «естественной системы» количественный подсчет признаков. Эта идея сама по себе была прогрессивной, потому что способствовала объективности в построении системы, но для последовательного проведения количественного подхода в то время, конечно, не было еще накоплено достаточного материала.

Система О.П. Декандоля и другие системы растений в первой половине XIX века.

Естественная систематика раньше других отраслей биологии проникла в ботанику; период естественных систем был открыт в 1789 г. классификацией А.Л. Жюссье. В те же годы создал свою систему растений Ламарк, перестроивший ее в 1803 г. Характеристика этих систем дана в главе 5. Следует отметить, что, несмотря на все свое эволюционное значение, классификация Ламарка не получила такого широкого распространения, как система Жюссье, ибо последняя была более детализирована и удобна для применения в ботанической практике.

Следующим шагом в развитии и оформлении естественной систематики явилась система О.П. Декандоля, которая была предшественницей системы Бентама и Гукера и также филогенетических систем Ч. Бесси и М.Г. Попова. Построение системы О.П. Декандоля в значительной мере напоминает первую систему Ламарка.

Система Декандоля, впервые была опубликована в его книге «Элементарная теория ботаники» (1813) и затем положена в основу наиболее полного по тому времени описания систематического состава растительного покрова Земли «Предварительная система растительного царства» (выходило в течение почти полувека, с 1824 по 1873 г.).

Частично система Декандоля была основана на анатомических представлениях того времени (деление на *Exogeneae* – двудольные и *Endogeneae* – однодольные). Ее общий вид:

	I. Vasculares	II. Cellulares
1. Exogenae	2. Endogenae	1. Follaceae
a) Diploclamidaeae	a) Phanerogamae	2. Aphyllae
Thalamiflorae	b) Cryptogamae	
Calyciflorae		
Corolliflorae		
b) Monochlamydeae		

Весьма важным моментом в системе Декандоля было помещение двудольных в начале покрытосеменных, а многолепестных – в основание системы двудольных (таким образом, система Декандоля относится к так называемым «нисходящим», в отличие от «восходящей» системы Жюссье). Как оказалось впоследствии, взгляды Декандоля предвосхитили важнейшие положения ведущих филогенетических систем растений XX в. – монофилетизм покрытосеменных, их происхождение от многоплодниковых, вторичность «простоты» однопокровных. Однако следует помнить, что сам О.П. Декандоль отнюдь не истолковывал свою классификацию как филогенетическую, и многие из его сторонников понимали его систему в смысле, противоположном указанному – они предполагали, в частности, что поставленные им в начале системы многоплодниковые помещены туда не в силу всей примитивности, а наоборот, ввиду их «совершенства».

В числе авторов первых естественных систем растений следует упомянуть также англичанина Дж. Линдли и русского ботаника П.Ф. Горянинова, создавших в 20-40-е годы XIX в. классификации, основанные на системе Жюссье. Горянинов разделяет растения на четыре «области»:

- I. Sporophorae («крупинчатые», т. е. споровые);
- II. Pseudospermae («ложносеменные», т. е. голосеменные);
- III. Coccospermae (однодольные);
- IV. Dicotylédones. Euspermae (двудольные).

Это была первая система, в которой голосеменные выделены из цветковых растений, а последние получили современный объем (две последние области).

В течение первой половины XIX в. были заложены также основы классификации ископаемых растений с применением бинарной номенклатуры Линнея. Здесь надо упомянуть, прежде всего, А. Броньяра¹³⁰, К. Штернберга, Э. Шлотгейма. В России первые руководства и исследования по палеоботанике были выполнены Я.Г. Зембницким, а позднее Э.И. Эйхвальдом и К.Е. Мерклином, давшим в своем «Palaeodendrologicon rossicum» (1855) анатомический и таксономический обзоры ископаемых древесин. Вклад, внесенный палеоботаническими исследованиями, представляет неотъемлемую часть систематики растений; накопленная в течение первой половины и середины XIX в. информация о прошлом растительного мира позволила обосновать позднейшие филогенетические схемы конкретным, непосредственно наблюдаемым материалом.

Особняком среди первых естественных систем стоят натурфилософские классификации, созданные в начале XIX в. под влиянием взглядов Шеллинга и других. Среди натурфилософских классификаций наиболее влиятельной была система Окена, основанная на принципе параллелизма между отдельными частями растительного и животного организмов и систематическими группами соответственно растительного и животного

¹³⁰ Броньяр, исходя из принципов «восходящей» системы Жюссье, разработал самостоятельную классификацию растений (1843). Он первый ввел название «покрытосеменные» (Angiospermae), но ошибочно объединил их с голосеменными в один класс «двудольных». Для классификации однодольных он употребил важный признак – наличие или отсутствие эндосперма в семени (Albuminosae и Exalbuminosae).

царств.

Систематические группы (классы и др.) Окен выделял, во-первых, на основании пропорции, в которой соединены различные элементы, во-вторых, на основании их гипотетического соответствия отдельным органам. Многие натурфилософские обобщения Окена оказываются с современной точки зрения лишены смысла. Например, паренхиме растения соответствует, по его мнению, земля как «элемент», проводящим сосудам – вода, а спиральным сосудам – воздух.

Предлагались и другие принципы классификации, но многие из них оказались неудачными. В частности, австрийский ботаник Эндлихер (введший, между прочим, деление на *Thallophyta* и *Cormophyta*) в 1836–1840 гг. предложил делить сосудистые растения по способу роста на *Amphibrya* (11 «классов» однодольных), *Acramphibrya* (двудольные; растут как верхушкой, так и в толщину) и *Ascobrya* (мхи, папоротникообразные; верхушечный рост). Не удержалась и система А. Брауна, опубликованная его учеником Ашерзоном в 1864 г. В ней растения разделены на три «ступени» согласно различиям в чередовании поколений: «зародышевые» (водоросли, грибы, мхи), все вегетативное тело которых якобы соответствует эмбриону (а точнее гаметофиту) сосудистых растений; *Cormophyta* (не в современном понимании, поскольку включает только так называемые «тайнобрачные сосудистые»; в представлении Брауна их тело соответствует «стеблю»); *Anthophyta* (цветковые).

Однако работа систематиков дофилогенетического периода принесла свои плоды. Они подготовили материал для филогенетических классификаций. Так, система Брауна послужила исходным пунктом для эволюционной системы Эндлихера-Энглера; при этом натурфилософское обоснование (соответствие органов и таксонов) было опущено, но были приняты, например, деление двудольных на безлепестные, спайнолепестные и раздельнолепестные, а также порядок расположения этих таксонов и т. д. Эти группы вошли и во многие позднейшие филогенетические классификации, хотя уже в виде «уровней развития», а не таксонов. Систематика первой половины XIX в. оставила филогенетической систематике растений богатое наследство: были установлены (хотя далеко не всегда получили адекватное истолкование) многие родственные связи, накоплены требующие объяснения факты внутренней общности растительных групп, определен объем важнейших таксонов.

Глава 19

Формирование основных проблем физиологии растений

В первой половине XIX в. в центре внимания физиологов по-прежнему оставался вопрос о питании растений. Уже в самом начале века четко обозначились взаимоисключающие представления о водном, воздушном, гумусовом и минеральном питании растений.

Теория водного питания растений все еще продолжала удерживаться в науке. В 1800 г. Берлинская Академия наук удостоила премии работу Шрадера, который утверждал, что растения образуют имеющиеся у них минеральные вещества из воды в процессе роста с помощью «жизненной силы».

Главная причина медленного развития физиологии растений состояла в том, что в начале XIX в. лабораторий по изучению жизнедеятельности растений практически не существовало и различные фитофизиологические вопросы решались преимущественно путем рассуждений. Кроме того, на ход этих рассуждений отрицательное влияние оказывали распространенные в то время виталистические взгляды. Лишь очень немногие ученые тех лет пытались поставить изучение физиологии растений на экспериментальную основу. Первым из них был Н. Соссюр. Он по существу совершил переворот в этой области знаний, но не был должным образом оценен современниками.

Вопросы воздушного и почвенного питания растений в трудах Н. Соссюра.

Уроженец Женевы, сын крупного физика и выдающегося педагога, Соссюр обладал незаурядными научными и литературными способностями и активно участвовал в общественной жизни. На его научных работах сказался дух той свободы, которая к началу XIX в. царила в Женеве. В своих исследованиях Соссюр опирался на работы Лавуазье, Ингенхауза и Сенебье, но пошел значительно дальше их, явившись предшественником новой школы физиологии растений, которая позже выдвинула Буссенго, Либиха и Сакса. Капитальный труд Соссюра «Химические исследования растений» (1804) содержал многочисленные опытные данные и выводы о различных сторонах жизнедеятельности растений и прежде всего об их питании – воздушном и почвенном.

Центральное место в монографии Соссюра занимал вопрос о значении для жизни растений углекислого газа. Разработав новую методику количественного анализа газообмена при воздушном питании растений, он установил равенство объемов поглощенной углекислоты и выделенного кислорода и нашел, что избыток углекислоты свыше 8 % так же вредно действует на растение, как и отсутствие ее. Соссюр внес некоторые исправления в данные Сенебье о форме потребления углекислоты, утверждая, что она усваивается растением непосредственно из атмосферы в газообразном состоянии и что для этого вовсе не требуется предварительное растворение углекислого газа в почвенной или атмосферной воде. При этом Соссюр также не отрицал возможности использования углерода органических соединений почвы. Соссюр был первым исследователем, который вначале путем расчетов, а затем и экспериментально доказал участие в синтезе органических веществ растений при воздушном питании не только CO_2 , но и воды. После его работ стало ясно, что растения в процессе воздушного питания под воздействием солнечного света синтезируют органические вещества из воды и углекислого газа атмосферы.

Новое слово сказал Соссюр и по вопросу о почвенном питании растений. Он выступил против мнения, которым довольствовались его предшественники и современники, что минеральные вещества, обнаруживаемые в золе сгоревших растений, не имеют для них никакого значения. Опытным путем им было показано, что растения, выращенные в дистиллированной воде в отсутствии минеральных веществ, не могли нормально расти и развиваться, и что в природных условиях растения черпают из почвы не только зольные вещества, но и нитраты. Соссюр показал также, что корни поглощают из раствора как нужные, так и ненужные растению вещества, например яды, опровергнув тем самым прежние идеи абсолютной избирательной способности растений. Вместе с тем он констатировал, что минеральные вещества поглощаются растением не в той пропорции, в какой они находятся в почве. Для доказательства этого он проделал опыт, который показал, что из питательных растворов одни минеральные вещества поглощаются в большем, другие – в меньшем количестве. Соссюр вновь обратил внимание на тот известный со времени Гейлса факт, что корни поглощают гораздо больше воды, чем нужно для питания растений, а также отметил, что усваиваемый растениями минеральный раствор очень слаб. Ему принадлежит и мысль о том, что водород поступает в растение не из воздуха, а из почвы. Соссюр был также пионером в разработке учения о количественной избирательности поглощения веществ растением и представлений о дыхании, о чем подробнее будет сказано ниже.



Никола Теодор Соссюр. 1767–1845.

Итак, в работах Соссюра нашли блестящее завершение исследования по воздушному питанию растений, начатые в XVIII в. Им была установлена необходимость этого процесса для жизни растений и выяснены его основные факторы. В то же время Соссюр явился по существу основоположником учения о минеральном питании растений. Опытным путем он доказал необходимость зольных элементов для их нормального роста и развития. Однако ясные и убедительные доводы женеvского исследователя о существовании у растений воздушного и минерального питания вскоре натолкнулись на недоверие, а затем и вовсе были забыты. Причиной тому послужило одностороннее увлечение ученых и практиков земледелия гумусовой теорией питания, согласно которой все необходимые для роста и развития вещества растения получают из перегнойной почвы.

Гумусовая теория питания.

Гумусовая теория возникла еще в конце XVIII в. К ней привело обнаружение зависимости плодородия почвы от количества перегноя (гумуса). Однако широкую популярность эта теория получила лишь в начале XIX в. благодаря широкой пропаганде немецким агрономом А.Д. Тэером (1800), который считал увеличение количества перегноя в почве основным условием поднятия урожайности. Что касается минеральных веществ, то, по его мнению, они могли способствовать лишь усвоению растением перегноя. Плодородие почвы Тэер определял в «градусах» и считал, что оно значительно повышается от внесения навозных удобрений и от пребывания почвы под паром. Кроме того, он полагал, что одни сельскохозяйственные растения преимущественно истощают гумус почвы и тем самым понижают ее плодородие, а другие, наоборот, повышают его.



Альбрехт Тэер. 1752–1828.

Представления Тэера о питании растений, как и большинства современных ему ботаников-физиологов, опирались не на экспериментальные исследования, а на соображения, высказанные предшественниками. И хотя ему были известны исследования Сенебье и Соссюра, наблюдения и выводы Гассенфратца увели его в сторону от правильного решения вопроса. Определяя углерод в семенах и в выращенных из них на питательных водных растворах проростках, Гассенфратц всегда констатировал его убыль. Эту убыль он объяснял отсутствием при прорастании перегноя, из которого проросток мог бы черпать добавочное количество углерода. Таким образом, верно подмеченный факт получил неверное объяснение. В действительности же падение содержания углерода связано с недостаточной ассимиляционной деятельностью проростка в условиях неправильно составленной питательной смеси водной культуры.

Хотя некоторые ученые 20-30-х годов XIX в. (Н. Соссюр в Швейцарии, К. Шпренгель в Германии, Ж. Буссенго во Франции, Г. Дэви в Англии, М.Г. Павлов, А.Л. Ловецкий и С.М. Усов в России) не разделяли полностью взглядов Тэера, считая, что источником питания растений не могут служить только какие-либо отдельные вещества (вода, воздух или перегной), они не могли изменить положительного отношения широких научных кругов к гумусовой теории. Более чем 30-летнее господство гумусовой теории и безоговорочное признание всех ее положений не могло не сказаться отрицательно на изучении питания растений. В итоге существование у растений воздушного питания было отвергнуто. Так, Л. Тревиранус в своей двухтомной «Физиологии растений» (1835–1838) рассматривал выделение листьями кислорода как явление, не имеющее ничего общего с процессом питания растений. Это мнение разделял и один из наиболее крупных и передовых ботаников того времени Шлейден.

Об уровне воззрений на значение минеральных веществ свидетельствует повторное выдвижение Геттингенской Академией в 1836 г. конкурсной темы Берлинской Академии (1800), в которой вновь ставился вопрос, являются ли неорганические элементы, обнаруживаемые в растениях, настолько важными составными частями вегетирующего организма, что он нуждается в них для своего нормального развития? Однако ответ, данный на него Вигманом и Польсторфом в 1842 г., был иным, нежели в 1800 г. Его характер станет яснее после ознакомления с работами Ю. Либиха о минеральном питании растений.

Значение работ Ю. Либиха и его последователей для развития теории минерального питания.

В 1840 г. в Британской ассоциации выступил уже известный тогда немецкий химик Ю. Либих с докладом о состоянии органической химии. Его доклад включал основные положения книги «Органическая химия в ее приложении к земледелию и физиологии», вышедшей в том же году (при жизни Либиха она издавалась семь раз, не считая переводов). Написанная популярно, блестящим языком, наполненная острой и смелой полемикой, книга привлекла всеобщее внимание к проблеме питания растений и произвела огромное впечатление в научном мире и среди земледельцев. Тонкий сарказм, с которым Либих высмеивал сторонников гумусовой теории, сделал то, чего не могла сделать логика экспериментов Соссюра и Буссенго. Однако Либих отрицал значение гумуса не полностью, он оставлял за ним роль источника почвенной углекислоты, которая, ускоряя процесс выветривания силикатов, якобы подготавливает растениям неорганическое питание.

Справедливо подчеркивая большое значение для жизни растений минеральных удобрений и отвергая какую бы то ни было возможность усвоения корнями готовых органических веществ, Либих, однако, недооценивал значение азота. Он считал, что пищу растений составляют только неорганические соединения почвы и воздуха. Воздух поставляет растению углерод в составе углекислого газа, азот поступает из аммиака, водород и кислород – из воды, а остальные элементы – калий, кальций, сера и фосфор – из почвы; и если запасы углерода и водорода неисчерпаемы, то почва нуждается в пополнении минеральных веществ по мере их потребления.



Юстус Либих. 1803–1873.

Особенно упорно и красноречиво Либих настаивал на необходимости возврата в почву минеральных веществ, считая это основным законом агрохимии («закон возврата»). Он полагал, что в почву должны быть в первую очередь возвращены те вещества, запасы которых наиболее истощены. Внесение любых других веществ не дает прироста урожая, пока не будет устранен недостаток соединения, содержащегося в минимальном количестве. Эта рекомендация была названа «законом минимума». На необходимость возврата минеральных веществ прежде указывали Палисси, Шпренгель и другие, но никто не отстаивал своих взглядов с такой убедительностью, последовательностью и страстностью, как Либих.

По мнению Либиха, наибольшее внимание следует уделять фосфорным удобрениям, которые потребляются растением для образования семян. После уборки урожая почва теряет значительное количество фосфатов, и оно не восстанавливается при внесении навоза. Поэтому Либих рекомендовал пользоваться, особенно в зерновых хозяйствах, фосфатными удобрениями, например, в форме молотых костей скота. Предложение Либиха явилось толчком к развитию суперфосфатной промышленности на базе ископаемых фосфоритов.

Либих разработал способ заводского получения смеси удобрений, которая, по его мнению, должна была содержать все необходимые для растений вещества. Для того чтобы легкорастворимые калиевые соли не вымывались из почвы дождем, он включил в эту смесь труднорастворимый сплав углекислого калия с углекислым кальцием. По этой причине, а также из-за того, что он не учитывал, в какой форме необходим водород, патентованное Либихом удобрение оказалось неэффективным. В связи с этим его учение о минеральных удобрениях было поставлено под сомнение. Физиологи растений, в частности Буссенго, указали Либиху на ряд его ошибок, связанных с недооценкой роли органического азота. Между ними разгорелся спор.

Успешному разрешению спора способствовали экспериментальные исследования, проведенные в 40-х годах. В 1842 г. Вигман и Польсторф, возродившие количественный метод Соссюра в изучении питания растений, дали ответ на конкурсный вопрос, выдвинутый Геттингентской Академией в 1836 г. Пользуясь методикой водных культур, они еще раз показали, как хорошо развиваются растения на питательных растворах, содержащих минеральные соли, и насколько сильно отстает рост и развитие тех из них, которые выращиваются на дистиллированной воде. Анализ последних показал, что содержание в их золе минеральных веществ сводится к минимуму. Из своих опытов Вигман и Польсторф сделали следующие выводы: 1) растения, которые могут некоторое время развиваться за счет неорганических элементов семени, перестают расти, когда этот запас становится минимальным; 2) неорганические элементы растения не являются продуктами жизни растений или производными неизвестных элементов органических соединений и 3) количество минеральных веществ в растении не увеличивается в процессе внутренней жизнедеятельности растений; все то количество, которое повышает его содержание в семени, приобретает из внешней среды.

Предметом изучения стал также процесс поступления веществ из почвы в растение. Итальянец Тринчинетти (1843) подтвердил, что растение поглощает определенное, а не любое количество веществ, находящихся в растворе. Он установил также, что растения различных видов, произрастающие на одних и тех же почвах, поглощают минеральные вещества не в одинаковой степени. Таким образом, представления Соссюра о поглощении минеральных веществ были проверены экспериментально лишь через 40 лет.

К середине XIX в. было установлено, что растениям необходимы в значительных количествах такие зольные элементы, как калий, кальций, магний и железо, а также азот, сера, хлор и фосфор. Выявить же те элементы, которые не нужны растению, оказалось делом более трудным и долгим. В немалой степени наука обязана этим К. Шпренгелю, который, несмотря на ограниченные средства, в 30-х годах в небольшой сельскохозяйственной академии Регенвальда близ Штеттина провел серию опытов по минеральному питанию растений, показав, что не все зольные элементы, находящиеся в растениях, являются питательными веществами и что необходимые минеральные питательные вещества не могут быть заменены никакими другими родственными элементами.

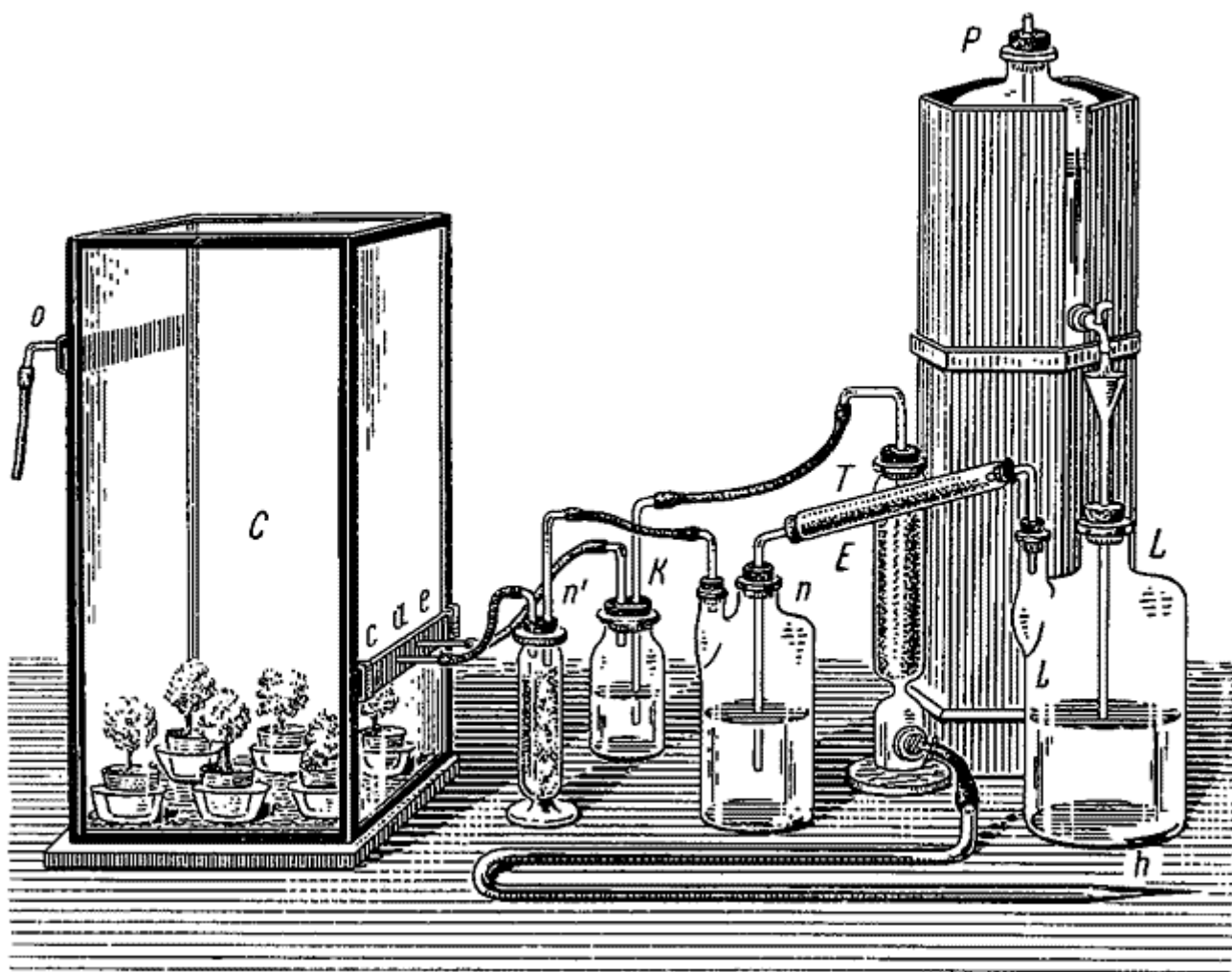
Азотное питание растений.

Не менее существенные сдвиги произошли в 40-х годах и в представлениях об азотном питании растений. Еще из опытов Соссюра было известно, что растения неспособны усваивать свободный азот воздуха, поэтому большинство ученых, в том числе и Либих, считали, что растения поглощают азот из растительных и животных экстрактов и из аммиака воздуха. Однако несостоятельность последнего предположения становилась все более очевидной, так как расчеты показывали, что количество аммиака и других азотных соединений в воздухе очень невелико, и оно не может удовлетворить потребность растений в азоте.



Жан Батист Буссенго. 1802–1887.

Решение этого запутанного вопроса наметил французский агрохимик Ж. Буссенго с помощью точных экспериментов. Во время службы в Южной Америке его внимание привлекло удивительное плодородие перуанских и чилийских почв на песчаном, казалось бы, совсем бесплодном побережье Тихого океана. Он отметил особенно высокие урожаи кукурузы и других культур на тех участках, которые посыпались порошкообразной массой гуано. Химический анализ этого удобрения показал, что оно почти полностью состояло из аммиачных солей. Способность гуано сильно повышать урожайность различных культур скоро получила широкую известность, особенно в Англии. Первое судно, груженное этим удобрением, прибыло в Лондон в 1840 г. С тех пор для Перу, особенно богатой этим удобрением, торговля гуано стала важнейшей статьей национального дохода.



Установка Буссенго для изучения усвоения растениями азота.

Возвратившись на родину, Буссенго создал в 1836 г. в своем небольшом имении Бехельброн в Эльзасе агрономическую станцию и с увлечением стал проверять то, что наблюдал в природе. Для изучения отношения растений к свободному атмосферному азоту он разработал метод песчаных культур. Пшеница, овес и подсолнечник выращивались на промытых в серной кислоте и предварительно прокаленных песке, кварце и грубо размолотой пемзе. Опыты велись в сосудах, лишенных малейших примесей аммиака. Питательная смесь состояла из воды, золы и навоза. В нее помещались зерна, тщательно промытые дистиллированной водой. При таких условиях выращивания пшеница, овес и подсолнечник не давали никакого прироста азота. Буссенго отметил также, что и бобовые растения не давали прироста азота, если выращивались в искусственной атмосфере при отсутствии доступа естественного воздуха. Прирост отмечался лишь тогда, когда в питательную смесь добавлялись азотсодержащие удобрения. Наилучшим из них Буссенго считал селитру, наихудшими – аммиачные соли.

На основании этих опытов Буссенго пришел к выводу, что растения неспособны усваивать свободный азот воздуха, а потребляют его из азотсодержащих соединений почвы или воздуха и притом не в готовом виде, а только после предварительного разложения.

Однако тщательно поставленные эксперименты Буссенго не положили конец спорам по данному вопросу. Дело в том, что в это же время не менее известный химик Ж. Билль (1848) выступил с утверждением о возможности усвоения растениями свободного азота воздуха, ссылаясь на результаты своих опытов. Условия его опытов были такими же, как у Буссенго,

за исключением того, что Билль подавал в сосуды воздух, не очищенный от примеси аммиака. Лишь позже стало ясно, что эти примеси и послужили причиной прироста азота в выращиваемом им салате, не получавшем никаких азотных удобрений из питательного раствора.

Возрождение исследований по усвоению углекислоты из воздуха.

С именем Буссенго связано также возрождение исследований в области воздушного питания растений. В 40-50-х годах он неопровержимо доказал, что растения могут успешно развиваться на прокаленной, лишенной даже следов гумуса почве, и что, следовательно, весь аккумулированный в зеленом растении углерод образуется из углекислого газа атмосферы. Буссенго подтвердил данные Соссюра о строгом равенстве объемов поглощенной углекислоты и выделенного кислорода и в то же время показал ошибочность его утверждения, что при этом газообмене происходит выделение азота.

С работами Буссенго связаны первые точные исследования о влиянии на усвоение углерода таких факторов, как температура, парциальное давление CO_2 и состав атмосферы, в которой протекает ассимиляция, степень освещенности, интенсивность фотосинтеза верхней и нижней поверхности листа. Разработка этих вопросов стала возможной лишь благодаря совершенствованию методики эксперимента. Исключительно точные для того времени приемы газового анализа позволили Буссенго опровергнуть и такое возражение против учения о воздушном питании растений, как малое содержание углекислого газа в обычном атмосферном воздухе.

Вслед за Соссюром, впервые попытавшимся проследить возможные пути превращения углекислого газа и воды после их усвоения растением, Буссенго стремился поставить изучение этого вопроса на экспериментальную основу. Он полагал, что в числе первых органических продуктов, синтезируемых растением в процессе воздушного питания, должны быть углеводы типа крахмала или сахара. Экспериментальное доказательство этому вскоре было дано Мульдером (1844), обнаружившим крахмал в хлорофилловых зернах, а Мольт (1845) высказал мысль о том, что крахмал является производным этих хлорофиллсодержащих зерен.

Для последующего развития проблемы фотосинтеза огромное значение имело установление в 1842 г. Р. Майером закона сохранения энергии. В 1845 г. Майер ясно показал, что открытый им закон выходит далеко за пределы физики и справедлив для всех явлений живой природы. В те же годы Г. Гельмгольц (1847) дал математическое обоснование этого закона. Майер и Гельмгольц высказали также некоторые соображения об энергетическом значении света в жизни растений, справедливость которых была экспериментально доказана только во второй половине XIX в.

Начало изучения дыхания растений.

К началу XIX в. относится и зарождение учения о дыхании растений, связанное с именем Соссюра. Еще в 1797 г. Соссюр точными опытами доказал, что растения дышат так же, как и животные, поглощая кислород и выделяя углекислоту и воду. В 20-х годах он установил, что дыхание дает растению значительное количество энергии, необходимой для его жизни. Особенно обстоятельно эти воззрения были развиты в его работе 1834 г.

Однако увлечение гумусовой теорией питания растений, пренебрежение вопросами фотосинтеза сказались отрицательно и на представлениях о дыхании растений. Работы Соссюра не привлекали к себе должного внимания ботаников, и чуть ли не целый век в литературе можно было еще встретить высказывания о том, что животные выдыхают углекислый газ, а растения – кислород. Хотя к этому времени и были проведены некоторые

определения количества поглощаемого растением кислорода и выделяемого углекислого газа, обнаружившие их соотношение 1:1 (В. Круйкшанк, 1800; Ж.А.К. Шаптель, 1820), они не могли оказать сколько-нибудь заметного влияния на неправильно складывающиеся воззрения относительно процесса дыхания растений. Так, Мейен в своей «Физиологии растений» (1838) утверждал, что дыхание в том виде, в каком оно существует у животных, не свойственно растению. Сосредоточение внимания на изучении процесса фотосинтеза после опровержения в 40-е годы положений господствовавшей до этого момента гумусовой теории способствовало Достепенной выработке более правильного представления о дыхательном процессе у растений (Гарро, 1851; Моль, 1851; и др.). Но еще и в 60-х годах в исследованиях по физиологии говорилось о существовании у них дневного и ночного дыхания.

Передвижение растительных соков и транспирация.

К началу XIX в. получили развитие исследования и по проблемам передвижения растительных соков и транспирации растений. Эти проблемы в то время еще не были расчленены. Начало их изучения относится к XVII в. Важным звеном в исследовании этих проблем стали опыты английского садовода Т. Найта. Искусно удалив кольца коры, он в 1801 г. установил, что почки над кольцом развивались нормально, а под кольцом погибли. Из этого наблюдения он сделал заключение, что нисходящий ток идет по коре, а восходящий – по заболони, но в отличие от Гейлса, он не заметил различий в составе этих токов и ничего не сказал об их движущих силах. 36 лет спустя немецкий ботаник Г. Линк, применив остроумный прием (он выдерживал горшочки с растениями в растворе желтой кровяной соли, а затем помещал их в железный купорос), сумел не только показать, что вода передвигается по древесине, но и точно определить, по каким именно ее элементам. Однако даже после такого наглядного опыта в середине XIX в. находились авторы, например Г. Шахт (1856), которые полагали, что сосуды растений наполнены не соком, а воздухом. Впрочем, в этом направлении тогда было выполнено лишь незначительное число работ. К ним, пожалуй, можно отнести опыты Олерта (1843) по выяснению вопроса, какие части корня поглощают воду и питательные вещества. Он установил, что этой способностью обладают те участки корня, которые покрыты корневыми волосками.

Исследованиям по транспирации в XIX в. положила начало работа Сенебье «Физиология растений» (1800). Сенебье пошел значительно далее Гейлса в вопросе о влиянии на этот процесс таких факторов, как свет, время года, листовая поверхность и состав питательного раствора. Правда, Сенебье развивал неправильное представление о выделении влаги не в газообразном виде, а в виде мельчайших капелек. Особое внимание исследователи тех лет (Декандоль, 1832; Добени, 1836; Дютроше, 1837; Миккель, 1839) обращали на выявление зависимости транспирации от света.

К XVIII в. относятся первые работы Ж. Гетара (1745–1750) и Ф. Шранка (1799) о так называемых «железах» растений. Однако только в 1807 г. Г. Линк впервые точно определил, какие органы растений следует считать действительно секреторными.

К рассматриваемому периоду относится и зарождение сложной проблемы – механизма поглощения и движения питательных веществ в растении. Соссюр в опытах по выращиванию растений в растворах различных солей впервые констатировал (1804), что оставшиеся после опыта в сосудах растворы имели более высокую концентрацию, нежели первоначальные. На основании этого наблюдения Соссюр сделал заключение, что поглощение растением питательных веществ из почвенных растворов – процесс более сложный, чем он представлялся предшественникам, усматривавшим в нем простое механическое поднятие жидкости под действием капиллярных сил, подобное всасыванию масла ламповым фитилем. При этом он констатировал, что различные соли поглощаются растениями в неодинаковом количестве.

Научный подход к решению вопроса о поступлении питательных растворов в растения

и о различиях в составе восходящего и нисходящего токов был намечен работами Дютроше, который открыл явление эндосмоса. В 1828 г. он ввел в физиологию понятие осмоса и показал, что движения органов растения можно объяснить изменениями тургора клеток, который зависит от осмотических явлений. Сконструировав впервые осмометры, Дютроше с их помощью приступил к изучению закономерностей этих явлений. Он высказал интересные мысли о функции листьев в регулировании восходящего и нисходящего растительных токов. Дютроше, по его собственному выражению, «навсегда соединил физику с физиологией» (1837), пытаясь посредством осмоса объяснить не только поглощение воды и растворенных в ней питательных веществ, но и передвижение их в клетках паренхимы.

С иных позиций подходил к объяснению механизма поглощения О.П. Декандоль (1832). Он полагал, что этот процесс связан с особыми всасывающими свойствами корня, обусловленными наличием на их кончиках специальных образований – спонгиолей, способных активно сжиматься и впитывать раствор из окружающей среды. В дальнейшем была показана несостоятельность этих воззрений, но Декандоль был, конечно, прав, когда отстаивал представления о неизбирательности поглощения растением всех веществ, находящихся в почве, хотя он и соглашался с мнением Соссюра о том, что корни растений поглощают больше воды, чем раствора.

Опыты Мальпиги, Гейлса и Найта показали участие тканей в процессе органического питания растений. Следующий существенный шаг в этом направлении принадлежал Гартигу (1837). На основании анатомических исследований и изучения передвижения питательных веществ по флоэме Гартиг высказал стройные представления о механизме передвижения и депонирования органических питательных веществ в растении. Он впервые стал рассматривать ситовидные трубки как элемент специального приспособления для быстрого проведения растворов.

Хотя работы Дютроше свидетельствовали против витализма, Декандоль при объяснении перехода питательных растворов от клетки к клетке все же ссылался на особую предопределенную «жизненную деятельность» этих клеток. Невозможность для науки того времени раскрыть природу частичной избирательности растений при поглощении различных солей немедленно была использована виталистами, которые привлекли в качестве первопричины этого явления пресловутую «жизненную силу».

Первую попытку научного объяснения избирательности поглощения различных веществ растением предпринял в 1844 г. голландский химик Мульдер. Изучая осмотические свойства растительных клеток, он пришел к выводу, что количество поглощенных веществ зависит, с одной стороны, от строения оболочки клетки, с другой – от того, как быстро они включаются в жизненные процессы растений и исключаются из сферы осмотического действия.

Рост растений.

Изучение роста растений в XIX в. ознаменовалось открытием и опытным доказательством существования у них геотропизма (Найт, 1806). Кроме того, Найт обращал внимание на развитие растений. Изменяя условия выращивания картофеля, он добивался образования клубней на надземных частях стебля и превращал надземные клубни в воздушные побеги. Эти опыты способствовали разоблачению антинаучных попыток виталистов усматривать причины направленного роста стебля и корня и образования клубней картофеля в каких-то мистических силах.

Как и прежде, исследователей интересовал вопрос о скорости роста в основном в длину. Были даже предприняты попытки сконструировать прибор (П. Пиктот, 1818), при помощи которого можно было бы измерять удлинение побега.

Итак, в первой половине XIX в. все более очерчивались предмет и проблемы физиологии растений. Немалую роль в ее развитии и прежде всего во внедрении в нее экспериментального метода сыграли успехи химии и физики. В результате накопления новых данных о самых различных проявлениях жизнедеятельности растений в первой половине XIX в. ясно обозначились намечавшиеся ранее проблемы почвенного и воздушного питания, роста, транспирации и передвижения веществ в растении. Возникли и новые проблемы – минерального питания, дыхания, движения растений, механизма поглощения и движения питательных веществ. Выявление и расширение в первой половине XIX в. круга основных проблем физиологии растений и их еще более быстрое развитие в последующие десятилетия предопределило оформление этой ботанической дисциплины во второй половине XIX в. в самостоятельную науку.

Глава 20

Изучение низших форм жизни

Зарождение протистологии и бактериологии

Зарождение протистологии.

Возникновение протистологии¹³¹ относится ко второй половине XVII в., к тому времени, когда А. Левенгук увидел и описал строение, способы движения и даже размножения большого числа разнообразных микроорганизмов – бактерий и простейших.

Левенгук был убежден в животной природе открытых им микроорганизмов. С этого времени вплоть до XIX в. все открываемые вновь микроорганизмы считались простейшими и изучались преимущественно зоологами.

Первое специальное сочинение, посвященное простейшим, было написано в 1718 г. французским профессором математики Л. Жобло.

В течение второй половины XVII в. и в XVIII в. было открыто и описано большое число микроскопических форм. И хотя описания их строения, жизни, размножения и т. д. в это время часто перемежались с неверными и фантастическими сведениями, к концу XVIII в. о простейших был накоплен уже значительный материал.

В начале XIX в. для обозначения простейших был введен новый термин Protozoa. Впервые его употребил в 1817 г. Гольдфус, но в литературу он вошел только в 1820 г. Под этим названием Гольдфус объединил не только простейших, но и полипов, медуз, коловраток и мшанок.

Характерное для второй половины XVIII и начала XIX в. увлечение систематикой сказалось и на протистологии. Однако для обоснованного подразделения простейших на систематические группы накопленных к тому времени анатомо-морфологических и физиологических данных еще явно не хватало. Поэтому в начале XIX в. внимание многих микроскопистов было направлено на поиски характерных черт строения различных микроскопических форм, и здесь не обошлось без больших преувеличений и ошибок, неизбежных в условиях сложности материала и неразработанности методик исследования. Сказалось также и довольно широко распространенное в то время влияние немецкой натурфилософии с ее пристрастием к аналогиям. Все это отразилось в работах крупного

¹³¹ Термин «протисты» (protos – по-гречески самый простой) был введен в 1866 г. Э. Геккелем для обозначения совокупности всех одноклеточных организмов животной и растительной природы.

немецкого исследователя Х.Г. Эренберга, которому протистология многим обязана.

Под влиянием учения о «едином плане строения» он стремился доказать аналогичность строения простейших и высших организмов, «обнаруживал» у простейших органы, подобные желудку и сердцу высших животных. В 1838 г. он опубликовал свой основной труд об инфузориях – «Наливочные животные как совершенные организмы», в котором приводилось описание 350 видов. В состав единой группы инфузорий Эренберг включил простейшие, бактерии, диатомеи, сине-зеленые водоросли и коловратки. Все эти формы, т. е. одноклеточные и многоклеточные организмы, он считал животными, исключив из этой группы лишь сперматозоидов и укусных угриц. Несмотря на значительный вклад Эренберга в развитие протистологии (он открыл много новых родов простейших), его классификация, построенная на ошибочной основе, не способствовала прогрессу в этой области и могла лишь служить, по словам Т. Гексли, удивительным памятником напряженного и непрерывного труда. Исследования Эренберга являются любопытной иллюстрацией того, какие ошибочные умозаключения могут быть сделаны из наблюдаемых фактов.

Полигастрическая теория Эренберга, не находившая никакого эмпирического подтверждения, просуществовала недолго. Ею закончился длительный «метафизический» период в истории изучения простейших, связанный, с одной стороны, с поисками единства строения простейших и высших животных, а с другой – с поисками «зоофитов» – форм, промежуточных между растениями и животными организмами.



Феликс Дюжарден. 1801–1860.

Перелом во взглядах на место простейших в системе органического мира произошел с появлением работы Ф. Дюжардена. В 1835 г. он опубликовал свое первое сообщение о простейших, в котором показал, что тело корненожек состоит из простого комочка живого вещества, которое он назвал саркодой (отсюда произошло название класса Sarcodina), и не

содержит специальных сложных органов. Этим открытием не только устранялось сближение фораминифер с головоногими моллюсками, на чем упорно настаивал в 1826 г. д'Орбиньи – сторонник существования зоофитов, – но целиком опровергалась прежняя точка зрения на строение простейших.

После того как в 1838–1839 гг. была сформулирована клеточная теория, открылись принципиально новые возможности для трактовки микроскопического строения организмов. Хотя основоположники клеточной теории мало интересовались простейшими, непосредственное влияние этой теории на исследования микрофауны обнаружилось почти немедленно, и было весьма значительным.

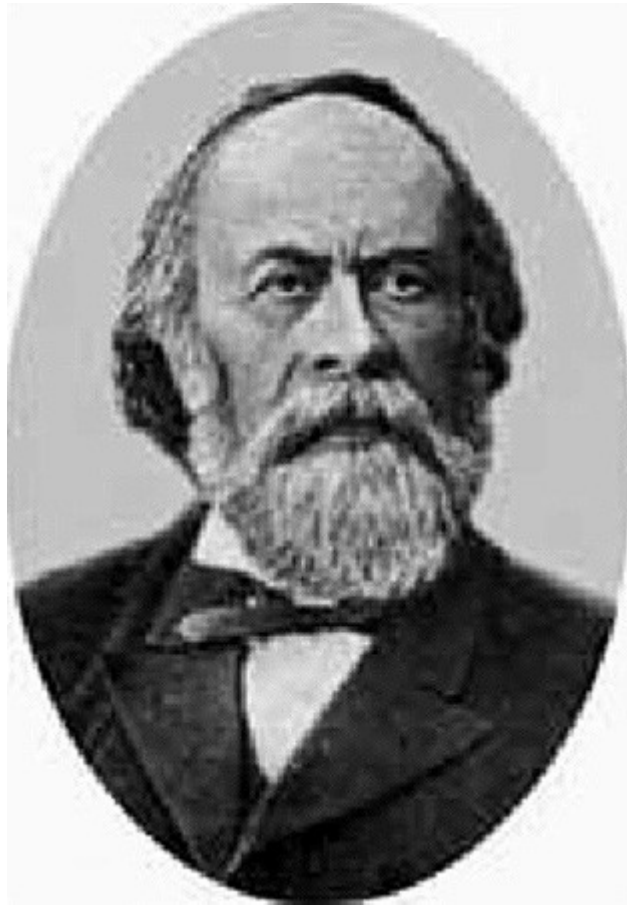
Клеточную теорию к изучению простейших впервые применил М. Бари. В труде «Сравнение инфузорий с клеткой» (1843) он утверждал, что Monas и близкие к нему жгутиковые являются одной клеткой и обладают ядром, соответствующим клеточному ядру высших форм; подобно клеткам последних, они размножаются исключительно путем деления.



Карл Зигельд. 1804–1885.

Новые тенденции, связанные с утверждением в науке клеточной теории, подытожил К. Зигельд, окончательно сформулировавший в 1845 г. учение об одноклеточной природе простейших. Он воспользовался уже предложенным Гольдфусом термином Protozoa, но, в отличие от Гольдфуса, применил его к группе животных, соответствующей типу беспозвоночных. Таким образом, Зигельд впервые вложил в этот термин современное содержание. Согласно его воззрениям, все тело простейшего состоит из бесструктурного вещества – саркоды и центрального, железистого тела, являющегося обычным клеточным ядром. Благодаря этому в представлениях о строении простейших утвердилось новое воззрение. Их стали считать организмами, простота организации которых соответствует

строению одной клетки.



Лев Семенович Ценковский. 1822–1887.

Дальнейшему развитию протистологии и главным образом изучению их морфологии способствовали обширные исследования Л.С. Ценковского, который посвятил изучению простейших преимущественно первую половину своей творческой деятельности. В докторской диссертации «О низших водорослях и инфузориях», изданной в 1856 г. и сразу же привлечшей к себе внимание ученого мира, Ценковский дал подробное описание морфологии и истории развития различных простейших, водорослей и грибов. Он исследовал также процесс образования цист у инфузорий и выяснил механизм размножения некоторых корненожек, в частности солнечников.

В последующие годы Ценковский открыл и описал большое число простейших, обитающих в различных экологических условиях. Выяснив генетические отношения между ними, он убедительно обосновал вывод об отсутствии резких границ между растительным и животным миром. Он впервые описал особую группу простейших организмов – Labyrinthuleae, сходную с миксомицетами; открыл новый род корненожек – Clathrulina, характеризующийся наличием полого кремниевого скелета и размножением при посредстве подвижных зооспор; выяснил историю развития некоторых радиолярий и выявил их генетическое родство с Heliozoa; установил наличие у некоторых радиолярий симбиоза с водорослями; изучил историю развития некоторых представителей светящихся простейших – Noctiluca и т. д.

Все эти исследования «знаменитого микроскописта нашего времени Ценковского» (по выражению Геккеля) внесли важный вклад в изучение низших организмов.

Зарождение бактериологии.

Рождению бактериологии¹³² как самостоятельной научной дисциплины предшествовал длительный период умозрительных, а затем эмпирических представлений о природе явлений, связанных с деятельностью микроорганизмов. В основе поисков, приведших к возникновению бактериологии, издавна лежали три главные проблемы – причины возникновения заразных заболеваний, природа процессов брожения и гниения, источник появления мельчайших живых существ. Результаты исследований этих проблем и составили тот фундамент, на котором возникла бактериология.

Решающее значение для развития теории «зародышевого» (бактериального) происхождения инфекционных заболеваний имели исследования Левенгука. Мысль о том, что переносчиками болезней являются живые микроскопические организмы, высказывал в XVIII в. Д. Самойлович, который пытался обнаружить под микроскопом живого возбудителя чумы. Его система строгой изоляции больных и мер дезинфекции оказалась чрезвычайно эффективной в борьбе с эпидемиями, а ее автору принесла широкую известность в медицинском мире.

Явления брожения и гниения привлекали к себе внимание исследователей с древних времен. Таинственные превращения сахаристых жидкостей в спирт и углекислоту, а также процессы разложения сложных азотистых веществ требовали выяснения природы этих явлений. Первые попытки в этом направлении были предприняты алхимиками. Воззрения, связанные с концепцией алхимиков об элементарном составе веществ, были распространены ими и на объяснение механизма брожения.

Трудами алхимиков было выяснено не только различие между «вскипанием» (effervescence) и брожением, но и сделана попытка выявить состав исходных и конечных продуктов брожения. На научную основу изучение химизма брожения было поставлено А.Л. Лавуазье. Введение им в практику химических исследований методов точного количественного анализа позволило изучать брожение как химический процесс. Благодаря исследованиям Лавуазье, Ж. Гей-Люссака, Н.Т. Соссюра, Ж.Б. Дюма, Ф. Буллэ были идентифицированы и количественно определены продукты спиртового брожения.

Наряду с этим продолжало развиваться и понятие о ферменте брожения, в котором усматривалось активное начало этого процесса, но о природе которого высказывались самые различные суждения.

Первые указания на активные функции дрожжей в процессе брожения сделал в 1803 г. французский химик Л. Тенар. Его основной вывод гласил: «Тело, способное осуществлять брожение, сходно с дрожжами; оно также состоит из азота, кислорода, углерода и водорода..., действует на сахар так же, как дрожжи... Я отныне буду называть его ферментом»¹³³. Это первое указание на наличие у дрожжей свойств фермента привлекло к ним внимание ученых и определило все последующее направление в изучении природы брожения. Дальнейшая конкретизация этих представлений связана с именем французского химика А. Дюбрэнфо, который четко дифференцировал функции глютеина и дрожжей.

Начало микроскопическому изучению дрожжей положили наблюдения Ж.Б. Демазьера, исследовавшего морфологическое строение *Mycoderma cervisiae*, а первое тщательное микроскопическое изучение дрожжей провел III. Каньяр-де-Латур. Он не только изучил морфологию дрожжей, но и пришел к выводу, что их жизнедеятельность является причиной

¹³² Название «бактериология» было в ходу вплоть до конца XIX в. В 1897 г. Э. Дюкло, ученик и сотрудник Л. Пастера, предложил новое название – «микробиология», пользуясь при этом термином «микроб», впервые введенным в употребление в 1878 г. французским хирургом III. Седийо.

¹³³ L. Thénard. Mémoire sur la fermentation vineuse. – Ann. de chimie, 1803, t. 46, p. 308.

брожения.

Идею Каньяр-де-Латура подхватили в 1837 г. Т. Шванн и немецкий альголог Ф. Кютцинг. Таким образом, в первой половине XIX в. была провозглашена новая, биологическая теория брожения. Однако она сразу же натолкнулась на оппозицию в лице сторонников химической природы брожения – Берцелиуса, Митчерлиха и Либиха. Между сторонниками и противниками биологической доктрины брожения завязалась длительная борьба, которая завершилась победой биологической теории благодаря исследованиям Л. Пастера.

Проблема самозарождения микроорганизмов.

Открытие мира микробов послужило новым источником доводов в пользу теории самозарождения, поскольку спонтанное возникновение таких мелких и просто организованных существ, как микробы, казалось само собой разумеющимся.

Острая и длительная дискуссия между Л. Спалланцани и Д. Нидхэмом по вопросу о возможности самозарождения жизни не привела к какому-либо окончательному решению. Вопрос оставался открытым вплоть до 1836 г., когда химик Ф. Шульце, работавший в лаборатории Э. Митчерлиха, возобновил изучение этой проблемы, пытаясь выяснить влияние воздуха на самозарождение и гниение. Именно вопрос о качестве воздуха, который якобы становится непригодным для развития зародышей в сосудах с прокипяченным бульоном, был основным аргументом в пользу самозарождения у его защитников. Шульце очищал вводимый в сосуды воздух не путем прогрева, как делал Спалланцани, а пропуская его через сосуды с серной кислотой. Жидкости в сосудах Шульце оставались длительное время стерильными.

Сходные опыты провел в 1837 г... Шванн, который вводил в сосуды с питательным бульоном воздух, пропущенный через раскаленную металлическую трубку. Пытаясь доказать, что такой воздух не утрачивает способности поддерживать жизнь, Шванн помещал в него животных, которым это не причиняло никакого вреда. Отсюда он сделал заключение, что гниение питательного субстрата может начаться только при попадании в стерильный бульон живых микробов извне.

Опыты Шульце и Шванна не убедили сторонников самозарождения, продолжавших утверждать, что при химической и термической обработке воздух существенно изменяется. Дело осложнялось тем, что аналогичные эксперименты других исследователей приводили к весьма противоречивым результатам. Возражения сторонников самозарождения в значительной мере потеряли силу благодаря опытам Г. Шредера и Т. фон Душа, которые в 1854 г. для предотвращения проникновения микробов в стерильные питательные растворы впервые применили пробку из ваты. Результат был тот же, что и при химической и термической обработке воздуха. Однако ввиду того, что действие ватного фильтра оказывалось не всегда надежным и авторы не могли определить истинной природы бродильного начала, сторонники самозарождения не складывали оружия.

Следует отметить, что борьба двух концепций велась не только в пределах лабораторных опытов, но нашла выход и в практику. Еще в 1810 г. французский предприниматель Ш. Аппер, используя результаты опыта Л. Спалланцани, нашел, что растительные и животные пищевые продукты, помещенные в герметически закрытые сосуды и прогретые в кипящей воде, сохранялись неопределенно долгое время. Инициативный промышленник нашел практическое применение обнаруженному Л. Спалланцани факту и положил начало производству консервов. Отсутствие самозарождения микробов получило косвенное подтверждение и в практике пивоваренной и спиртовой промышленности.

Таким образом, исследования по проблеме самозарождения микроорганизмов в первой половине XIX в. не только обогатили науку, углубив представления о бактериях, но и частично раскрыли их роль в природе и значение в хозяйственной деятельности человека.

Однако вопрос о самозарождении микроорганизмов до опытов Л. Пастера так и не был снят.

Морфология и систематика микроорганизмов.

Открытие и накопление сведений о бактериях, естественно, возбудили интерес к изучению их строения, способов движения и размножения, а также вызвали первые попытки их систематизации. Изучение морфологии микроорганизмов и их классификация составили первый морфологический период в истории бактериологии.

В течение длительного времени после открытий Левенгука все микроорганизмы, в том числе и бактерии, относились к особому классу животных – «анималькулей». К. Линней объединил все микроскопические существа в группу «Chaos», отметив тем самым отсутствие каких бы то ни было критериев для их систематизации. Однако это не означало, что Линней не интересовался микроорганизмами, как обычно принято считать. В 1767 г. внутри группы «хаос» он уже выделил пять семейств – Redivivum, Protheus, Fungorum, Ustilago и Infusorium. К последним он отнес наиболее мелкие микроорганизмы. Согласно немецкому историку бактериологии Ф. Лефлеру, Линней написал более 54 статей, в которых высказал теоретические соображения о возможной роли бактерий в природе, в частности в возникновении болезней.

Принцип бинарной номенклатуры, которую Линней применил при построении своей классификации, был впервые использован для классификации микроорганизмов О. Мюллером. Он же впервые после Левенгука дал в 1773 г. вполне четкое описание нескольких видов бактерий. Так, в составе выделенных им родов Monas и Vibrio были описаны и изображены не менее 15 видов различных бактерий. Мюллер, сразу же завоевавший славу крупного авторитета по морфологии и систематике «инфузорий», был сторонником их животной природы.

В первой половине XIX в. классификация бактерий была усовершенствована Эренбергом, который разделил весь класс инфузорий на 22 семейства, три из которых – Cripthomonadina, Monadina и Vibrionia – объединяли бактерий. Семейство Monadina было подразделено на четыре рода – Bacterium, Spirillum, Spirochaeta и Vibrio. Это деление сохранило свое значение до сегодняшнего дня.

В вопросе о морфологическом строении представителей этих родов Эренберг продолжал придерживаться убеждения о сложной организации всех представителей класса инфузорий. Наблюдаемый им «хоботок» (Russel), по-видимому, пучок жгутиков, он считал органом восприятия пищи. Судя по всему, Эренберг располагал для наблюдения бактерий достаточными техническими средствами, хотя это и не спасло его от грубых ошибок в описании их строения.



Фердинанд Кон. 1828–1898.

Как уже отмечалось, морфологические взгляды Эренберга встретили сильную оппозицию со стороны Дюжардена. В своем труде о микроскопическом строении, микроорганизмов (1841), в частности бактерий, последний сосредоточил основное внимание на семействе Vibrionia, в котором выделил три рода: Bacterium – с четырьмя видами, Vibrio – с четырьмя видами и Spirillum – с тремя видами. Выделенный Эренбергом род Spirochaeta Дюжарден исключил из своей системы. Хотя Дюжарден и не описал новых видов бактерий, его классификация сыграла существенную роль в бактериологии, так как она строилась на более правильных представлениях о строении микроорганизмов.

В 1849 г. немецкий ботаник К. Негели, исследуя одноклеточные водоросли и бактерии, обратил внимание на морфологическое сходство бесхлорофильных микроскопических форм и пигментированных водорослей. Выявив среди бактерий пигментированные формы, он включил их в класс водорослей, а непигментированные – в класс грибов. Это послужило для Негели поводом к размышлениям о физиологических особенностях представителей обоих классов. К тому времени было уже известно, что пигментированные организмы способны обходиться без органического питания. Неудивительно поэтому, что пигментированные микробы Негели отнес к растениям. Руководствуясь этими соображениями, он объединил все бесцветные микроскопические формы – Bacterium, Vibrio, Spirillum и Sarzina, а также дрожжи и возбудителя болезни шелковичных червей *Nosema bombycis* в группу Schyzomycetae. Вслед за этим Негели поставил вопрос о том, к какому классу – растениям или животным – следует отнести существа, объединенные в этой группе.

Обсуждение этого вопроса в 1851 г. продолжил итальянский ботаник М. Перти, полагавший, что группу бактерий следует считать промежуточной между животными и растениями, в связи с чем он назвал ее Phytozoidea, т. е., растения-животные. Разделив ее на три подгруппы – Filigera, Sporozoidia и Lamprozoidia – Перти выделил из последней

семейство Vibrionida с двумя родами – Spirillum и Bacteria. Классификация Перти не получила признания у его современников и была вскоре забыта.

Более определенное высказывание о растительной природе микроорганизмов было сделано немецким физиологом и ботаником Ф. Коном. Его работы по бактериологии и в особенности по классификации микробов имели фундаментальное значение. В своей главной работе «О развитии микроскопических водорослей и грибов» (1850) Кон использовал разделение Эренбергом семейства Vibrionia на четыре рода – Bacterium, Vibrio, Spirillum и Spirochaeta, но утверждал, что семейство Vibrionia должно быть отнесено не к животному царству, как у Эренберга, а к растительному вследствие его сходства с микроскопическими водорослями. В 1870–1876 гг. Кон тщательно изучил семейство Bacteria и охарактеризовал его как группу организмов, лишенных хлорофилла, имеющих сферическую или цилиндрическую форму и размножающихся посредством поперечного деления. Бесцветную Oscillaria (Beggiatoa) он вообще отделил от Bacteria. Все семейство Bacteria он разделил на четыре подсемейства – Sphaerobacteria с родом Monas; Microbacteria с родом Bacterium; Desmobacteria с родами Bacillus и Vibrio; Spirobacteria с родами Spirillum и Spirochaeta. Предлагая подобную классификацию, Кон руководствовался морфологическими, экологическими, а также функциональными признаками. Его классификация имела большое значение для прогресса микробиологии в XIX в. и не утратила своей ценности и в настоящее время.

К середине XIX в. наметились контакты между бактериологией и смежными с ней дисциплинами – протистологией, фитопатологией, ботаникой и систематикой низших растений. Это способствовало расширению теоретических представлений, совершенствованию методики микробиологических исследований и обнаружению новых путей для решения многих проблем. Так, изучение протистологами и ботаниками проблемы генетических связей протистов, низших растений и бактерий способствовало выяснению места микроорганизмов в естественной системе организмов.

Фитопатологические исследования А. де Бари внесли значительные усовершенствования в методику наблюдений и экспериментов при изучении бактериальных болезней растений. Это привело к тому, что интересы ученых в значительной степени изменились – вместо преимущественного исследования морфологии микроорганизмов стали заниматься изучением их функциональной деятельности. Так, ко второй половине XIX в. на смену первому периоду в истории бактериологии, связанному с выявлением бактерий в природе и изучением их морфологического строения, пришел период изучения особенностей их жизнедеятельности.

Глава 21

Микроскопическое изучение строения и развития организмов

Первые описания клеток.

Представление о дискретности организмов животных и растений, т. е. об их построении из отдельных, называвшихся то «клетками» (Р. Гук), то «мешочками» или «пузырьками» (М. Мальпиги, Н. Грю), то «зернышками» (К. Вольф), долгое время оставалось лишенным конкретного содержания, так как о природе этих образований ничего не было известно. Прошли незамеченными описания Ф. Фонтаны (1781), видевшего и изобразившего в клетках кожи угря ядра и даже ядрышки; Фонтана, разумеется, был далек от понимания смысла и значения своих наблюдений. Даже в начале XIX в. на микроскопическое строение организованных тел были распространены совершенно абстрактные воззрения. Например, в «Учебнике натурфилософии» (1809) Л. Окена живые тела описывались как скопления частиц, которые он называл «органическими кристаллами», «слизистыми пузырьками»,

«органическими точками», «гальваническими пузырьками» и даже «инфузориями».

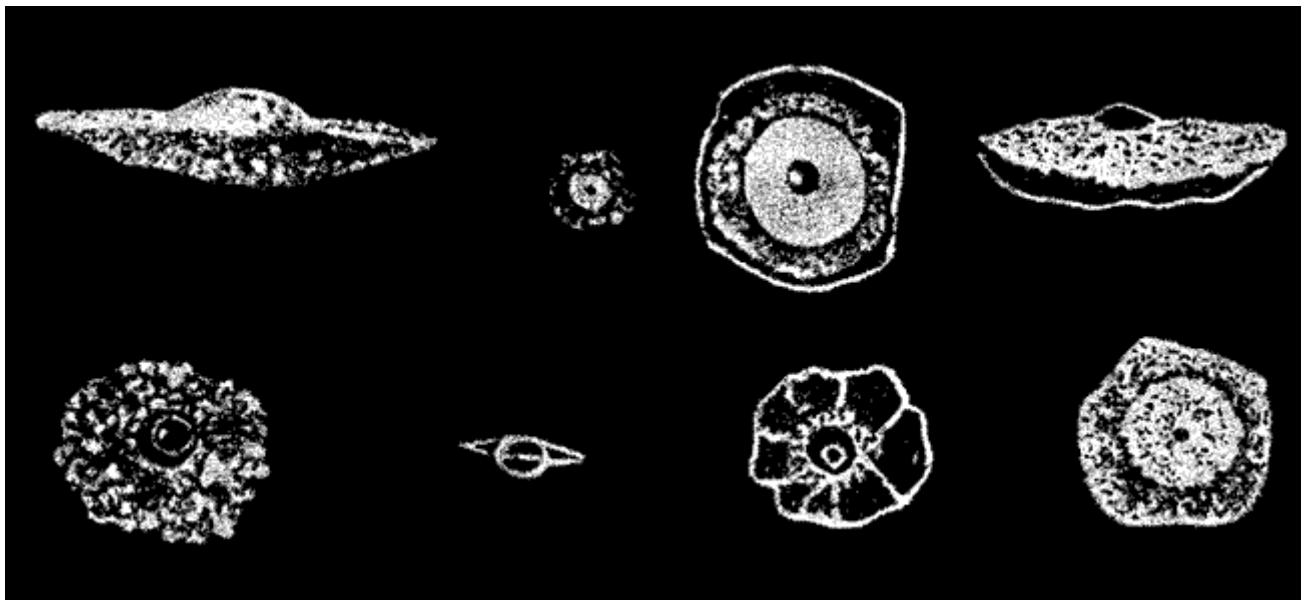
Изобретение ахроматического микроскопа и постоянное усовершенствование его оптических возможностей позволили подойти к изучению подлинного строения клеток, прежде всего растительных; сначала в них удалось увидеть самое заметное структурное образование – оболочку. О подлинной дискретности тела высших растений стало возможным говорить лишь после того, как в 1812 г. немецкому ботанику Мольденгауэру методом мацерации удалось отделить друг от друга составляющие их клетки.



Ян Эвангелиста Пуркине. 1787–1869.

Открытие ядра.

Клеточное ядро, которое в животных клетках впервые видел Фонтана, было вновь открыто в 1825 г. в ненасиженном курином яйце (Я. Пуркине), а в 1831–1832 гг. – в растительных клетках (Ф. Мирбель). Р. Броун (1833) показал, что ядро является обязательной составной частью всякой клетки. Термин «ядро» и «ядрышко» были введены в употребление учеником Пуркине Г. Валентином; впрочем, о значении этих образований Пуркине и его сотрудники не догадывались. Вскоре клеточное ядро привлекло к себе пристальное внимание Ф. Мейена (1828), М. Шлейдена (1838) и Т. Шванна (1839). Именно Шлейдену принадлежит ошибочная теория новообразования клеток, в которой решающее значение он придавал ядру, называя его поэтому цитобластом (клеткообразователем).



Зародышевый пузырек Пуркине. Из работы Пуркине о развитии куриного яйца. 1825.

Создание клеточной теории.

Рубеж 30-х и 40-х годов XIX в. ознаменовался фундаментальным обобщением, получившим название клеточной теории. Говоря о достижениях естествознания первой половины и середины XIX в., Ф. Энгельс на первое место выдвигал «три великих открытия»: наряду с доказательством сохранения и превращения энергии и эволюционной теорией Дарвина, Энгельс назвал клеточную теорию. «Покров тайны, – писал он, – окутывавший процесс возникновения и роста и структуру организмов, был сорван. Непостижимое до того времени чудо предстало в виде процесса, происходящего согласно тождественному по существу для всех многоклеточных организмов закону»¹³⁴.

Клеточная теория, т. е. учение о клетках как образованиях, составляющих основу строения растительных и животных организмов, подготавливалась исподволь. Материалы для этого обобщения накапливались в исследованиях Я. Пуркине и его учеников, в особенности Г. Валентина, в работах школы И. Мюллера, в частности в трудах Я. Генле. С растительными клетками сравнивал клетки мальпигиева слоя эпидермиса Э. Гурльт (1835), а клетки роговицы – А. Донне (1837). Вместе с тем неоднократно отмечались и различия между клетками растительных и животных организмов. Даже Пуркине, наиболее близко подошедший к формулировке клеточной теории, считал, что «зернышки», из которых состоят ткани животных, не тождественны «клеткам» растений, так как у растительных клеток важным отличительным признаком является оболочка, окружающая клеточную полость, а у животных клетки лишены заметной оболочки и наполнены зернистым содержимым.

Т. Шванн – автор клеточной теории.

В литературе, посвященной истории клеточной теории, долгое время высказывалось утверждение, время от времени повторяющееся и в настоящее время, что учение о клетках как структурных образованиях, общих для растений и животных, принадлежит в равной мере

¹³⁴ К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 512.

ботанику М. Шлейдену и зоологу Т. Шванну. Впрочем, еще в конце прошлого века М. Гейденгайн, а позднее Ф. Студничка, и в особенности советский гистолог и историк клеточной теории З.С. Кацнельсон со всей определенностью показали, что роль Шлейдена и Шванна в создании клеточной теории неравноценна. Истинным основоположником этой теории должен считаться Шванн, использовавший кроме результатов собственных исследований наблюдения Пуркине и его учеников, Шлейдена и ряда других ботаников и зоологов.



Маттиас Шлейден. 1804–1881.

Клеточная теория Шванна содержит три главных обобщения – теорию образования клеток, доказательства клеточного строения всех органов и частей организма и распространение этих двух принципов на рост и развитие животных и растений.

Возможность сопоставления растительных и животных клеток и признания полного соответствия (гомологии) между клетками растений и животных была следствием двух положений, из которых исходил Шванн. Он вместе со Шлейденом принимал, во-первых, что клетки являются полыми, пузырьковидными образованиями и, во-вторых, что в обоих царствах природы клетки возникают из бесструктурного неклеточного вещества, находящегося внутри клеток или между ними; последнее Шванн называл цитобластемой. З.С. Кацнельсон высказал звучащую парадоксально и вместе с тем правильную мысль, что именно эти ошибочные взгляды на природу клеток и способ их возникновения позволили Шванну увидеть их сходство у растений и животных, тогда как более правильный взгляд на животные клетки как образования, состоящие из зернистого вещества и в отличие от растительных клеток, как правило, лишенные оболочек, сложившийся у Пуркине, отвлек его от идеи гомологии клеток у растений и животных.



Теодор Шванн. 1810–1882.

Клеточную теорию как широкое биологическое обобщение Шванн выразил в следующих словах: «Развитию положения, что для всех органических производных существует общий принцип образования и что таковым является клеткообразование... можно дать название клеточной теории»¹³⁵.

Открытие протоплазмы.

Дальнейшая разработка клеточной теории была связана с изучением внутренней структуры клеток. Пуркине назвал основное вещество клеток «протоплазмой», во всяком случае, применительно к зародышам животных, а Дюжарден для обозначения этого основного вещества ввел термин саркода, которым первоначально называл содержимое простейших животных – корненожек, жгутиконосцев и инфузорий.

Как уже было отмечено в главе 20, в конце 30-х и начале 40-х годов существовали две точки зрения на строение простейших. Х. Эренберг (1838) отстаивал мысль, что инфузории имеют сложное строение, сравнимое со строением многоклеточных животных. Ошибка Эренберга сводится к тому, что он слишком прямолинейно сравнивал инфузорий с многоклеточными животными и не сумел установить, что описанные им многочисленные «желудки» инфузорий на самом деле являются непостоянными образованиями, а появляющимися и исчезающими пищеварительными вакуолями. В дальнейшем, через несколько десятилетий после Эренберга, было установлено, что строение инфузорий

¹³⁵ Т. Шванн. Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 307.

действительно может быть очень сложным.

В противовес мнению Эренберга, Дюжарден отстаивал элементарное устройство инфузорий и других одноклеточных организмов, которые, по его представлениям, состоят из саркоды и лишены каких бы то ни было органов. Простейших от остальных, многоклеточных животных отделил немецкий зоолог К. Зибольд, автор «Учебника сравнительной анатомии беспозвоночных животных» (1848); однако только после работ М. Шульце, А. Келликера и, особенно, Э. Геккеля получила всеобщее признание мысль, что тело простейших (Protozoa) состоит из одной клетки, соответствующей бесчисленным клеткам, из которых построен организм остальных животных, получивших название многоклеточных.

Полужидкое, зернистое вещество, которое, по Дюжардену, заполняет тело простейших животных, видели также и в клетках растений. Это содержимое растительных клеток в период, предшествующий созданию клеточной теории, обнаружили Ф. Мейен и М. Шлейден, но не видели в нем носителя жизненных свойств клетки. Это было сделано позднее, когда Гуго фон Моля в работе «О движении сока внутри клетки» (1846) на основе наблюдений доказал, что протоплазма обладает способностью к самостоятельному движению. Наблюдения Моля на растительных клетках подтвердили Ф. Кон (1850) и Н. Прингсгейм (1854). Кон утверждал, что по оптическим, физическим и химическим свойствам саркода, или сократимое вещество клеток животных, вполне соответствует протоплазме растительных клеток. Ф. Лейдиг в «Учебнике гистологии человека и животных» (1857) высказал мысль, что оболочка, которую ранее считали обязательной и важнейшей составной частью клетки, часто может отсутствовать и что основными структурными компонентами клетки являются протоплазма и ядро.

Первые предположения об образовании клеток.

Одной из основ клеточной теории было представление, высказанное Шлейденом и воспринятое Шванном, о свободном образовании клеток из бесструктурного вещества, находящегося внутри клеток (мнение Шлейдена) или вне их в виде специального клеткообразующего вещества, или цитобласты (мнение Шванна). Эти представления о способе образования клеток мало отличались от взглядов на этот предмет П. Тюрпена (1827), считавшего, что зерна, возникающие на внутренней поверхности клеточной оболочки, превращаются в молодые клетки и что такой процесс клеткообразования может повторяться до бесконечности.

В 1833 г. Моля высказал столь же необоснованный взгляд, что новые клетки «возникают... без органической связи друг с другом и с материнским организмом... из взвешенной в клеточном соке мутной зернистой массы»¹³⁶.

Открытие деления клеток.

Одновременно со статьей Шлейдена, натолкнувшей Шванна на мысль об универсальном способе образования клеток и тем самым сыгравшей важную роль в создании клеточной теории, вышла в свет работа Моля «О развитии устьиц» (1838), в которой описано деление клеток, предназначенных для образования замыкательных клеток устьиц. Ядер, как следует из рисунков в упомянутой работе, Моля не видел, ни в клетках устьиц, ни в материнских клетках спор *Anthoceros*, деление которых он описал годом позже. В начале 40-х годов реальные знания о способе возникновения клеток были столь скудны, что появлению фантастических описаний этих явлений не приходится удивляться. Так, А. Грисбах (1844)

¹³⁶ H. Mohl. Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau der Sporen der cryptogamischen Gewächse. — Flora, oder Allg. bot. Ztg., 1833, 6, S. 59.

утверждал, что молодые клетки развиваются из зачатков свободно плавающих в соке старых клеток, а Г. Карстен (1843) принимал эндогенное возникновение клеток по типу многократного «вложения» одна в другую клеток последовательных поколений. Шлейдену и Шванну были известны ранее опубликованные работы Дюмортье (1832) и Моля (1835), в которых описывалось размножение клеток нитчатых водорослей путем деления, однако, они не придавали значения этим описаниям.

С начала 40-х годов против шлейден-шванновской теории клеткообразования решительно выступали ботаники (Н.И. Железнов, Ф. Унгер, К. Негели) и зоологи (Р. Ремак, А. Келликер, Н.А. Варнек). Их исследования подготовили обобщение, сформулированное известным немецким патологом Р. Вирховым в виде афоризма: *omnis cellula e cellula* [каждая клетка (происходит только) из клетки].

Р. Вирхов и его работа «Целлюлярная патология».

В 1855 г. в немецком журнале «Архив патологической анатомии и физиологии» Вирхов опубликовал статью «Целлюлярная патология», а три года спустя книгу под тем же названием. В этих сочинениях, сыгравших большую роль в истории медицины, Вирхов высказал следующие прогрессивные для того времени положения: клеточная теория должна быть распространена из области гистологии и нормальной физиологии также и на патологию (следовательно, болезнь организма – это болезнь составляющих его клеток); шлейден-шванновская теория клеткообразования ошибочна, так как клетки возникают только путем размножения делением; наибольшее значение в жизнедеятельности клеток играет не их оболочка, как тогда считали, а их содержимое, т. е. протоплазма и ядро. Наряду с этим учение Вирхова содержало и ошибочные утверждения. Так, он считал, что клетки являются самостоятельными индивидуумами, и тем самым пришел к отрицанию целостности построенного из клеток организма, принимая его за сумму автономных единиц. Последнее положение, ошибочное с общепатологической точки зрения, сыграло отрицательную роль и в медицине, утверждая в ней «локалистический» принцип, поскольку оно в толковании болезненных явлений переносило центр тяжести с организма как целого на отдельные его клетки.



Рудольф Вирхов. 1821–1902.

Воззрения Вирхова быстро распространились. Достаточно сказать, что «Целлюлярная патология» была сразу же переведена на много языков, в частности, в 1859 г. вышел ее русский перевод. Клеточная теория в толковании Вирхова сделалась общепринятой основой как биологии (морфологии и физиологии), так и медицины.

Ошибочные стороны учения Вирхова с самого начала подверглись критике. И.М. Сеченов в приложениях к докторской диссертации (1860) предлагал различать морфологическую и физиологическую сторону понятия клетки; если в морфологическом отношении клетка может считаться структурной единицей сложного организма, то в физиологическом смысле это неверно, поскольку о функциональной автономности отдельных клеток говорить нельзя. Критические соображения по поводу вирховского представления об организме как государстве клеток неоднократно высказывал Энгельс – в предисловии ко второму изданию «Анти-Дюринга» и в отдельных местах «Диалектики природы».

Развитие представлений о тканях.

Наряду с изучением строения и размножения клеток с начала XIX в. все большее внимание начали привлекать ткани, т. е. структурные образования, состоящие из клеток и вырабатываемых клетками внеклеточных веществ.

После первых попыток изучения тонкого строения органов, сделанных в XVII в. М. Мальпиги, микроскопическая морфология долгое время не развивалась главным образом из-за несовершенства микроскопов. В XVIII в. серьезно продвинуться вперед в этой области удалось лишь немногим. Немецкий анатом И. Либеркюн, разработавший изящную методику

наполнения кровеносных сосудов, сумел изучить этим методом строение кишечных ворсинок, а русский исследователь А.М. Шумлянский описал микроскопическое строение почек (1788).

Первая попытка создать классификацию тканей, которую предпринял в 1802 г. Ксавье Биша, была сделана без применения микроскопа. Биша пользовался распространенными тогда приемами препаровки, мацерации и расщипывания тканей иглами. Основываясь на наблюдениях, выполненных с помощью этих методов, а также с помощью воздействия различных химических веществ, нагревания, переваривания пищеварительными соками, Биша классифицировал «ткани», или «простые системы», из которых построено человеческое тело. Таких «простых систем» он насчитывал 21. Из них только небольшая часть соответствует установившемуся позднее понятию ткани, большинство же было выделено совершенно искусственно.

Термин «ткань» впервые употребил Н. Грю (1671), но права гражданства в науке это понятие приобрело только после того, как немецкий анатом К. Майер произвел от греческого корня этого слова название науки о тканях – гистологии в изданном в 1819 г. сочинении «О гистологии и новом подразделении тканей человеческого тела». Три года спустя другой немецкий анатом К. Хойзингер в книге «Система гистологии» определил задачи этой науки примерно так, как они понимаются в настоящее время. Гистология, по словам Хойзингера, есть учение о тонкой структуре так называемых основных систем животного организма и о причинах их нормального и ненормального развития. Гистологию Хойзингер разделял на описательную, или гистографию, на гистогению, т. е. учение о развитии тканей, и на гистонию, изучающую причины и законы развития и существования тканей.

В России одним из первых гистологических исследований была работа И.Т. Глебова «Микроскопические исследования мягких частей мамонта» (1846). Она сопровождалась тремя таблицами, содержащими 38 рисунков, и давала описание микроскопического строения мозга, мышц, сухожилий, надкостницы и жировой ткани мамонта, незадолго до того извлеченного в Сибири из зоны вечной мерзлоты и доставленного в Москву, эта работа была выполнена на уровне науки своего времени и представляет интерес в том отношении, что объектом исследования было ископаемое животное. Она может, следовательно, рассматриваться как одно из первых палеогистологических исследований. Правда, принципиально новых идей или фактов в гистологию она не внесла¹³⁷.

Поворотный пункт в развитии гистологии ознаменовало появление руководства А. Келликера «Гистология, или учение о тканях человека» (1852) и «Учебника гистологии человека и животных» Ф. Лейдига (1857). Оба эти автора разделили ткани всех высших животных и человека на четыре типа: ткани соединительного вещества (соединительная ткань хрящ и кость), «клеточные» (эпителиальная и железистая), мышечная и нервная. В этом подразделении учитывались структурные и функциональные признаки тканей, независимо от их происхождения от того или иного зародышевого листка. Попытки основывать классификацию тканей на генетическом принципе были предприняты Э. Геккелем, О. и Р. Гертвигами и А. Раубером уже в конце XIX в.

Глава 22

Развитие географии и экологии растений и животных

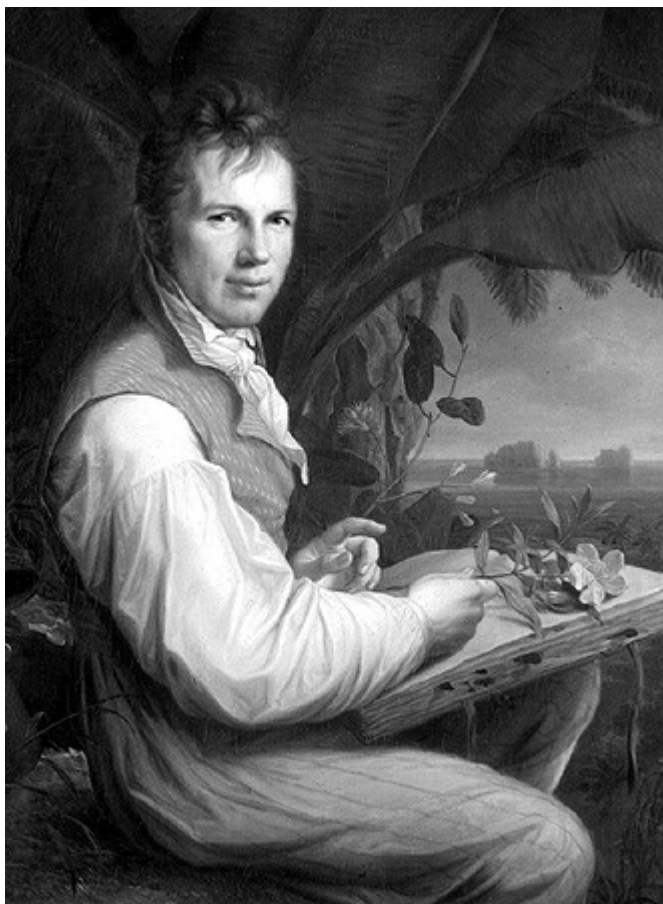
Вопрос о роли среды в существовании органического мира давно привлекал внимание натуралистов. Но лишь в XIX столетии, в связи с усилением интереса к проблемам эволюции, вопросы экологии приобрели настолько отчетливые очертания, что с этого времени можно говорить о формировании нового направления, которому было суждено сыграть в дальнейшем важную роль в развитии биологии. Обращение к вопросам экологии

¹³⁷ См. *С.Р. Микулинский. Развитие общих проблем биологии в России. М., изд-во АН СССР 1961, стр. 103.*

было логически глубоко обусловлено. В сущности, любая эволюционная гипотеза одновременно должна быть и экологической, ибо как индивидуальная жизнь организмов, так и историческое развитие видов немыслимы вне определенных условий обитания, вне связей с другими растениями и животными, т. е. в отрыве от реальной естественной обстановки. Характерно, что первоначально сведения по экологии и биогеографии не были отграничены друг от друга.

Возникновение экологического и зоогеографического направлений исследования.

Более или менее отчетливые экологические тенденции обнаруживались уже в трудах многих ученых XVIII в. (Реомюр, Трамбле, Бюффон, Галлер, Линней, Циммерман, Ломоносов, Лепехин, Болотов, Рычков и др.). Большое значение для формирования экологического мышления натуралистов первой половины XIX в. имели труды немецкого путешественника, географа и естествоиспытателя А. Гумбольдта, заложившего в начале XIX в. основы ботанической географии, в том числе ее экологического направления. В классическом труде «Космос» (1843, русский перевод 1848–1863) и в сочинениях по географии растений (1805, 1807, 1817) Гумбольдт ярко продемонстрировал роль климатических условий в жизни растений, установил связь географического распространения растений с изотермами, которые он же ввел в климатологию. Гумбольдт обосновал идею горизонтальной зональности и вертикальной поясности растительности; установил физиономические типы растений, чем предвосхитил понятие жизненных форм; впервые применил термин ассоциация. Им было выделено 17 типов растительных формаций. Животный мир не входил в круг специальных объектов исследований Гумбольдта, но его ботанико-географические и физико-географические идеи, бесспорно, стимулировали развитие зоогеографии, а вслед за нею и экологии животных.



Александр Гумбольдт. 1769–1859.

Заметное влияние на формирование экологии оказали исследования П.С. Палласа, которые составили эпоху в развитии отечественной и мировой зоологии; он опирался преимущественно на личные наблюдения над животными в их природном окружении. Основное сочинение Далласа «*Zoographia rosso-asiatica*» (1811–1830) было опубликовано уже посмертно. Характеристики многих видов, приведенные на его страницах, отличаются удивительной живостью, яркостью описаний, экологической направленностью. Этот труд мог служить образцом биологического подхода к изучению животных.



Пьер Симон Паллас. 1741–1811.

Определенное влияние на формирование экологических воззрений имела «Философия зоологии» Ламарка, хотя представления Ламарка о сущности взаимодействия в системе «организм-среда» были далеко не во всем правильными. Вместе с тем возникновение концепции Ламарка было весьма симптоматично; оно свидетельствовало о том, что проблема воздействия внешних условий на жизнь животных становится предметом специального изучения и что между данной проблемой и учением об эволюции имеется внутренняя связь. Вслед за Ламарком проблему влияния среды широко ставил Этьен Жоффруа Сент-Илер, в особенности в своих тератологических исследованиях.

Интерес к изучению влияния среды на организм не ослабевал и в последующие годы. В результате было накоплено так много наблюдений, что в 1833 г. польский орнитолог К. Глогер смог опубликовать сводку о влиянии климата на птиц – их поведение, выбор местообитаний, степень оседлости, окраску.

О важном значении среды обитания для животных писали и зоогеографы. Так,

немецкий географ Г. Бергхаус в 1851 г. предложил зоогеографическое районирование на основе изучения распространения хищных млекопитающих. Бергхаус исходил из того факта, что жизнь млекопитающих зависит от физических факторов, в особенности от теплоты и влаги. Они обуславливают вместе с тем существование растений и поэтому влияют на животных как прямо, так и косвенно. Хищники же, находясь в непосредственной зависимости и от климата, и от своих жертв, как бы интегрируют совокупное воздействие этих агентов природы. Таким образом, Бергхаусу удалось отметить значение не только климатических условий, но и биотических отношений.

Капитальной эколого-зоогеографической сводкой явилась трехтомная монография «Географическое распространение животных» (1853) чешского зоолога Л. Шмарды, сумевшего обобщить огромный фактический материал. Характер распространения животных он объяснял воздействием на них среды – тепла, света, воздуха, электричества, климата, питания, характера местообитания и т. д. Впрочем, в вопросах формирования фаун, будучи убежденным противником принципа эволюции, он придерживался антиисторических воззрений.

Наряду с общими сводками выходило много отдельных работ, посвященных более или менее частным вопросам экологии животных и растений. Среди них следует отметить сообщения У. Эдвардса в 1824 г. о значении тех или иных факторов среды, например о прекращении роста головастиков в темноте; А. Кетлэ в 1846 г. о температурном пороге пробуждения растений от зимнего покоя; о термических пределах жизни и пр. Ставились опыты (И. Хогг, 1854) на пресноводных беспозвоночных животных в целях выяснения роли объема жизненного пространства для их нормального существования. Ценные результаты принесло изучение морских животных. Например, Э. Форбс в 1843–1844 гг. установил закономерности их вертикального распределения в британских водах и Эгейском море и едва ли не первым нарисовал картину экологической динамики населения моря.

Изучение образа жизни животных в связи со средой обитания приняло такие масштабы и заняло столь важное место в зоологических исследованиях, что возникла необходимость присвоить этому направлению особое наименование. Так, голландский ученый И. Ван-дер-Хевен в «Руководстве по зоологии» (1828) предложил различать «историю животных» и «зоономию», освещающую закономерности «экономии животных», а французский натуралист Исидор Жоффруа Сент-Илер, подобно ряду других его современников, руководствуясь идеями о неразрывной связи организмов со средой и непрерывности изменений, происходящих в живых существах, в 50-е годы выделил в зоологии особый раздел – «этологию» (от греческого слова *aethos*, т. е. характер, обычай, место обитания, родина), заимствовав этот термин из области психологии (Дж. Милль, 1843). Предметом этологии Исидор Жоффруа считал изучение отношений между животными, организованными в семьи, стаи, «сборища и сообщества». Однако этология в таком понимании лишь частично охватывала вопросы экологии, а в основном касалась поведения животных на разных уровнях интеграции.

Начало изучения растительных формаций.

В этот же период наметился новый подход в ботанических исследованиях. Обилие наблюдений над зависимостью растений от условий произрастания позволило швейцарскому ботанику О.П. Декандолю в 1809 г. свести их воедино под общим наименованием «эпирреологии». Интересно, что полученные при этом выводы Декандоль использовал для разработки рациональных приемов ведения сельского и лесного хозяйства. Датский ученый И. Скоу в 1822 г. рассматривал влияние на растение тепла, влажности и других факторов среды; он подразделил растения по их местообитаниям и назвал группы по господствующим видам.

В 20-е годы возникло понятие формации как группировки растений, определяющей

внешний облик растительного покрова, и стали производиться описания растительных формаций различных географических и административных районов. Примером такой работы может служить характеристика растительности кантона Глярус в Швейцарии, составленная в 1835 г. О. Геером. В России изучение связи растительности с условиями местности проводилось еще в XVIII в. Замечательные описания такого рода содержались в знаменитом труде С.П. Крашенинникова «Описание Земли Камчатки» (1755); много ценных наблюдений содержали работы А.Т. Болотова. К первой половине XIX столетия относится начало геоботанического исследования России. Еще в 1837 г. управляющий Асканией-Нова Теетцман изучил ее степную растительность, впервые применив методику пробных площадок; он отмечал покрытие растениями почвы, зарисовывал геоботанические профили. В 1840 г. Корнисс при исследовании степей Мелитопольского уезда дополнил методику Теетцмана весовым анализом растительности.

В составлении первых геоботанических описаний растительности наряду с ботаниками участвовали некоторые зоологи. Так, К.М. Бэр в 1838 г. дал описание растительности Новой Земли, Э.А. Эверсман в 1840 г. – степей и пустынь Оренбургского края. Особенно ценным был капитальный труд А.Ф. Миддендорфа «Путешествие на север и восток Сибири», основанный на личных исследованиях во время экспедиции на Таймыр и в Якутию в начале 40-х годов (опубликованный только в 1860–1868 гг.). Миддендорф сумел настолько хорошо сочетать широкие ботанико-географические сопоставления с анализом связей между растительностью, почвой, рельефом и климатом, что есть все основания считать этот труд классическим произведением отечественной геоботаники. Тесную связь между растительностью и почвой глубоко раскрыл Ф.И. Рупрехт, в частности в своей работе 1845 г. о флоре севера России, основанной на экспедиционном изучении флоры п-ва Канина, о-ва Колгуева и Малоземельской тундры.

В 1857–1858 гг. район Аральского моря и Сырдарьи обследовала экспедиция Академии наук. Ее участник И.Р. Боргцов детально описал растительность этого обширного края. Опубликованная им в 1865 г. монография «Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края» явилась первым специальным геоботаническим исследованием в России.

В ходе подобного рода работ постепенно формировалась идея о наличии взаимодействия между отдельными видами и о влиянии растительности на почву. В этом отношении большой интерес представляют экологические и биоценологические идеи, высказанные немецким лесоводом Г. Котта в («Основаниях лесоводства» (1832, русский перевод 1835). Весьма примечателен призыв Котта исследовать лес как органическое целое, в его историческом развитии и во взаимном влиянии всех его элементов. Образно сформулированный методический принцип Котта, согласно которому при изучении леса надо идти от общего к частному, в дальнейшем был взят Г.Ф. Морозовым в качестве эпиграфа к его работе «Учение о лесе».

В 1849 г. швейцарский ботаник И. Турман обратил внимание на различие между понятиями флора и растительность, как особыми объектами ботанических и ботанико-географических исследований.

В середине XIX столетия все более отчетливо стало намечаться выделение из общей ботанической географии геоботаники в качестве самостоятельной дисциплины. В региональных геоботанических работах наряду с описанием местных растительных группировок начали формулироваться мысли о принципах и методах их выделения и изучения.

Принципиально важное значение для развития не только фитогеографии, но и зоогеографии имел классический труд А. Декандоля «Ботаническая география» (1855). Он подчеркнул, что биогеография должна основываться на изучении особенностей распространения видов как биологических единиц, причем в свете современных физических условий. Лишь в случае, когда последние окажутся недостаточными для понимания существующей картины, следует обращаться к геологическому прошлому. Для

биогеографического анализа флоры и фауны особенно важны эндемические и спорадически распространенные виды, а также колонисты и автохтоны, т. е. виды, возникшие в данном районе. Наконец, в отношении районирования суши Декандоль высказывался в пользу мелких регионов, которые, по его мнению, только и способны отразить свои характерные черты.

Развитие экологии животных. Роль русских натуралистов.

Возвращаясь к формированию экологии животных, надо отметить, что уже в 30-е годы XIX в. внимание зоологов привлекало изучение популяций. Закономерности их роста исследовал бельгийский статистик А. Кетлэ, а его ученик и последователь П. Верхолст показал, что рост популяций происходит по так называемой логистической кривой¹³⁸. В 1852 г. Г. Спенсер попытался теоретически обобщить представления о популяциях, опубликовав очерк «Теория популяций, выведенная из общего правила плодовитости животных». Но его обобщения страдали столь очевидными недостатками, что тотчас подверглись критике.

Характерно, что нередко объектами изучения служили популяции не только животных, но и человека. Порой это сопровождалось неправомерным обобщением наблюдений и некритическим перенесением выводов, полученных в столь различных сферах, из одной в другую. В результате происходила недопустимая биологизация социальных по своей природе явлений и антропоморфизация чисто экологических закономерностей.

Усилия русских ученых в 30-50-х годах прошлого столетия были сосредоточены преимущественно на накоплении экологических данных по отдельным видам и районам. Так, Э. Менетрие в 1832 г. привел сведения о вертикальном распределении животных в горах Кавказа. А.Д. Нордман (1840), описывая степную фауну, усмотрел причины ее особенностей в физико-географических условиях, а изменения внешних признаков животных объяснял влиянием климата и т. д. Значительный шаг вперед в этом направлении составили труды Э.А. Эверсмана, особенно его «Естественная история Оренбургского края» (ч. 1–3, 1840–1866). Наряду с огромным фактическим материалом, в том числе об образе жизни животных, это произведение содержало важные мысли и теоретические обобщения. Центральной идеей Эверсмана было представление о тесной зависимости всех сторон существования животных от общей совокупности географических условий. Эверсман в числе первых обратил внимание на географическую зональность природных явлений. Он не ограничивался описанием животного мира, но исследовал его сезонную и многолетнюю динамику в связи с изменениями среды обитания; он показал также значение биоценотических взаимоотношений животных.

В 40-50-х годах развернулась деятельность А.Ф. Миддендорфа. В предыдущем разделе уже упоминалось его путешествие на северо-восток Сибири. Оно обогатило науку множеством важных открытий в области биогеографии, экологии животных и растений (мы к нему еще вернемся в главе 31). Миддендорф рассматривал все явления в природе в их взаимосвязи и взаимодействии, и он по праву может быть отнесен к числу зачинателей экологии. Его труды были хорошо известны не только русским, но и зарубежным ученым.

Среди биологов середины XIX столетия особое место занимает К.Ф. Рулье, справедливо считающийся одним из основоположников отечественной экологии животных. В многочисленных статьях, а также в университетских курсах и публичных лекциях он сформулировал важнейшие принципы и методы экологии, удивительно точно раскрыв содержание этой новой отрасли биологии. Правда, наименования, предложенные для нее Рулье («зообиология» или «зооэтика»), были неудачными и не прижились, но его понимание задач экологического подхода отмечено глубиной и прозорливостью.

138 Эту закономерность заново открыли в 1920 г. Р. Пирль и Л. Рид.

В основе теоретических представлений Рулье лежало признание исторического, эволюционного развития органического мира и его неразрывной связи со всей окружающей природой. Еще в 1845 г. Рулье писал: «Представить себе животное, отделенное от наружного, заключенное в самом себе, живущее исключительно на счет средств, в самом себе находящихся, значило бы представить себе не только величайший, но даже, по нашим понятиям, невозможный парадокс»¹³⁹. В развитие приведенной мысли Рулье указывал, что «животные живут только потому, что находятся во взаимном действии, или общении, с относительно внешним для них миром»¹⁴⁰. Не случайно этот принцип Рулье назвал «первым генетическим законом» или «законом двойственности жизненных элементов», или, наконец, законом общения животного с окружающей природой, который «имеет самое общее мировое значение». Исходя из указанного принципа, противоречащего преобладавшей тогда формальной описательной систематике и морфологии, Рулье подчеркивал необходимость изучения жизни животных во взаимодействии с другими организмами и окружающей мертвой природой. В публичных лекциях под характерным названием «Жизнь животных по отношению ко внешним условиям» (1852) Рулье призывал исследовать группировки растений и животных «в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий». В противоположность статичному, метафизическому подходу к изучению животных, господствовавшему среди тогдашних зоологов, экологические воззрения Рулье отличались динамизмом. Он неизменно проводил ту мысль, что органический мир, как и вся природа в целом, находится в процессе непрерывного изменения, поступательного развития. Эти взгляды нашли отражение в третьем генетическом законе «подвижности жизненных элементов». Рулье различал периодичность «общих деятелей» и соответственно «явлений образа жизни животных», а также изменений всего животного населения на протяжении суток, сезонов, ряда лет и геологических периодов.

В области экологии Рулье не ограничивался формулировкой общих принципов, закономерностей и правил. Он осветил также многие важные специальные вопросы. Он дал определение такому фундаментальному понятию, как среда, предложил классификацию факторов («наружных условий», или «внешних деятелей»), в числе которых различал не только физические и биотические, но и воздействие человека. Во взаимоотношениях организма со средой Рулье различал проявления «жизни особой» и «жизни общей», т. е. закономерности аутэкологические и биоценологические. Рулье было известно наличие в пределах вида отдельных популяций. Он писал, что «эта сводная единица есть соединение особей данного околка или урочища – община, которая более особи, но менее научной единицы – вида»¹⁴¹. В поле зрения Рулье находилась также проблема адаптаций («приурочивания») животных; вопрос о наличии приспособительных типов, или жизненных форм; явления изменчивости не только внешнего вида, но и экологии; поведение животных и пр.

Рулье весьма обстоятельно разработал методические принципы экологии. Он подчеркивал, что глубокое познание животных может быть достигнуто, лишь исходя из представлений об их неразрывной связи со средой обитания; при изучении экологии видов объектом могут служить не только отдельные особи, но и «общины» (популяции); наряду с экологией видов необходимо изучать и сообщества; в центре внимания должна находиться динамика изучаемых объектов и явлений; предпочтение следует отдавать длительному стационарному комплексному изучению местной фауны; наблюдения в природе желательны

139 К.Ф. Рулье. О животных Московской губернии или о главных переменах в животных первозданных, исторических и ныне живущих в Московской губернии замечаемых. М., 1845, стр. 2.

140 К.Ф. Рулье. Жизнь животных по отношению ко внешним условиям, – избранные биологические произведения. М., Изд-во АН СССР, 1954, стр. 157.

141 Цит. по кн. Б.Е. Райков. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 3. М.-Л. Изд-во АН СССР, 1955, стр. 583.

сочетать с лабораторными экспериментами, призванными вскрыть наиболее существенные связи организма с факторами среды; надо стремиться к использованию данных сельскохозяйственной практики. Это последнее обстоятельство следует особенно подчеркнуть, так как Рулье неизменно обращал внимание на вопросы, имеющие практическое значение, усматривая в этом гражданский долг ученого и важный источник обогащения науки новыми данными. Он занимался изучением вредных насекомых, вопросами акклиматизации, одомашнивания и др. К сожалению, все эти теоретические высказывания, методические соображения и практические рекомендации не были обобщены и остались рассеянными в его многочисленных статьях, программе и конспекте его университетского курса «Зообиологии», который строился на совершенно необычной по тем временам эволюционной и экологической основе.

Идеи Рулье нашли воплощение в работах его ученика Н.А. Северцова. Одной из первых среди них была его книга «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855). В сущности это было первое в России специальное экологическое исследование. Поэтому есть все основания рассматривать Северцова наряду с Рулье и Миддендорфом в качестве основоположника отечественной экологии животных.

В своем исследовании Северцов исходил из теоретических представлений Рулье, а также К.М. Бэра, А.Ф. Миддендорфа, А.Д. Нордмана, Э.А. Эверсмана, К. Глогера и других ученых, стоявших на экологических позициях. Северцов не ограничился отдельными наблюдениями и высказываниями в экологическом духе, но осуществил глубокий, разносторонний экологический анализ животного мира, приуроченного к обширной и разнообразной территории лесостепи с ее причудливым смешением многих ландшафтов, богато населенных в ту пору зверями и птицами.

Северцов придал своему исследованию динамический характер, проследив изменения группировок наземных позвоночных животных на протяжении ряда лет, по сезонам, в течение суток и выявив тесную взаимную связь между ними. Благодаря этому его работа приобрела в известной мере синэкологический аспект. Свои теоретические установки Северцов сформулировал в следующих словах: «В оценке явлений органической природы должно обращать внимание преимущественно на многопричинность и текущее образование или ход явления, которое, следовательно, зависит: 1) от организма животного или растения; 2) от всей сложности внешних условий: климата, местности, пищи, безопасности; 3) от всего ряда предшествовавших жизненных явлений изучаемого животного или растения, ряда, в котором каждое явление зависит от предыдущих и обуславливает последующие»¹⁴².

Академик А.Ф. Миддендорф, высоко оценивая достоинства книги молодого ученого, подчеркивал первостепенное значение разработанного Северцовым метода, который «как бы открывает собою новую колею, по которой можно дойти до важных открытий»¹⁴³. Суть этого метода сводится коротко к следующему: необходимо изучать животных в тесном динамическом взаимодействии друг с другом и с окружающей средой путем многолетних стационарных исследований на достаточно обширном и разнообразном по ландшафтным условиям пространстве; основное внимание при этом должно быть сосредоточено на группировках животных, свойственных сравнительно небольшим типичным участкам местности: жизнь этих группировок и отдельных видов следует изучать в процессе развития и циклических изменений природы. Подобного рода подход к познанию животного мира был совершенно новым для зоологии, так как до того времени никто, кроме Э.А. Эверсмана, не ставил перед собой столь широких, сложных и оригинально задуманных задач.

В свете сказанного нельзя не согласиться с мнением Миддендорфа, что «с сочинения г.

142 Н.А. Северцов. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М., Изд-во АН СССР, 1950, стр. 23.

143 А.Ф. Миддендорф. Разбор сочинения г. Северцова. – В кн. «Двадцать пятое присуждение учрежденных П.Н. Демидовым наград, 26 мая 1856 г.» СПб., 1856, стр. 200.

Северцова начинается новый отдел истории зоологической литературы в России; когда оно сделается доступным Западу, то можно ожидать, встретит, по новизне своей, самый лестный прием и, скажу даже более, произведет благотворное влияние на ход современной орнитологической журналистики»¹⁴⁴. К сожалению, книгу Северцова не перевели ни на один из иностранных языков, и она осталась неизвестной подавляющему большинству зарубежных зоологов, не оказав должного воздействия на формирование мировой экологии. Однако в истории отечественной науки труд Северцова сыграл важную роль. Тем более досадно, что в дальнейшем Северцов практически оставил исследования в столь удачно начатом направлении, посвятив свой талант проблемам зоогеографии.

Не только Рулье, но и многие отечественные биологи 50-х годов стремились связать свою деятельность с неотложными нуждами народного хозяйства. Эта тенденция наиболее отчетливо проявилась в области энтомологии и ихтиологии. В связи с большим ущербом, причиняемым сельскому хозяйству вредными насекомыми, Ученый комитет Министерства государственных имуществ решил приступить к изданию описаний этих вредителей. В результате в 1845 г. появилась книга «Вредные насекомые» (том первый), составленная на основании немецких оригинальных источников. Спустя шесть лет опубликован второй том этого издания, материал для которого был подобран В.С. Семеновым. В 50-х годах биологией вредных насекомых и мерами борьбы с ними энергично занимался В.И. Мочульский. Он изучал саранчу, гессенскую муху и других вредителей зерновых культур, а также некоторых их паразитов.

Интересные практические Советы, основанные на экологических данных, в частности в отношении использования биологического метода борьбы с вредителями, можно было встретить в зарубежной литературе середины XIX в. Впрочем, подобного рода опыты имели место еще в конце XVIII в., когда колонии хищных муравьев были перенесены в сады для защиты аравийских пальм от других видов вредных муравьев. О возможности такого естественного контроля в 1800 г. писал Эразм Дарвин. Во Франции в 1840 г. использовали аборигенные виды жуужелиц для борьбы с гусеницами, повреждавшими тополя. В 1854 г. Фитч для истребления интродуцированных вредных насекомых рекомендовал одновременно перевозить и их паразитов.

* * *

В общем, к началу второй половины XIX столетия процесс формирования экологии продвинулся далеко вперед, определились ее основные принципы, методы и точки приложения к практике. Для окончательного становления экологии как самостоятельной отрасли биологии надо было подвести под нее прочный методологический фундамент. Им явилось эволюционное учение Дарвина, ознаменовавшее начало принципиально нового этапа развития биологии.

Глава 23

Развитие идеи эволюции органического мира

Идея эволюции органического мира, исподволь созревая в биологии на протяжении XVIII в., в наиболее четкой и систематически разработанной форме была развита на грани XVIII и XIX вв. Ламарком. Его теория, однако, не получила вплоть до распространения дарвинизма сколько-нибудь широкого признания. Ламарк не смог убедить современников в эволюции видов не только потому, что он не сумел привести прямых фактов в доказательство эволюции, но и потому, что не сумел вскрыть механизм, с помощью которого может

¹⁴⁴ Там же, стр. 205.

совершаться этот процесс, не сумел показать, каким образом и как могла постепенно, естественно, а не в результате творения, сложиться удивительная целесообразность органических форм, их пригнанность к условиям существования. Чтобы решить эту проблему, требовалось не просто больше фактов, нужен был новый подход к их объяснению, новый принцип их объяснения. Это требовало в свою очередь иного строя мышления, чем тот, который господствовал в XVIII в. Естествознание XVII–XVIII вв. в объяснении явлений исходило из механистического понимания причинности. Оно не выходило за пределы рассмотрения простых закономерностей по схеме: непосредственное воздействие – немедленный прямой, соответствующий этому воздействию, результат. Проблема же эволюции требовала выхода за рамки рассмотрения единичного явления и непосредственного результата действующего на него фактора. Не индивид, а вид как целое, не механические, а статистические закономерности должны были стать предметом рассмотрения. Этот принцип был найден Дарвином и получил конкретное выражение в его учении о естественном отборе. Это было не просто продвижение по тому пути, по которому шли предшественники, а принципиально новое решение, в основе которого лежал иной строй мышления.

И все же открытие Ч. Дарвина было непосредственно связано с предшествующим развитием идеи эволюции. Оно могло появиться лишь в условиях, когда сама идея эволюции достаточно определенно выявилась в науке. 50-летний период от появления «Философии зоологии» до выхода «Происхождения видов» был периодом вызревания идеи эволюции, периодом кризиса традиционных креационистских воззрений на органический мир. На протяжении первой половины XIX в. обнаруживалось все больше фактов, которые не могли быть объяснены на основе представлений о неизменяемости природы. Противоречие между накапливавшимися фактами и господствовавшими креационистскими воззрениями постепенно нарастает, становится более острым.

Борьба трансформизма и креационизма в начале XIX века.

Наиболее ярким выразителем и защитником креационистской доктрины был Ж. Кювье. Согласно его воззрениям, любое живое существо представляет собой замкнутую статическую систему, отвечающую двум основным принципам, или законам – соотношения, или корреляции, и условий существования (конечных причин). В соответствии с первым из них, все органы и системы организма взаимно связаны и взаимно обусловлены и все они созданы для определенной цели, осуществляемой через их функции. Согласно второму, организм устроен так, что его органы не только скоррелированы друг с другом, но заранее приспособлены к жизни в определенных условиях существования. Организмы могут погибнуть, если изменятся условия, целые фауны и флоры могут навсегда исчезнуть с лица Земли, но они не могут измениться. Оба эти принципа в трактовке Кювье носили ярко выраженный телеологический характер: целесообразность строения и вечная гармония природы абсолютны, они были predeterminedены заранее как некая высшая цель. Вместе с тем принцип корреляций отражал объективно существующую взаимозависимость органов и систем в организме, и его открытие имело большое научное значение. Оно позволило осмыслить многие факты и сыграло важную роль в развитии сравнительной анатомии и палеонтологии.

Успех сравнительно-анатомических и палеонтологических исследований Кювье принес ему мировую славу и привлек к нему многочисленных учеников и последователей. Вместе с заслуженным признанием его специальных исследований была упрочена и его метафизическая концепция.

Формально Кювье не говорил о творении, но по существу его учение было насквозь креационистским.

В поисках согласования этой концепции с накопившимися к началу XIX в. палеонтологическими данными, свидетельствовавшими о том, что животный мир на

протяжении геологического времени изменялся, Кювье в 1812 г. развил теорию катастроф.

Согласно этой теории, в результате геологических катаклизмов на огромных территориях гибло все живое. Затем эти территории заселялись новыми формами.

Один из последователей Кювье палеонтолог А. д'Орбиньи логически «развил» теорию своего учителя и вместо одного акта творения провозгласил 27 повторных актов творения по числу известных к тому времени геологических формаций с характерными для них фаунами и флорами.

Интересно, что даже такие биологи, как И. Меккель, Э. Серр и Ф. Пикте, установившие факты параллелизма эмбриональных стадий развития, палеонтологических и систематических рядов, стояли на позиции неизменяемости видов, хотя установленные ими факты свидетельствовали в пользу *эволюции* и в дальнейшем послужили сильными аргументами для доказательства исторического развития органического мира. Еще труднее объяснить, как могло получиться, что К.М. Бэр, который на протяжении 20-х годов XIX в. неоднократно обращался к вопросу о происхождении и развитии органической жизни, в своей классической работе по эмбриологии животных (1828), внесшей неоценимый вклад в обоснование теории эволюции, по существу высказал отрицательное отношение к ней.

Могучая сила традиции сказалась и на воззрениях Лайеля. Обосновав теорию постепенного исторического развития земной поверхности под влиянием естественных причин, он все же не решился признать изменчивости населяющих ее существ и даже после ознакомления с теорией Дарвина принял ее не сразу.

Концепции Кювье противостояли трансформистские воззрения другого крупнейшего сравнительного анатома начала XIX в. – Этьена Жоффруа Сент-Илера. В противоположность учению Кювье об изначальном существовании четырех типов строения, Жоффруа развивал идею единства плана строения всех животных. Это была главная идея его творчества. Стремясь обосновать ее, он привлек обширный материал: из области эмбриологии, тератологии и палеонтологии, широко применял сравнительный метод исследования. Большой его заслугой было раскрытие того, что органы, которые у взрослых животных различных систематических групп выглядят совершенно различными, при сопоставлении их на эмбриональной стадии отчетливо выявляют картину полного подобия. Это послужило разработке эмбриологического метода в систематике и учения о гомологии. Жоффруа резко выступал против телеологического истолкования органических форм. В основе их единства лежит, по его мнению, не единство цели, а «единство организации».

Идея единства плана строения подготавливала почву для признания общности происхождения и исторического развития органического мира. И опять-таки, хотя объективно взгляды, которые отстаивал Жоффруа, делали такой вывод закономерным¹⁴⁵, он не сделал его. Видимо, это обуславливалось несколькими причинами, ближайшей из которых была свойственная большинству творцов нового в науке известная односторонность. Большая поглощенность главной идеей исследования и углубление в соответствующий материал ведут к определенной направленности мысли. Для Жоффруа это была идея единства плана строения животных.

Жоффруа допускал изменяемость видов, но эта проблема не была для него предметом специального изучения. Так, предками современных крокодилов он считал найденных им в Нормандии ископаемых ящеров. Главную причину изменчивости он усматривал в воздействии внешней среды. Особенно резкие изменения, вплоть до превращения одного класса в другой, она может вызвать, действуя на зародышевое развитие. Именно таким путем, полагал Жоффруа, произошли, по-видимому, птицы от рептилий. Но развитие, во всяком случае, до начала 30-х годов, он понимал лишь как быстрые и резкие трансформации, возникающие на стадии яйца или на ранних этапах эмбрионального развития.

¹⁴⁵ На это, правда, в осторожной форме, указал еще в 1843 г. А.Д. Галахов в статье «Философия анатомии» («Отечественные записки», 1843, т. 27), посвященной концепции Жоффруа.

Шеллингианская натурфилософия и проблема развития органического мира.

Существенную роль в проникновении в биологию идеи развития в 20-30-е годы XIX в. сыграла немецкая натурфилософия. Возникнув в качестве реакции на грубый механицизм и ограниченность плоского эмпиризма, это направление страдало, если не полным пренебрежением, то большой недооценкой опытного исследования природы. Натурфилософы считали, что в опыте раскрывается лишь явление, сущность же его может быть выявлена только умозрительным путем.

Наиболее известными представителями этого направления в Германии были Фридрих Вильгельм Шеллинг, Готфрид Тревиранус и Лоренц Окен.



Лоренц Окен. 1779–1851.

Шеллинг в своей натурфилософии исходил из идеи всеобщей связи в развитии явлений через борьбу полярных, или иначе противоположных, сил. Он стремился представить мир в развитии, и в этой связи высказал немало интересных соображений. Он отверг абсолютное противопоставление неорганического и органического мира и стремился вывести возникновение жизни из общих законов мироздания. Одним из интереснейших следствий этого была блеснувшая у него мысль о возможности объяснить все формы в органическом мире, признав их результатом постепенного развития.

В 1798 г. в книге «О мировой душе» Шеллинг писал: «Мы бы сделали, по крайней мере, шаг в сторону указанного объяснения, если бы удалось показать, что последовательный ряд всех органических форм осуществлялся посредством постепенного развития одной и той же организации. То, что наш опыт не дает примера преобразования природы, не дает

случаев перехода одной формы, или вида, в другую форму.... не является свидетельством против указанной возможности; ведь сторонник приведенного взгляда мог бы ответить, что изменения, которым подвержена органическая природа (до наступления состояния всеобщего покоя в органическом мире), могут происходить в более продолжительные периоды времени, в сравнении с которыми наши периоды (обусловленные временем обращения Земли вокруг Солнца) не могут служить мерилom, поскольку первые настолько велики, что наш ограниченный опыт не в состоянии охватить их круговорот»¹⁴⁶.

За подобными высказываниями Шеллинга не стояло, однако, признание реальной эволюции органического мира, поскольку развитие понималось им лишь как развитие идеи.

«Каждый предмет, – писал он, – который выступает перед нами фиксированным, природа зачала с совершенно новыми предначертаниями. Следовательно, утверждение, будто различные организации действительно образовались путем постепенного развития друг из друга, является результатом неправильного понимания известной цели, которая действительна лишь для сознания»¹⁴⁷.

Различные виды, по Шеллингу, это последовательные остановки в развитии мирового духа.

Натурфилософские идеи Шеллинга нашли затем воплощение в сочинениях Окена и Тревирануса и оказали заметное влияние на взгляды многих немецких биологов начала XIX в.

По Окену, развитие идет путем поляризации. «Абсолютный дух», раздваиваясь, порождает материю, или эфир. Эфир поляризуется, давая начало солнцам и планетам. При его дальнейшей поляризации на планетах образуются разные вещества, в том числе углерод. Под влиянием каких-то неизвестных сил углерод при соединении с водой и воздухом дал начало «первобытной слизи», из которой произошло все органическое.

Исходной, элементарной формой организма, по Окену, был «первичный слизистый пузырек», который Окен называл «инфузорией». Их совокупность образует сложный организм. Все растения и животные являются лишь «метаморфозами инфузорий», т. е. первичного слизистого пузырька. В этих туманных построениях впоследствии пытались усмотреть отдаленный прообраз клеточной теории. Но в основе этих построений лежало не изучение микроскопического строения организмов, а идея о том, что в единичном, малом (микрокосме), в любом явлении повторяется всеобщее (макрокосм). Мир состоит из отдельных планет, а идеальной мировой формой является шарообразная. Отсюда организмы должны состоять из множества микроскопических шарообразных образований. Естественно, что заключение, сделанное таким путем и на такой основе, не было серьезно воспринято естествоиспытателями.

Животный мир, по Окену, составляет единый организм, в котором отдельные виды являются чем-то вроде самостоятельно существующих частей, или органов. Соответственно этому представлению Окен построил свою систему животных, в которой отдельные группы как бы олицетворяют те или иные органы человека. Так, он говорил о животных желудка, сердца, кожных, внутренностных, мускульных и т. д. Систематические подразделения располагались в его системе в порядке усложнения организации, критерием которой Окен считал увеличение числа органов, приспособленных к выполнению определенной функции.

Поиски единства и связей всего и во всем приводили порой к любопытным заключениям, помогали увидеть то, на что прежде не обращали внимания. Так, Окен

¹⁴⁶ F.W.J. Schelling. Von der Weltseele, eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus. Hamburg, 1798, S. 6–8.

¹⁴⁷ F.W.J. Schelling. Erster Entwurf einer System der Naturphilosophie. Jena und Leipzig, 1799, S. 59.

одновременно и независимо от Гёте высказал мысль, что череп состоит из нескольких видоизмененных шейных позвонков.

В противовес идее творения Окен провозгласил, что ни один организм выше «инфузорий», в том числе человек, не был создан, но развился. Однако дальше провозглашения общего принципа Окен не пошел. В его сочинениях нельзя найти сколько-нибудь конкретных представлений о реальном развитии органического мира. Он, как и большинство натурфилософов-идеалистов, мало заботился об этом. Он не столько стремился отразить природу в своей системе, сколько навязать свою систему природе, и от этого, его построения, даже когда он обращался к фактическому материалу, приобретали туманный, а порой и просто фантастический характер. Идея о, происхождении одних форм из других утонула во вдохновенных, но отвлеченных рассуждениях о всеобщем движении и изменении природы под влиянием мировых полярных сил – притяжения и отталкивания, света и тьмы и т. п., а идея о подлинном единстве органического мира по происхождению была подменена фантастическим представлением о животном царстве как едином организме, в котором реальные виды составляют отдельные органы.

Характеризуя историческое значение натурфилософии, Энгельс писал, что она «... заменяла неизвестные еще ей действительные связи явлений идеальными, фантастическими связями и замещала недостающие факты вымыслами, пополняя действительные пробелы лишь в воображении. При этом ею были высказаны многие гениальные мысли и предугаданы многие позднейшие открытия, но немало также было наговорено и вздора»¹⁴⁸.

В первые десятилетия XIX в. натурфилософия получила столь широкое распространение в Германии, что ее волна грозила затопить немецкую науку. Под ее влиянием находились не только заурядные университетские профессора, прикрывавшие невежество звонкой фразой, но и такие видные немецкие ученые, как зоологи Г. Гольдфус и Неес фон Эзенбек, натуралист Б. Котта, физиологи К. Бурдах и И. Мюллер, сравнительный анатом, и эмбриолог И. Деллингер и др. В известной мере она оказала влияние и на Жоффруа Сент-Илера.

В 20-30-е годы натурфилософские идеи получили распространение и в России, где их развивали такие биологи, как Д.М. Велланский, М.Г. Павлов, Я.К. Кайданов, П.Ф. Горяинов, М.А. Максимович. Однако господствующего положения идеи Шеллинга и Окена в России не имели. Восприняв рациональное зерно в их философии, прежде всего принцип развития, такие русские биологи, как И.Е. Дядьковский, К.Ф. Рулье, отчасти М.А. Максимович, М.Г. Павлов подвергли критике ее идеалистическую сущность и связанные с ней недооценку опытного исследования, искаженное отражение природы. Для многих из них период увлечения натурфилософией не был продолжительным.

Шумной волной прокатившись по немецким университетам и задев молодое поколение ученых некоторых стран Европы, натурфилософия довольно быстро потеряла престиж в кругах естествоиспытателей, хотя ее отголоски еще сравнительно долго давали о себе знать. Несмотря на энергичный натиск и большую литературу, оставленную ею, немецкая натурфилософия не внесла сколько-нибудь существенного, конкретного вклада в разработку эволюционного учения.

Более близкое отношение непосредственно к идее эволюции имели сочинения немецкого ученого начала XIX в. Готфрида Тревирануса и Вольфганга Гёте.

Взгляды Тревирануса несут на себе следы сильного влияния, с одной стороны, натурфилософии Шеллинга и Окена, с другой – воздействия идей французских натуралистов, и прежде всего Бюффона. В своем трехтомном труде «Биология» (1802), а затем в книге «Явления и законы органической жизни» (два тома, 1831–1832) он попытался синтезировать биологические знания своего времени, дав им философское освещение. Заметим, кстати, что он одновременно и независимо от Ламарка ввел термин «биология».

Тревиранус считал, что простейшие организмы возникли путем самозарождения. В

148 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 21, стр. 304–305.

дальнейшем постепенно благодаря перерождению из них произошло все многообразие органических форм. Живые существа одарены способностью приспосабливаться к изменениям внешней среды. Это свойство, вызванное к жизни всеобщим началом мира (Universum), и обеспечило постепенное восхождение от одной ступени организации к другой, более высокой.

Зачатки эволюционных воззрений содержались также в интересном произведении польского медика и ученого Енджея Снядецкого. «Теория органических существ» (т. I, 1804; т. II, 1811). В 20-е годы XIX в. вышли немецкий и французский переводы этого труда, в котором Снядецкий, подобно тому, как несколько лет спустя в России И.Е. Дядьковский, пытался разработать теоретические основы физиологии и медицины. Идея эволюции не рассматривалась автором специально, но она вытекала из главной идеи его труда – жизнь есть процесс непрерывного самообновления организмов путем ассимиляции веществ из окружающей среды.

И.В. Гёте.

Стремление осмыслить органический мир как целое, в его единстве, уловить это единство в бесконечном многообразии форм было характерным и для Вольфганга Гёте. Первый толчок поискам в этом направлении дало ему, вероятно, чтение «Естественной истории» Бюффона, которая еще в юности произвела на него сильное впечатление.

Взгляды Гёте часто связывают или сближают с немецкой натурфилософией. Справедливо в этом лишь то, что Гёте не удовлетворяло простое описание разрозненных фактов, что он искал философского осмысления знаний о живой природе и подобно немецким натурфилософам стремился показать природу в единстве и развитии. Сходство можно усмотреть еще и в том, что некоторые идеи Гёте выступали иногда больше в форме догадки, предчувствия, смелой дедукции, чем строго обоснованного эмпирического заключения или научной гипотезы. Вероятно, это правильнее объяснить состоянием науки того времени, чем прямым воздействием натурфилософии, с которой Гёте, конечно, был хорошо знаком.

Значительно ранее Жоффруа Сент-Илера Гёте сделал серьезную попытку найти единство плана строения, как животных, так и растений.

В морфологии конца XVIII – начала XIX в. идея об идеальном плане, об «архетипе» имела довольно широкое распространение. Она не могла не оказать своего влияния на Гёте, склонного к дедуктивному мышлению. Поиск общего типа строения живых существ и обоснование на этой основе единства органического мира стали главной идеей естественнонаучного творчества Гёте, причем он понимал общий тип не только как идею, но и как реально существовавшего предка современных живых форм. Гёте даже надеялся найти в природе исходную форму, давшую начало всем растениям.

В поисках единого «остеологического типа» млекопитающих Гёте выполнил важную работу о межчелюстной кости, в которой впервые показал, что эта кость, отсутствующая у взрослого человека, имеется у его эмбриона; независимо от Окена создал «позвоночную теорию черепа», исходившую из гипотезы, что череп возник путем метаморфоза шести верхних шейных позвонков. Аналогичным путем, отыскивая морфологический тип среди растений, Гёте пришел к выводу, что все органы растений, включая пестики, тычинки и плоды, являются метаморфозами одного и того же образования, которое он условно назвал «листом».

Но если все многообразие организмов является бесчисленным видоизменением единого реально существовавшего типа, то отсюда естественно было предположить, что столь бросающиеся в глаза различия между разнообразными формами растений и животных есть результат развития во времени. Гёте прямо не писал об этом, но во всех его морфологических работах фактически подспудно содержалась мысль о преобразовании органических форм.

Гёте отвергал теорию катастроф и телеологическое понимание органической целесообразности. «Животное формируется обстоятельствами для обстоятельств; отсюда его внутреннее совершенство и его целесообразность в отношении внешнего мира», – писал он¹⁴⁹. В споре Жоффруа Сент-Илера с Кювье Гёте был на стороне первого.

Накопление данных о развитии органического мира в 20-30-е годы XIX века.

Важное значение для обоснования идеи эволюции имело возникновение в 30-е годы XIX в. исторической геологии и палеонтологии, противопоставивших катастрофам Кювье идею постепенного исторического изменения лика Земли путем медленных непрерывных изменений в течение огромных геологических периодов.

Развитие сравнительной анатомии, возникновение в конце 20-х годов сравнительной эмбриологии, успехи биогеографии и систематики, создание клеточной теории – все это убедительно свидетельствовало о единстве органического мира, подводило к идее общности его происхождения. О естественной близости и связи органических форм, о переходах между различными классами и типами в животном и растительном мире свидетельствовал также необычайно возросший материал, относящийся к описательной зоологии и ботанике. Ботаниками и зоологами, особенно селекционерами, был накоплен огромный материал, ярко и убедительно говоривший об изменчивости организмов. В пользу теории развития свидетельствовал также параллелизм между развитием зародышей и рядом ископаемых форм, обнаруживаемых в последовательных слоях земли. Однако, несмотря на все это, господствующим в рассматриваемый период оставалось представление о постоянстве видов.

Ни сравнительная анатомия, ни палеонтология, ни эмбриология, ни сравнительная эмбриология сами по себе, автоматически не вели к признанию эволюции. Мы хорошо видим это на примере Кювье, Блуменбаха и Меккеля, Бэра и многих других. Кювье был одним из основоположников сравнительной анатомии и палеонтологии, дал блестящие работы в этих областях, однако он не только не пришел к признанию эволюции, но воинственно выступал против этой идеи. То же можно сказать и о его ученике д'Орбиньи и многих других. Не сделали эволюционных выводов из своих сравнительно-анатомических исследований ни Блуменбах с Меккелем, ни Бэр из своих сравнительно-эмбриологических открытий.

Материал со всей очевидностью вел к определенному выводу. Казалось бы, он напрашивался сам собой. Оставалось только сформулировать его. Были и идея эволюции, и подтверждающий ее материал. Нужно было лишь связать их друг с другом. Но такой простой эта ситуация только кажется. Очевидной она становится лишь после того, как вывод или открытие уже сделаны. Тот, кто хочет разобраться в движении науки, должен это понимать, и в то же время он не может не задуматься над вопросом – почему же в самом деле те, кто добыл факты, глубже других проник в них, часто останавливаются перед выводом, а другие – современники или принадлежащие к ближайшему поколению – оказываются в состоянии сделать тот вывод, перед которым остановились часто несравненно более крупные ученые?

Наука не имеет еще ответа на эти вопросы. В философском плане он ясен – никакая совокупность фактов не создает еще теории. Создание теории предполагает переход на новую ступень, требует высокого уровня теоретического обобщения, умения видеть не только отдельные факты, но и связи между, казалось бы, далекими явлениями, воспринимать непосредственно наблюдаемое как элемент более общей системы.

Однако историю науки такой общий ответ удовлетворить не может. История науки должна раскрыть, как происходит приращение знаний.

Не раскрывает описанный феномен и психология творчества, так как дело не только в личности данного ученого, его одаренности, интуиции, богатстве воображения и т. п. Для того чтобы разобраться в нем, надо, видимо, учитывать множество факторов, как личностных, так и социально-психологических, интеллектуальную среду, в которой сложился и действует данный ученый, мотивацию его творчества, направленность его интересов, его мировоззрение, беря все это в контексте развития науки соответствующего времени. И если пока мы не можем объяснить этот феномен, то, по крайней мере, должны обращать на него внимание всякий раз, когда встречаемся с ним, чтобы все более и более конкретно выявлять его черты.

Те выводы, которые не сделали Кювье, Бэр и другие биологи в первой четверти XIX в., располагая куда более богатым материалом, сделал на основе сопоставления скелетов современных и ископаемых позвоночных Х.И. Пандер. В своей «Сравнительной остеологии» (1821–1831), выпущенной совместно с художником д'Альтоном, он определенно признал эволюцию видов, что отметил Дарвин в историческом очерке к «Происхождению видов».

Уже в третьем выпуске «Сравнительной остеологии» (1822) говорилось, что о появлении новых форм «иначе как путем постепенного превращения и речи быть не может»¹⁵⁰. В шестом выпуске (1824), не называя Кювье, авторы полностью отвергли взгляды, составляющие основу его общих представлений об органическом мире. «То воззрение, по которому животные в разнообразии их форм рассматриваются как замкнутое независимое целое, не изменяемое посредством влияний извне, не только не может объяснить нам разнообразия животного мира, но и не находит никакого смысла в сравнении животных между собой»¹⁵¹. Изменение организации животных, говорилось там же, могло произойти «через посредство ряда связанных между собой переходных звеньев, благодаря длительному постепенному воздействию изменяющихся внешних условий и благодаря постепенным изменениям в направлении склонностей животных»¹⁵².

Диспут Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера и его влияние на разработку идеи эволюции.

Обстановка для защитников идеи эволюции стала особенно неблагоприятной после 1830 г., когда Жоффруа Сент-Илер потерпел поражение в знаменитом диспуте с Кювье во Французской Академии наук.

Поводом для начала диспута послужило сообщение Жоффруа о работе Лорансе и Мейрана, утверждавших, что, если представить себе сепию позвоночным животным, туловище которого перегнуто вдвое так, что таз оказался на уровне затылка, то мы получим совершенное подобие расположения внутренних органов сепии и позвоночного. Отсюда делалось заключение о единстве плана строения позвоночных и беспозвоночных. Кювье выразил несогласие с доводами и выводами Лорансе и Мейрана и резко обрушился на учение Жоффруа о единстве плана строения всех животных, противопоставив ему свое учение о четырех изначально обособленных типах строения.

Спор продолжался в течение восьми месяцев, принял резкую форму и вышел далеко за стены Академии. За ним следили биологи не только Франции, но и других стран. Отклики на него быстро появились в научных изданиях, в том числе русских. Формально спор шел по специальным вопросам морфологии животных. Фактически же это был спор об эволюции

150 Цит. по кн.: Б.Е. Райков. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 2. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 181.

151 Там же, стр. 177.

152 Цит. по кн.: Б.Е. Райков. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 2. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 178.

или постоянстве видов. За этим вопросом скрывались еще более широкие вопросы мировоззрения. Это была борьба между представителями нового, прогрессивного направления, в науке и одним из самых сильных защитников старого, но все еще господствовавшего мировоззрения. В условиях Франции 1830 г. диспут приобрел политическую окраску. Его широко освещали во французских газетах того времени наравне с важнейшими политическими событиями, причем левые газеты безоговорочно выступали на стороне Жоффруа, консервативные – Кювье.

Жоффруа Сент-Илер не смог представить убедительный материал в защиту идеи единства строения всех животных, и победа осталась на стороне Кювье. В рамках сравнительной анатомии этот спор не мог быть разрешен. Только доказательство единства животных по происхождению, что было осуществлено теорией Ч. Дарвина, давало возможность его научного решения. Опираясь на эту теорию, вскоре после ее опубликования А.О. Ковалевский и И.И. Мечников доказали сходство ранних стадий зародышевого развития всех многоклеточных животных.

Исход борьбы между Жоффруа Сент-Илером и Кювье нанес идее эволюции весьма ощутимый удар и продлил господство креационизма еще на 30 лет. «Под влиянием учения Кювье, – писал Н.Г. Чернышевский, – были не только отвергнуты почти всеми натуралистами, но и забыты большинством их всякие мысли о происхождении нынешних видов растений и животных от прежних»¹⁵³. Однако и в это тяжелое для эволюционной теории время были отдельные биологи, которые хотя и робко и только частично, но продолжали высказываться в защиту принципа эволюции и накапливать фактический материал для его обоснования.

Прежде всего, следует отметить, что Жоффруа Сент-Илер после своего поражения в споре с Кювье не отказался от своих убеждений. После 30-летних поисков сравнительно-анатомических доказательств в защиту идеи единства строения животного мира он обратился к отысканию причин, определяющих многообразие форм при их морфологическом единстве и специальному рассмотрению палеонтологических данных, и в результате приблизился к пониманию преемственности развития. Менее чем через год после исторического диспута в статье «О степени влияния окружающей среды на изменение животных форм» он писал, что не сомневается в том, что современные животные связаны с давно вымершими формами непрерывной цепью переходов. Однако до сколько-нибудь целостной эволюционной концепции он так и не поднялся.

Отдельные высказывания в пользу признания эволюции в 30-40-е годы встречались также в трудах немецких ученых Леопольда фон-Буха и Бернгарда Котта, австрийского ботаника Ф. Унгера, бельгийского палеонтолога д'Омалиуса, швейцарского натуралиста А. Моритци и др.

Л. фон-Бух отвергал представление о том, будто изменения фаун и флор на протяжении геологического времени были следствиями катастроф. Он высказывал мысль о родстве между вымершими и современными животными и допускал возможность постепенного превращения одних видов в другие под влиянием внешних условий. Сходных воззрений придерживался д'Омалиус. Уже в 1831 г.¹⁵⁴ он писал, что «ныне живущие существа происходят путем перерождения от существ первых времен...»¹⁵⁵. В 1846 г. он категорически отверг учения о катастрофах и творческих актах. Религиозные догматы и самое слово «творение», по его мнению, должны быть устранены из естественных наук¹⁵⁶.

153 Н.Г. Чернышевский. Полн. собр. соч., т. 10. М., 1951, стр. 743.

154 Э. Жоффруа Сент-Илер. Избранные труды. М., «Наука», 1970, стр. 484.

155 D'Omalius d'Halloy J.-B.-J. *Eléments de géologie*. Paris, 1831, p. 526–531.

156 Note sur la succession des êtres vivants. – Bull. de la Soc. Géologique de France, 1846, t. 3, sér. 2, 490.

Кажущееся постоянство видов далеко не абсолютно. Доказательством этого он считал изменения организмов под воздействием изменения среды, которые, как он полагал, закрепляются в потомстве до нового сдвига в среде. В числе других примеров он ссылался на изменение домашних животных и культурных растений, считая, что они достигались благодаря изменению пищи и условий содержания или возделывания. Поскольку геология, писал д'Омалиус, свидетельствует о том, что условия на Земле претерпели значительные изменения, необходимо допустить, что изменения животных и растений в прошлом происходили в гораздо больших масштабах и быстрее, чем сейчас.

Примерно такие же взгляды, только с еще большим оттенком ламаркизма, развивал и А. Моритци. Подобно д'Омалиусу, он считал, что идея постепенной эволюции получает наибольшее подтверждение в геологической летописи и что в прежние геологические эпохи организмы были более склонны к изменчивости. В работе «Размышления о виде в естественной истории» (1842)¹⁵⁷ он писал, что если внешние условия «постепенно изменяются, это отражается на организации, которая изменяется согласно потребности». Претерпев однажды небольшое изменение, организм продолжает все более уклоняться от исходного типа. Моритци, как и Ламарк, отрицал реальность вида.

В 1844 г. появилась изданная анонимно книга английского писателя Роберта Чемберса «Следы творения». Она привлекла к себе большое внимание и менее чем за десять лет переиздавалась десять раз. Автор развивал в ней мысль, что все организмы от простейших до самых высокоорганизованных связаны между собой и произошли путем постепенного усложнения. Книга была лишена научной строгости, не говоря уже о том, что автор объявлял причиной развития организмов мистические жизненные импульсы. Т. Гексли полагал, что такими произведениями сторонники эволюции компрометируют идею, которую хотят доказать. По мнению же Ч. Дарвина, книга Чемберса принесла в Англии существенную пользу тем, что привлекла к проблеме эволюции внимание широких кругов читателей и способствовала преодолению предрассудков и предубеждения против идеи развития органического мира, подготовив, таким образом, почву для восприятия научных представлений об эволюции.

Рассмотренные работы свидетельствуют о том, что, хотя идеи Ламарка не остались незамеченными и оказали известное влияние, более чем за 30-летний период после опубликования «Философии зоологии» не только не произошло существенного сдвига в развитии идеи эволюции, но не был достигнут даже тот уровень в постановке проблемы эволюции, до которого поднялся Ламарк. Это еще раз подтверждает, что, несмотря на безусловную преэминентность в развитии науки, ее движение часто осуществляется не по прямой восходящей линии, а значительно сложнее.

Зарождение идеи отбора.

Особый интерес представляет вопрос о зарождении идеи отбора как фактора эволюции. Намеки на эту идею встречаются уже в XVIII в., в частности, в сочинениях Ламеттри и Дидро и даже раньше в известной поэме Лукреция Кара. В более определенной форме она выступает в трудах некоторых натуралистов первой половины XIX в. Характерно, что те немногие, кто более или менее предугадывали, что принцип отбора может оказаться полезным в объяснении некоторых трудных вопросов (именно уловил, почувствовал, предугадал, поскольку никто до Дарвина не осознал всего значения отбора в природе) были англичанами, учеными страны, где в то время особенно широко практиковался метод отбора в животноводстве и где свободная конкуренция, борьба всех против всех за место под солнцем, за благополучие и процветание успели укорениться в сознании многих как естественное состояние общества. В сущности только о трех английских ученых можно

157 A. Moritzi. Réflexions sur l'espèce en Histoire naturelle, 1842, p. 33–82.

сказать, что они определенно писали об отборе в природе. Это – Вильям Уэллс, Патрик Мэттью и Эдвард Блит. Заслуги двух первых отметил Дарвин в «Происхождении видов».

В докладе в Лондонском королевском обществе (1813, опубликован в 1818), посвященном расовым различиям у человека, Уэллс высказал предположение, что различия между европейцами и африканцами в цвете кожи и способности противостоять местным заболеваниям могли развиться на ранних этапах истории человечества как следствие постепенного вымирания менее устойчивых. Дальнейшее закрепление этих рас он ставил в связь с изоляцией их друг от друга под влиянием социальных факторов. Этот процесс Уэллс сопоставил с хорошо известным в Англии того времени методом искусственного отбора. Уэллс, однако, не только не распространил принцип отбора на растительный и животный мир, но вообще не был эволюционистом.

Вполне осознанную попытку объяснить процесс видообразования при помощи естественного отбора мы встречаем в труде английского лесовода Патрика Мэттью «Строевой корабельный лес и древонасаждение» (1831). Мэттью чисто интуитивно, по аналогии с хорошо знакомым ему искусственным отбором, предположил, что отбор является тем механизмом, с помощью которого осуществляется в природе изменение видов. Сам же отбор, который он назвал «отбором при помощи закона природы» («selection by law of Nature»), осуществляется благодаря наличию в природе борьбы за существование, приводящей к переживанию особей, наиболее соответствующих условиям своей среды. В результате на протяжении достаточно длительного времени один вид может дать начало многим и разнообразным видам, и именно таким путем в ходе непрерывной эволюции возникло на Земле бесчисленное многообразие органических форм. Наряду с этим Мэттью приписывал большую роль в эволюции прямому действию условий жизни и ввел добавочный фактор – «желание (волю) или чувство» организма, – ответственный за ускорение процесса. В этом сказались несомненное влияние на него взглядов Ламарка. Наконец, эволюционные воззрения Мэттью своеобразно сочетались с концепцией многократных катастроф. По его мнению, после каждой катастрофы новая фаза эволюции начиналась с немногочисленных низших форм, уцелевших при геологическом перевороте. После катастрофы развитие идет особенно быстро, поскольку перед новыми формами открываются обширные незаселенные пространства.

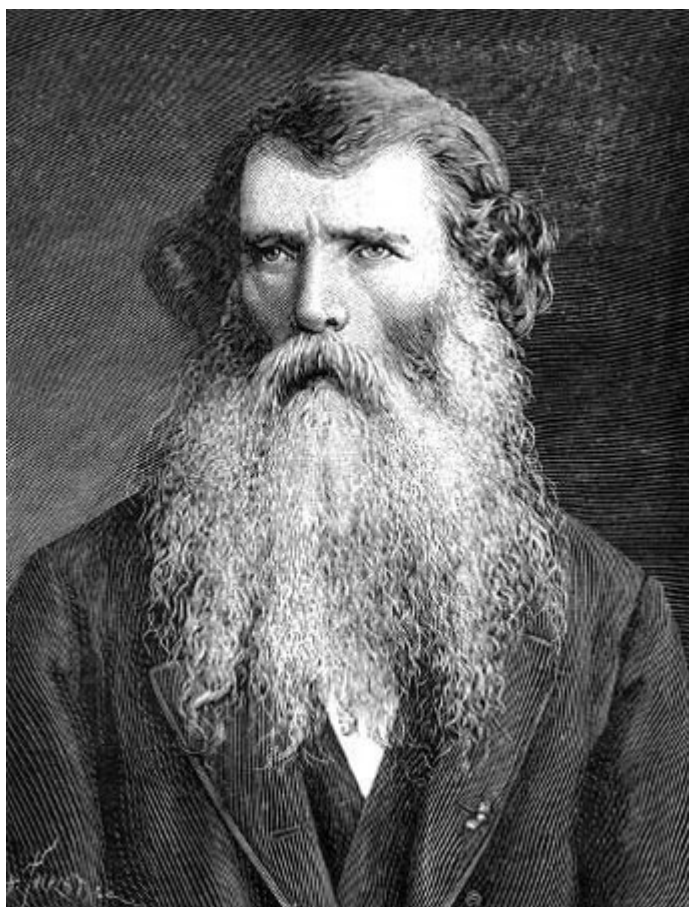
Взгляды Мэттью не обратили на себя внимания и практически оставались неизвестными натуралистам вплоть до 1860 г., когда Мэттью после ознакомления с «Происхождением видов» опубликовал извлечения из своей книги, касающиеся эволюции, и заявил о своем приоритете на открытие естественного отбора. Только после этого Ч. Дарвин впервые ознакомился с книгой Мэттью и в «Историческом очерке» к третьему изданию «Происхождения видов» указал на бесспорные заслуги Мэттью в предвосхищении теории естественного отбора.

Взгляды Мэттью не обратили на себя внимания главным образом потому, что *он сам в свое время не осознал их значения* и высказал их попутно в разных местах книги по весьма специальному вопросу, без фактического обоснования и потом почти 20 лет к ним не возвращался. Таким образом, идеи Мэттью не оказали в первой половине XIX в. никакого влияния на развитие учения об эволюции. То же самое произошло и с идеями Эдварда Блита. О том, что он также высказывал мысли об отборе в природе, спохватились по существу только в наше время. В свое время они остались совершенно незамеченными. В 1835 и 1837 гг. Блит в двух статьях, опубликованных в английском «Журнале естественной истории», действительно высказывал мысль о том, что в природе существует жестокая конкуренция и борьба за пищу, и поэтому только сильнейшие, наиболее приспособленные к условиям данной местности, могут оставить потомство. Однако Блит не был эволюционистом. Наоборот, эти мысли он привел для обоснования традиционного учения о постоянстве видов. Вероятно, в силу этого они и не обратили тогда на себя внимания, так как учение о постоянстве видов было настолько признанным и непререкаемым, что никто не нуждался в его дополнительном обосновании и никого не интересовали новые аргументы в

его пользу. Более того, в этом смысле – в смысле доказательства предусмотренной творцом гармонии и равновесия в природе (плотоядные созданы, чтобы не дать расплодиться сверх меры мелким и травоядным, а те, – чтобы быть пищей для хищников, слабые пожираются сильными, чтобы не допустить вырождения, и т. п.) – соображения Блита не были новыми.

Ш. Нодэн и его представления об эволюции.

С работами французского ботаника Ш. Нодэна связаны блестящие страницы в изучении наследственности и изменчивости в середине XIX в. Вслед за И. Кельрейтером и своим соотечественником О. Сажрэ он пытался поставить изучение этих явлений у растений на строго экспериментальную основу. Ч. Дарвин упоминает его в «Происхождении видов» как одного из своих предшественников.



Шарль Нодэн. 1815–1899.

Уже в одной из первых своих работ – статье о видах и разновидностях (1852) Нодэн высказал убеждение, что сходство в строении, отмечаемое у многих ныне живущих организмов, является следствием их кровного родства, оно получает убедительное объяснение лишь в том случае, если принять общность происхождения и эволюцию форм¹⁵⁸. Система живых существ не может быть «не чем иным, – писал он, – как генеалогическим древом»¹⁵⁹. Нодэн считал, что развитие диких форм определяется теми же причинами,

158 См. О. Сажрэ, Ш. Нодэн, Г. Мендель. Избранные работы о растительных гибридах. М.-Л., 1935, стр. 226.

159 Там же, стр. 230.

которые действуют в селекционной практике, а она состоит в выборе для скрещивания из большого числа индивидуумов тех, которые уклоняются в желательную для человека сторону, и в дальнейшей «обдуманной и непрерывной сортировке» приплода из поколения в поколение. Таков же путь и природы, отмечал Нодэн, причем между ним и «нашим образом действия... разница исключительно количественная».

Как мы видим, Нодэн довольно близко подошел к идее отбора, однако понять его подлинное значение в эволюции он не смог. Отбору фактически отводилась второстепенная роль. Более того, все соображения Нодэна об эволюции в значительной мере теряли научный смысл, поскольку он допускал существование некой вечной, таинственной силы, определяющей организацию живых существ и их место в предустановленной гармонии природы; эта таинственная сила приспособливает живые существа к той функции, которую они должны выполнять в общем строе природы. Иначе говоря, Нодэн придерживался так называемого принципа конечных причин, из которого исходил в своих общих теоретических построениях Кювье. Любопытно отметить, что как раз в те годы, когда писал свою работу Нодэн, К.Ф. Рулье в своих лекциях в Московском университете подверг обстоятельной критике этот принцип, усматривая в нем один из главных источников многих заблуждений Кювье.

Признание единства происхождения органических форм содержалось и в заключительной главе мемуара «Новые исследования о растительных гибридах», представленного Нодэном на конкурсе Парижской Академии наук в 1861 г.

Предшествовавшие восьмилетние исследования Нодэна над растительными гибридами хотя и подтвердили представления о бесплодии, или реверсии, гибридов, но не привели его к антиэволюционным выводам. Напротив, он убедился, что различие между видами, расами и разновидностями только в степени. «Таким образом, – писал Нодэн, – истинные отношения видов между собой можно выразить словами, что величина их сходства пропорциональна степени их родства, как величина их различий пропорциональна расстоянию от общего корня происхождения»¹⁶⁰. Нодэн считал, что эволюция на основе непрерывных медленных изменений маловероятна. Материалом эволюции, по его мнению, могут служить лишь внезапные, прерывистые наследственные изменения.

Общее состояние идеи эволюции накануне появления теории Ч. Дарвина.

Таким образом, мы видим, что хотя в 30-50-е годы XIX в. отдельные натуралисты и обращались к идее эволюции, для подавляющего большинства из них эта идея не стала руководящей в их творчестве, не разрабатывалась ими специально, как целостная концепция, а формулировалась лишь попутно без попытки серьезного обоснования.

Говоря о трудностях, стоявших на пути эволюционных представлений в 30-50-х годах XIX в., следует иметь в виду, что для формирования эволюционной теории огромное значение имело мировоззрение, идеология, философские представления. Их влияние на возникновение и дальнейшее развитие идеи эволюции было огромно, а иногда даже могло определять отношение того или иного ученого к ней.

Поражение, которое потерпел эволюционизм на Парижском диспуте 1830 г., совпало с полосой усилившейся общеевропейской политической реакции, в условиях которой официальная наука с ее метафизическими представлениями, поддерживаемая правящими кругами и церковью, временно обрела еще большую силу. В своем подавляющем большинстве натуралисты – и биологи, и геологи – оставались глухими к голосам немногих защитников эволюционных воззрений. Нужно было родиться подлинному титану мысли,

¹⁶⁰ Цит. по кн.: О. Сажрэ, III. Нодэн, Г. Мендель. Избранные работы о растительных гибридах. М.-Л., 1935, стр. 229.

чтобы разорвать пути традиционных представлений. Но время его еще не пришло. Научная теория эволюции могла возникнуть только на основе синтеза большого количества данных из разных отраслей биологии, палеонтологии и геологии, объединенных смелой научной гипотезой. Между тем большинство естествоиспытателей продолжало придерживаться старых воззрений, удовлетворялось описанием фактов и пренебрежительно относилось к теории.

Оформившаяся в 30-е годы XIX в. философия позитивизма придала такому течению мысли ореол единственного истинно научного подхода, «осветила» его авторитетом философии. В том, что позитивизм представляет собой по существу пародию на философию, многие разобрались не сразу, а тем временем он усилил позиции плоского эмпиризма и агностицизма в науке.

Развитие идеи эволюции в России.

Несколько по-другому сложились в XIX в. условия для развития идеи эволюции в России. Как и в других странах Европы, господствующим, официальным мировоззрением здесь была церковная, самодержавно-помещичья идеология. Однако без преувеличения можно сказать, что большинство ведущих русских естествоиспытателей, оставивших заметный вклад в истории русской науки и просвещения в первой половине XIX в., были сторонниками идеи развития природы, а отдельные из них выступали горячими, решительными и смелыми ее защитниками. Это объясняется некоторыми специфическими условиями России того времени.

В конце XVIII – начале XIX в. ускорилось разложение феодально-крепостнической системы хозяйства. Самодержавно-помещичий строй искусственно сдерживал этот процесс. Россия запаздывала в развитии производительных сил. Как всегда бывает в таких случаях, социальная борьба приобрела острую форму. В 20-е годы общественные силы России готовились к крупным историческим схваткам. Передовые люди страны мучительно и страстно искали выхода из глубокого социального кризиса, который переживала Россия. Эпохой «клокотания умов» назвал это время декабрист П.И. Пестель. Движение декабристов пробудило передовых людей России, росло национальное самосознание, крепились просветительские убеждения. Жестокий террор, наступивший после поражения декабристского движения, не смог подавить брожения, начавшегося в стране. А.И. Герцен очень точно характеризовал эту полосу в истории России «удивительным временем наружного рабства и внутреннего освобождения»¹⁶¹.

Непрерывно росло число крестьянских волнений. Брожению способствовали и грозные события в Европе.

Еще не успели опомниться от революции во Франции в июле 1830 г., покончившей с династией Бурбонов, как в августе произошла революция в Бельгии, принесящая ей национальную независимость. – В ноябре вспыхнуло восстание в Польше. Даже представители правящей верхушки России начали понимать, что нужно что-то изменить, что сохранить во всей полноте старые порядки становится невозможным. Революционный шквал, пронесшийся в 1848 г. над Европой, снова напомнил об этом.

После поражения декабристов первоочередной задачей стало развенчание феодально-крепостнической идеологии, составной частью и сильнейшим оружием которой была религия, метафизические взгляды на природу и общество. В условиях жестокого террора и цензуры особую роль в достижении этих целей приобрели литература и наука.

Произведения А.И. Герцена «Дилетантизм в науке» (1842) и «Письма об изучении природы» (1844) явились замечательным откликом на эту потребность, оказавшим влияние

на направление поисков в области теоретических, философских проблем естествознания. Многие общие теоретические проблемы естествознания и особенно биологии оказались боевыми вопросами идейной борьбы того времени, и естествоиспытатели сознательно или стихийно, в большей или меньшей мере отвечали на эти запросы жизни.

Неудивительно, что в этих условиях идеи Бюффона, Ламарка, Э. Жоффруа Сент-Илера встретили в России гораздо большее понимание и поддержку, чем в других странах. Сказалось и то, что русской интеллигенции были чужды подозрительность и недоверие, которые распространились в Англии, а отчасти и в Германии после Великой французской буржуазной революции, ко всему, что шло из Франции, в том числе к идеям ее ученых. Респектабельному англичанину и верноподданному немецкому бюргеру начала XIX в. за эволюционной концепцией чудился пугающий призрак задорного французского атеизма. Наконец, поскольку развитие науки в России несколько задержалось по сравнению с другими странами Европы, она не былаотягощена столь прочными и давно сложившимися традиционными представлениями, как это было в тех странах, где научная деятельность давно стала профессией.

Уже в 1806 г., следуя за Ломоносовым, профессор Московского университета И. Двигубский писал, что земная поверхность и населяющие ее существа вовсе не всегда были такими, какими мы наблюдаем их ныне, но, как свидетельствует геология, претерпели коренные изменения. При этом факторами, преобразовавшими земную поверхность, он считал не какие-то сверхъестественные силы, не катастрофические перевороты, а самые обычные физические явления, действующие «теперь в глазах наших; хотя большая часть явлений нам, как кратковременным жителям на сем шаре, мало приметна»¹⁶².

Убежденным сторонником идеи развития органического мира был И.Е. Дядьковский. Еще в 1816 г. он совершенно определенно писал о превращении одних видов в другие под влиянием пищи, климата и образа жизни, о единстве происхождения животных и человека. Многообразие в природе, по Дядьковскому, не изначально, а бросающаяся в глаза целесообразность органических форм объясняется не какими-то высшими целями, особыми, внешними по отношению к материи силами, существование которых Дядьковский решительно отвергал, но естественными причинами. Правда, раскрыть и конкретно показать механизм их действия Дядьковский не сумел. К тому же проблема эволюции не была для него предметом специального рассмотрения. Его главной целью было опровержение витализма и построение материалистической теории жизнедеятельности организма.

Как и в других странах, эволюционная мысль в России развивалась в упорной борьбе и исканиях. В 20-е и 30-е годы постановка проблемы эволюции в трудах большинства русских естествоиспытателей, как и у их западноевропейских коллег, не отличалась ясностью. Большая группа русских биологов – к ней принадлежали Я.К. Кайданов, М.Г. Павлов, П.Ф. Горянинов, Э.И. Эйхвальд, Г.Е. Щуровский и некоторые другие – искала выхода в признании развития от низшего к высшему всеобщим принципом природы. Однако в чем конкретно состоит этот процесс и как он осуществляется, оставалось неясным. Это было скорее натурфилософское предугадывание, чем естественнонаучное раскрытие конкретного явления. Отдельные попытки показать на фактическом материале, что на протяжении длительного времени формы растений и животных претерпели значительные изменения, не сопровождались еще осознанием исторической преемственности этих изменений. Понятия «постепенное развитие», «переходные формы» и подобные им определения, звучащие сейчас как отчетливо эволюционные, в то время у большинства употреблявших их ученых не содержали представления о подлинной исторической преемственности различных групп растений и животных, но лишь мысль о возможности расположить их в восходящий ряд

162 И. Двигубский . Слово о нынешнем состоянии земной поверхности. «Речи профессоров Московского университета, произнесенные в публичном собрании Московского университета 30 июня 1806 г.» М., 1806, стр. 29.

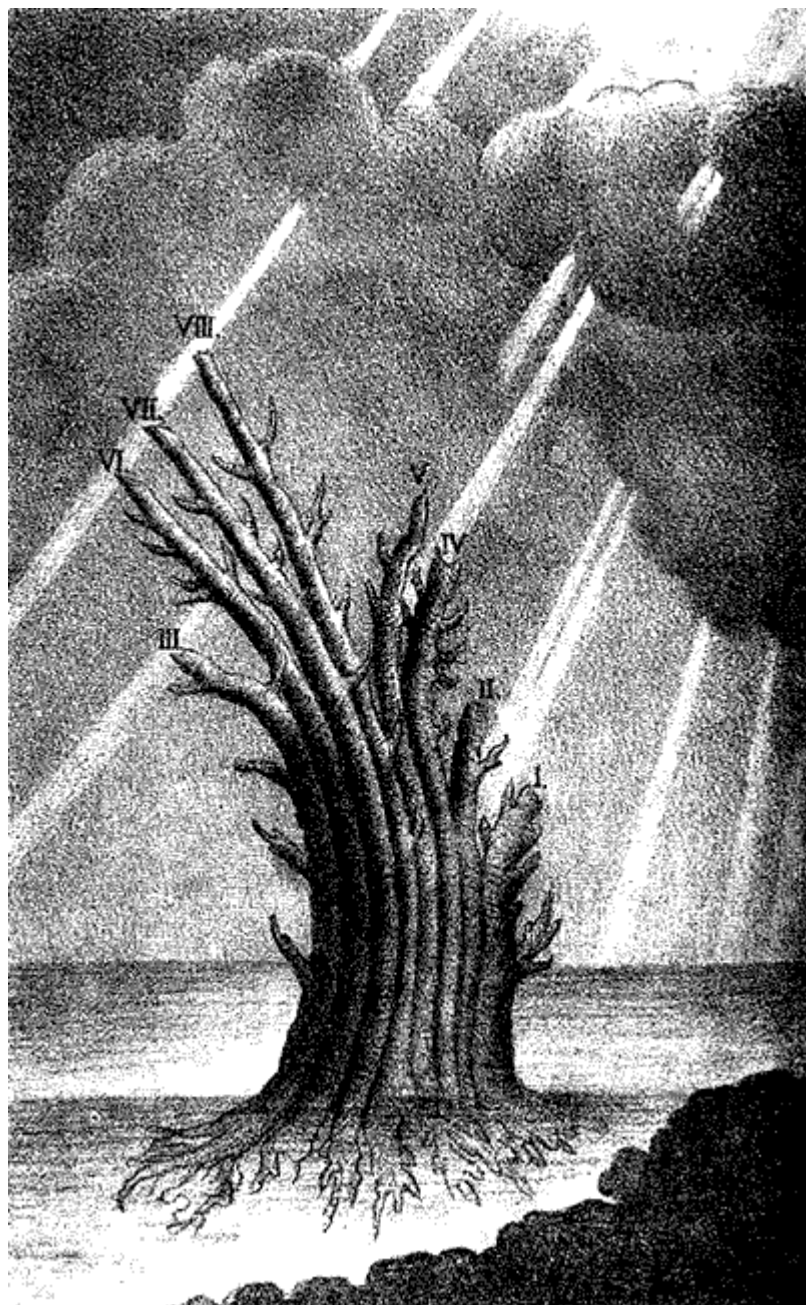
постепенно усложняющихся форм. Точно так же понятие «родство», или «сродство» видов, часто употреблявшееся тогда, означало не подлинное родство по происхождению, но лишь высокую степень подобия строения и стремление выявить более тесные связи между различными систематическими подразделениями и их *естественные группировки*. Исключение составляет, пожалуй, только упоминавшаяся уже работа Х.И. Пандера по сравнительной остеологии.

Характерными для этого периода являются работы П.Ф. Горянинова и Э.И. Эйхвальда. Природа, по Горянинову, едина; от первичного эфира до человека прослеживается непрерывная линия постепенного восхождения от низшего к высшему. Эта линия представлялась ему в виде спирали, основание которой – первичный эфир, а вершина – человек. Исходя из признания развития, Горянинов создал в 1834 г. систему растений, в которой с удивительной точностью определил место, занимаемое многими группами в растительном царстве. Однако сколько-нибудь конкретных представлений о процессе эволюции и ее движущих силах в его сочинениях не было.

Сомнения в справедливости догматических представлений о независимом происхождении и неизменяемости видов содержались в сочинениях Э.И. Эйхвальда. В 1821 г., а затем в 1829 г. в двухтомном курсе зоологии он писал, что основные типы животных возникли не сразу, а образовались постепенно от общего корня – первичной слизи, зародившейся в водах первобытного океана, «и каждый последующий вид животных как бы рождается и развивается из предыдущего»¹⁶³.

Эйхвальд критиковал принципы искусственной систематики и отстаивал преимущество естественной системы. Он указывал на недостатки систем Кювье, Бленвиля, Латрейля и других и настойчиво стремился обнаружить связи и переходы между типами. Однако, как и большинство биологов того времени, он еще не осознавал их как подлинные филогенетические связи. Взгляды Эйхвальда вообще не отличались ясностью. Представление о постепенном развитии сочеталось у него с признанием катастроф, уничтожавших все живое, возможности мгновенных повторных превращений одних видов и даже родов в другие, уже существующие, и т. п. Только в 1861 г. в третьем томе его «Палеонтологии России» мы находим отчетливо эволюционные высказывания.

163 E. Eichwald. *Zoologia specialis*, t. 1. Wilnae, 1829, § 34.



Древо жизни по Э.И. Эйхвальду. 1829.

В начале и, особенно в середине 30-х годов XIX в. наряду с общими, в значительной мере натурфилософскими, рассуждениями о развитии природы мы встречаем отдельные попытки рассматривать эволюцию как конкретный процесс видообразования. Этот поворот намечается уже в некоторых работах М.А. Максимовича и получает отчетливое выражение в сочинении К.М. Бэра «Всеобщий закон развития природы» (1834).

В книге «Систематика растений» (1831) Максимович писал, что «степени сродства» существуют не только «в нашем воображении», но отражают реальные связи в природе. Он подчеркнул различия между «сродством» и «подобием» («киты подобны рыбам, но сродны зверям»). Виды – реальные группировки, обладающие устойчивыми свойствами, а не только категории, принимаемые нами для удобства систематизации. «Но в строгом смысле, – писал он, – в природе не бывает двух особей точь-в-точь одинаковых»¹⁶⁴. Если такие особи

164 М.А. Максимович. Систематика растений. М., 1831, стр. 55.

попадают в различные условия, они дают начало разновидностям, которые тем более отличаются друг от друга, чем более различаются условия, в которых они произрастают. Количество разновидностей особенно велико у видов, распространенных на больших пространствах. По-видимому, заключает Максимович, виды «суть только давно происшедшие и постоянные разности»¹⁶⁵. Здесь, как мы видим, речь идет уже не о развитии вообще, а о вполне определенных представлениях об изменчивости видов.

Значительно дальше в этом направлении в середине 30-х годов продвинулся К.М. Бэр. Мысль этого выдающегося ученого билась над проблемой развития природы с самого начала его научной деятельности. Однако в 20-е годы он не пришел еще к определенному выводу. В понятия «сродство» и «переходные формы», которые он широко употреблял в эти годы, он не вкладывал эволюционного, филогенетического содержания. Не привели его к признанию эволюции и его эмбриологические исследования, объективно давшие столь богатый материал для доказательства Эволюции. Более того, убедившись в ошибочности представления о том, что зародыш в своем развитии повторяет взрослые формы последовательного ряда животных, и полагая, что это представление является логическим следствием признания эволюции, он в своем главном труде «История развития животных» (1828) отверг учение об эволюции, как неправильное. Однако уже вскоре, в работе «Всеобщий закон развития природы» (1834) на основе анализа данных о географическом размещении животных, данных палеонтологии, систематики и сведений об изменчивости животных в домашнем состоянии, он не только пришел к выводу об эволюции органического мира, но признал проблему эволюции отправным моментом биологических исследований. Эта работа была наиболее глубоким систематическим изложением и обоснованием учения об эволюции в период между Ламарком и Рулье. Интересно, однако, что и в ней среди фактов, подтверждающих изменчивость видов, он не упомянул данные эмбриологии.

Бэр не считал доказанной эволюцию от низших до самых высших форм. Он допускал лишь превращение видов в пределах семейства, но не исключал, что в дальнейшем будет доказана эволюция и в более широких пределах. Он разделял к тому времени уже широко распространенное мнение, что главным направлением эволюции является развитие от простого к сложному, и впервые обосновал критерий высоты организации, которым считал степень дифференциации органов. Он же впервые обратил внимание на два других важных направления эволюции – усовершенствование строения в последовательном ряду форм, обеспечивающее увеличение подвижности, и увеличение размеров головного мозга относительно общей массы тела. Последний вывод до сих пор связывают обычно исключительно с работами Э. Лартэ и О. Марша.

Что касается причин изменчивости и развития органических форм, то взгляды Бэра по этим вопросам были весьма противоречивы. Во всех случаях, когда он рассматривал эти вопросы как естествоиспытатель, он сводил их к взаимодействию организмов с внешней средой. Он видел устойчивость организмов к внешним влияниям, отвергал наследование изменений, вызванных случайными внезапными воздействиями, таких, например, как потеря пальцев, ушей, хвостов, рогов и т. п. в результате травм. «Напротив, – писал он, – каждое возникшее при образовании самой особи отклонение от норм передается дальше при размножении... Если таким образом измененные внешние влияния изменяют способ питания, то они должны воздействовать и на размножение, и чем далее это влияние продолжалось в течение ряда поколений, с тем большею силою действует оно и на последующие поколения, даже если само это влияние уже прекратилось»¹⁶⁶. Однако, как только Бэр переходил от рассмотрения причин изменчивости организмов к вопросу о движущих причинах развития от низшего к высшему, он покидал почву естествознания и видел эти причины в особой, имманентно присущей природе «целестремительности».

165 Там же, стр. 56.

166 К. Бэр. Всеобщий закон природы, – Избранные работы. Л., 1924, стр. 105–106.

Идеалистическая система взглядов, которой придерживался Бэр в общих философских вопросах, помешала ему в дальнейшем принять теорию Ч. Дарвина; он выступил против учения об отборе как главном факторе эволюции, хотя и не отказался от самой идеи эволюции. Любопытно, что еще в 1850 г. Бэр обсуждал возможность объяснения эволюции с помощью отбора, но отверг такое объяснение как материалистическое.

В 40-50-е годы мы встречаемся с первой после Ламарка попыткой создать целостное учение о развитии органического мира. Ее предпринял профессор зоологии Московского университета К.Ф. Рулье. В отличие от большинства его предшественников и современников проблема эволюции стала для него главным предметом исследования, исходным теоретическим принципом, под углом зрения которого он рассматривал все проблемы биологии.

Глубокая убежденность в эволюции органического мира сложилась у Рулье уже к началу 40-х годов. Его уверенность в историческом развитии природы не могли подорвать ни неудачи прежних попыток доказать эволюцию, ни грозные запреты церкви, ни мнения мировых авторитетов. Последним он смело бросил в лицо: «Да, говорите, господа, Вы, ныне описывающие животных, как будто от начала существующих такими же, какими Вы знаете их ныне, — мы не будем довольны вашим авторитетом: накопленных фактов более против вас, нежели за вас»¹⁶⁷.

Рулье не только разрабатывал учение о развитии органического мира, но страстно боролся за него, несмотря на гонения, которым он подвергался. Рулье широко популяризировал это учение с университетской кафедры, в многочисленных статьях, публичных лекциях, в научно-популярном журнале «Вестник естественных наук», который он основал в 1854 г. В начале 50-х годов вокруг него сформулировалась группа молодых ученых, которая составила первую в мировой биологии додарвиновского времени школу зоологов-эволюционистов (Н.А. Северцов, А.П. Богданов, Я.А. Борзенков, С.А. Усов и др.).

Рулье принадлежат важные исследования по геологии и палеонтологии Подмосквовного бассейна. Принципиальное значение имели, в частности, его работы, касающиеся географического распространения моллюсков в юрских морях и тех физико-географических и климатических условий, которые его обусловили. Эти работы положили начало палеозоогеографическим и палеоклиматологическим исследованиям. Рулье считал одной из важнейших задач палеонтологии установление связующих звеньев, «переходных членов» между различными группами животных. Недостаточно, писал он, установить сходство и различия между ископаемыми и ныне живущими формами, необходимо установить действительное родство между ними. С конца 40-х годов он полностью сосредоточился на исследованиях в области зоологии и дал такую глубокую разработку проблемы соотношения организмов с условиями существования и методов ее изучения, что его без преувеличения можно считать одним из основоположников экологии животных. Одновременно Рулье подверг изучению такие явления, как инстинкт (в частности, в связи с выяснением причин перелетов птиц), проблему происхождения и природы психической деятельности животных. Эти исследования заложили основы зоопсихологии в России.

Работы Рулье публиковались главным образом на русском языке и поэтому остались почти неизвестными за пределами России. Этим объясняется то, что Рулье не оказал влияния на развитие мировой экологии и зоопсихологии, хотя многие его идеи опередили свое время.

В 1881 г. Я.А. Борзенков, вспоминая о впечатлении, которое произвела на московских зоологов книга Ч. Дарвина «Происхождение видов», писал: «Мы... читали книгу Дарвина, полученную в Москве (в немецком переводе Бронна), когда у нас память о беседах с Рулье была еще свежа. Эта книга была не то самое, что мы слышали от Рулье, но что-то такое близкое, такое родственное тому, чему учил нас Карл Францович, что новое учение

*показалось нам чем-то давно знакомым, только приведенным в большую ясность, более строго научную форму и в особенности обставленным несравненно большим количеством фактических сведений»*¹⁶⁸. Другой ученик Рулье. А.П. Богданов, в 1885 г. писал, что Рулье «можно назвать предшественником, подготовителем дарвинистического учения»¹⁶⁹.



Карл Францович Рулье. 1814–1858.

Рулье не ограничился только поисками доказательств эволюции. Он стремился раскрыть ее движущие силы, выяснить причины и закономерности изменчивости и наследственности.

Вслед за Ламарком и Жоффруа Сент-Илером он видел главную причину изменчивости в воздействии на организм внешних условий. Но он не разделял представления Жоффруа, который сводил сложный исторический процесс приспособления организмов к среде к одномоментному акту и недооценивал устойчивость наследственности. В результате, как отметил Рулье, взаимосвязь индивидуального и исторического развития выпадала из его поля зрения. Поэтому учению Кювье, с одной стороны, и учению Жоффруа – с другой, Рулье противопоставляет свой взгляд, который он с полным основанием называет «нашим учением». В основе этого взгляда лежало убеждение, что никакое явление в органическом мире не может определяться ни исключительно внешними условиями, ни исключительно внутренними закономерностями организма, но лишь их взаимодействием. Он ясно осознал,

¹⁶⁸ Я.А. Борзенков. Исторический очерк направлений, существовавших в зоологических науках в XIX столетии. М., 1881, стр. 43.

¹⁶⁹ А.П. Богданов. К.Ф. Рулье и его предшественники по кафедре зоологии в Московском университете. М., 1885, стр. 131.

что изменчивость и наследственность неразрывны и представляют собою две стороны единого процесса развития. Наследственность обладает устойчивостью, и далеко не всякое воздействие среды может ее изменить. Однако раз возникшие изменения, по мнению Рулье, суммируются, накапливаются от поколения к поколению, приобретают значение эволюционных и постепенно преобразуют вид.

Большое внимание Рулье уделял и таким проблемам, как влияние функций на строение органов, закономерности изменения органов в связи с утратой функций, их сменой и расширением, вопросам коррелятивной изменчивости, редукции органов.

Существенно, что под внешними условиями Рулье понимал не только абиотическую среду, но и взаимодействие между особями и их группами. Он отличал отношения внутри вида от межвидовых отношений, отмечал факты вытеснения одних видов другими, писал о «соперничестве» между видами. Так, в статье «Образование каменного угля» мы читаем: «Ежели выгодные условия позволяют и какая-нибудь форма растений, особенно высших, укрепитя, то, конечно, не найдя многих соперников, ей легко завладеть местностью и помешать развитию всего того, что придет на эту местность после нее. И доселе мы знаем, что хвойный лес глушит лиственный, а лиственный сменит хвойный по вырубке его»¹⁷⁰. В другой статье он указывал на вытеснение черных крыс серыми. Рассказывая о размножении одного из видов насекомых, завезенного из Европы на Сандвичевы о-ва, он писал, что эти насекомые «скоро совершенно вытеснят туземную песчаную муху». Не осталось вне его поля зрения и несоответствие между числом воспроизводимых зародышей и количеством особей, достигающих зрелости. Мы встречаем у него такие выражения, как «война в природе», уподобление природы «естественному театру войны». Однако он не смог дать замеченным фактам правильного объяснения и иногда, как, например, при объяснении прогрессии размножения, впадал в телеологию.

Наряду с процессом постепенного изменения видов Рулье отмечал и полное вымирание отдельных видов и более крупных систематических групп. Он придавал этому обстоятельству большое значение и неоднократно возвращался к этому вопросу. Последнее тем более заслуживает внимания, что он не только был едва ли не первым эволюционистом, глубоко заинтересовавшимся проблемой вымирания, но еще и потому, что ему пришлось преодолеть ошибочные суждения Ламарка по этому вопросу.

Рулье не поднялся до открытия роли естественного отбора в эволюции. Поэтому его учение не приобрело той стройности и убедительности, той универсальности в объяснении множества явлений, какой достигло учение Ч. Дарвина. Как и все биологи до Дарвина, он не смог объяснить целесообразности в природе – этого камня преткновения всех эволюционных построений до Дарвина. Тем не менее, труды Рулье знаменовали собой крупный шаг вперед в развитии эволюционных представлений.

Как никто до него, Рулье широко привлек к обоснованию учения об эволюции фактический материал, накопленный сельскохозяйственной практикой. Как никто после Ламарка и вплоть до Дарвина, Рулье глубоко понимал взаимосвязь индивидуального и исторического развития. Творчески усвоив идею Ламарка о постепенности и преемственности в развитии органического мира, Рулье разработал *сравнительно-исторический* метод исследования (1854), согласно которому недостаточно простого сравнения органических форм и явлений между собой, но необходимо проследить преемственность их последовательных изменений во времени. Этот метод он превратил в инструмент для изучения всех сторон жизни и строения органических форм. Он показал возможность доказательства эволюции, не прибегая к апелляции к «внутренним усилиям» животных, «воле к усовершенствованию» и другим ошибочным представлениям о факторах, ведущих к повышению организации животных, которые были присущи учению Ламарка о градациях. Он отбросил механические представления Ламарка об «оргазме», внес принципиальные коррективы в представления Жоффруа Сент-Илера о наследственности и

т. д. Все это приближало торжество гипотезы эволюции. Своими трудами Рулье в большой мере способствовал созданию условий для восприятия и сравнительно легкой победы учения Дарвина в России. Показательно, что его ученики сразу же и без колебаний встали в первые ряды защитников дарвинизма и сами воспитали многих виднейших русских дарвинистов, в том числе М.А. Мензбира и А.Н. Северцова.

Деятельность Рулье совпала с мрачным периодом царствования Николая I. Ученому всячески старались помешать в его пламенной проповеди передовых идей в биологии. Его книга «Жизнь животных по отношению к внешним условиям» была запрещена; она увидела свет лишь после внесения в нее дополнений, составленных в Министерстве просвещения и противоречивших взглядам Рулье. С 1852 г. ему *было* запрещено выступать с публичными чтениями. Его лекции в университете должны были по приказу министра просвещения читаться лишь в присутствии ректора или декана. Неотступная травля преследовала ученого с 1847 г. и привела к его гибели в 1858 г., в возрасте 44 лет.

* * *

Подводя итог, подчеркнем следующие основные моменты.

Основой общебиологических представлений большинства натуралистов на протяжении всей первой половины XIX в. оставалась концепция постоянства видов. Их внимание было поглощено главным образом сбором и систематизацией эмпирических данных. Знания о животном и растительном мире быстро возрастают и принимают все более разносторонний характер. Накапливаясь, они вступают в противоречие с господствующими представлениями. Это противоречие ощущается рядом ученых, и они предпринимают попытки дать иную трактовку фактическому материалу. Возникают различные эволюционные концепции. Во всех случаях – и тогда, когда мы сталкиваемся с отдельными элементами эволюционных воззрений, и тогда, когда перед нами более или менее целостная эволюционная концепция, – их общая черта состоит в том, что они не доходят до научного объяснения эволюции. Не давало такого объяснения и учение Рулье, поскольку оно не раскрывало происхождения органической целесообразности. Что касается остальных концепций, то по уровню постановки проблемы эволюции все они стояли ниже учения Ламарка, хотя той или иной стороной большинство из них его напоминали. Однако нельзя упускать из виду, что при всех недостатках труды биологов-эволюционистов этого периода способствовали подготовке или восприятию величайшего открытия XIX в. – эволюционной теории Ч. Дарвина.

Часть IV

Переворот в науке о живой природе, совершенный Ч. Дарвином, и перестройка биологии на основе теории эволюции (Вторая половина XIX века)

Глава 24

Философская мысль, общее состояние естествознания во второй половине XIX века и непосредственные социально-экономические и научные предпосылки возникновения дарвинизма

**Философские течения и идейная атмосфера в естествознании второй половины XIX
века.**

Если методология естествознания XVIII в. характеризовалась преимущественно эмпирическим направлением, то в XIX в., особенно во второй его половине, была создана основа для крупных теоретических обобщений.

«Эмпирическое естествознание, – писал Ф. Энгельс, – накопило такую необъятную массу положительного материала, что в каждой отдельной области исследования стала прямо-таки, неустранимой необходимостью упорядочить этот материал систематически и сообразно его внутренней связи. Точно так же становится неустранимой задача приведения в правильную связь между собой отдельных областей знания. Но, занявшись этим, естествознание вступает в теоретическую область, а здесь эмпирические методы оказываются бессильными, здесь может оказать помощь только теоретическое мышление»¹⁷¹.

Уже в первой половине столетия делались попытки обобщения эмпирического материала, которые в области физики заключались в использовании математических конструкций, созданных великими математиками – Фурье, Коши, Абелем, Риманом. Фарадей, Ампер, Эрстед, Лаплас создают количественные теории электричества и магнетизма, Лаплас и Фурье – количественную теорию теплоты, Карно закладывает основы термодинамики.

Однако механистическая форма синтеза научного знания, характерная для науки XVIII в., к середине XIX в. перестала удовлетворять большую часть физиков, а тем более химиков и биологов. Одновременно как реакция на научную бесплодность различных идеалистических философских течений и особенно натурфилософских систем возникло скептическое отношение к теоретизированию вообще. Следуя примеру Ньютона, Ампер поставил в подзаголовок своей работы по теории электрических явлений (1800) следующее разъяснение: «Теория электродинамических явлений, выведенная исключительно из опыта». М. Бертло, а затем А. Пуанкаре выступили против атомного учения на том основании, что понятие атома не вытекало непосредственно из опыта. Бесплодность эпигонских философских течений середины XIX в., вроде эклектики спиритуалистических школ Кузена и Мен де Бирана, или католической философии Жозефа де Местра, воспринималась естествоиспытателями как выражение противоположности научного и философского мышления. Немалую роль в распространении эмпиризма сыграла и все более пропагандировавшаяся утилитаристская концепция науки, порожденная между прочим возрастанием роли науки в промышленности. Эта тенденция зародилась в конце XVII в. и усиленно поддерживалась в XIX в. идеологами буржуазии, поскольку конец XVIII в. и первая половина XIX в. – это эпоха буржуазных революций, завершавшая становление нового способа производства. К власти пришел новый класс, судьбы которого были связаны с промышленным производством.

В научное мышление все более проникал материализм.

Борьба официальных кругов против материализма, политика запретов и преследований, конечно, сдерживали его распространение. Извращение сути философского материализма в его классических образцах, замалчивание и запрещение философских исследований, направленных на развитие материалистической теории, в сочетании с утратой интереса у естествоиспытателей к выхолощенной университетской философии, вызвали распространение материализма, который впоследствии был назван «вульгарным», а также позитивизма. Университетская философия, профессора философии увязли в идеализме и метафизике. Главным источником распространения материализма стало естествознание, которое шаг за шагом изгоняло из природы сверхъестественные духовные сущности. И хотя в теоретическом отношении такой материализм был слаб, он сыграл известную роль в развитии и науки, и философии уже тем, что способствовал распространению материалистических взглядов. Если путем идеологического давления и прямых запретов удавалось сдерживать развитие и распространение философского материализма, то бороться против материализма, порождаемого самой наукой, было значительно труднее. В конце концов, производство было заинтересовано в том, чтобы наука адекватно отражала законы

171 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 366.

природы, и буржуазному государству оставалось лишь сдерживать и пресекать попытки выхода ученых в сферу мировоззрения, общетеоретических обобщений, затрагивающих основы господствующей идеологии. В этих условиях сложилась более чем благоприятная почва для позитивизма, выразителями которого явились О. Конт, Г. Спенсер и Дж. Милль, и позитивизм получил широкое распространение, став важным элементом духовной жизни второй половины XIX в.

Краткая характеристика этого течения, возникшего в 30-х годах XIX в. во Франции, была дана в предыдущих главах. Следует лишь добавить, что между так называемыми «позитивистскими» тенденциями ученых второй половины XIX в. и позитивизмом как философской концепцией была существенная разница. Если естествоиспытатели понимали под «позитивизмом» строгое следование за фактами, отказ от натурфилософских спекуляций и поиска конечных сущностей явлений, то для позитивизма как философской концепции было характерно принципиальное отрицание познавательной роли теоретического мышления. Конт не видел иной задачи философии, кроме сведения воедино теорий различных наук. Позитивизм вел не только к ликвидации философии как особой науки, но и фактически закрывал дорогу действительному исследованию развития научных методов, догматизировал те положения частных наук, которые были сформулированы к моменту появления «Курса позитивной философии» Конта (1830).

В защите самостоятельности научного исследования, эмансипации науки от религии и других форм искаженного восприятия действительности позитивизм выступал как антиспиритуалистская философия. Это привлекало к нему прогрессивные круги естествоиспытателей. По той же причине он осуждался официальной университетской философией, хотя методологическое ядро позитивизма – отказ от теоретического мышления и поиска сущности явлений – все больше становилось официальной точкой зрения буржуазного общества. Материализм ранней позитивистской доктрины мог некоторое время выступать как прогрессивное течение. Однако в области научной методологии прогрессивность позитивизма оказалась столь же преходящей, как и в сфере социально-политической. Освобождение науки от натурфилософских догм не означало еще освобождения ее от догм вообще. Позитивизм был гиперболизацией одной стороны научного мышления XIX в. и потому не мог серьезно способствовать научному исследованию.

Позитивизм О. Конта был симптомом конца классической философии, но он не положил начала новой философии. Он не создал нового метода научного исследования, не смог вычленить существенные моменты научного познания, раскрыть его особенности и закономерности. Поэтому позитивизм вскоре выродился, с одной стороны, в плоский эмпиризм, с другой – в «стыдливый идеализм» махистской философии.

Материалистическая тенденция естествознания должна была соединиться с философским исследованием общих законов развития природы, общества и мышления; философия не может выполнить своей роли, оставаясь только обобщенной сводкой конкретных результатов естествознания. Это соединение, означавшее преодоление и вульгарного материализма, и позитивизма, и идеализма в любых его формах, было достигнуто в трудах К. Маркса и Ф. Энгельса. Став на позиции пролетариата, они сумели избежать утопических иллюзий и создать материалистическое понимание истории – исторический материализм как теорию развития общества. Это был переворот во всей философии. Совершить его могли лишь ученые, которые не просто овладели важнейшими достижениями теоретического мышления, наследники Гегеля и Фейербаха, но идеологи пролетариата, поставившие своей целью практическое революционное преобразование мира.

Одним из условий, способствовавших формированию стройной системы философских взглядов Маркса и Энгельса – диалектического материализма, – было распространение диалектических идей в самом естествознании в противовес метафизическим догмам, как натурфилософов, так и позитивистов.

Начало XIX в. в истории науки отмечено лапласовской теорией вероятности, базировавшейся на детерминистской механистической концепции. К началу второй

половины века создается термодинамика, объединившая понимание механических и тепловых явлений и выделившая при этом существенную особенность последних – их необратимость. Третьим крупным обобщением была электродинамика Максвелла, связавшая с помощью единого уравнения электрические, магнитные и световые явления.

Основой этих, как и большинства научных обобщений, служил обширный экспериментальный материал. Однако эти обобщения оказались гораздо шире фактического материала, из которого первоначально исходили их создатели. Так, «преобразования Лапласа» в его теории вероятностей стали в дальнейшем основой операционного исчисления Хевисайда, термодинамика Гиббса оказалась способной решить любую задачу относительно равновесной системы, состоящей из произвольного числа независимых компонентов и сосуществующих фаз; максвелловское уравнение, касавшееся предварительно лишь распространения электрических и магнитных процессов, оказалось пригодным и для описания процесса распространения света, т. е. предсказало электромагнитную природу света.

Эти примеры, число которых легко можно увеличить, показывают, как сама практика естествознания XIX в. опровергала позитивистские догмы и подтверждала творческую, эвристическую роль теоретического мышления. Естествознание второй половины XIX в. в своем развитии все дальше отходило как от натурфилософских и позитивистских схем, так и от «ползучего» эмпиризма, и процесс этот был характерен для самой широкой области науки, начиная от математики и физики и кончая: физиологией. Энгельс в 1858 г. писал Марксу:

«Я занимаюсь теперь немного физиологией и собираюсь увязать с этим занятия сравнительной анатомией. В них много чрезвычайно важного с философской точки зрения, но все это открыто лишь недавно; мне очень хотелось бы знать, не предвидел ли старик (Гегель) что-нибудь из этого. Не подлежит сомнению, что если бы ему пришлось писать „Философию природы“ *теперь*, то доказательства слетались бы к нему со всех сторон»¹⁷².

Крупнейшими открытиями биологии в XIX в. было создание клеточной теории и эволюционного учения. Оба они были высоко оценены классиками марксизма, когда многие ученые еще совсем не осознавали или осознавали лишь частично значение этих открытий. Как известно, К. Маркс, ознакомившись с учением Ч. Дарвина, писал Ф. Энгельсу, что оно является естественнонаучным обоснованием «наших взглядов», т. е. диалектического материализма.

Характеристика этих открытий дана в специальных главах настоящей книги. Здесь же отметим только, что для того, чтобы обнаружить клеточную природу организмов, достаточно было внимательно рассмотреть, под микроскопом тонкие срезы животных и растительных тканей; но для того, чтобы понять значение открытых фактов и создать клеточное учение, требовалось глубокое теоретическое мышление. Это становится еще более очевидным при рассмотрении генезиса теории Дарвина. Роль искусственного отбора ко времени Дарвина была ясна многим. Но чтобы сделать вывод о наличии его аналога в природе – естественного отбора, – и на его основе эволюции видов, требовался огромный синтетический ум, колоссальное напряжение теоретической мысли, тем более что никаких прямых доказательств наличия естественного отбора тогда еще не было.

Сложность процесса познания, однако, такова, что, оставаясь в пределах самого естествознания, без специального философского осмысления общих принципов познания, даже крупные естествоиспытатели не застрахованы от влияния эмпирических и позитивистских концепций. Между тем эмпиризм, возникший в борьбе со средневековой схоластикой и сильно оживившийся в первые десятилетия XIX в. в качестве реакции на натурфилософию, как и родственный ему позитивизм, не только не мог помочь в решении методологических проблем науки, но и приводил подчас к нелепым суевериям. Ф. Энгельс в «Диалектике природы» дал яркую характеристику этого явления и вскрыл его корни:

«Существует старое положение диалектики, перешедшей в народное сознание:

крайности сходятся. Мы поэтому вряд ли ошибемся, если станем искать самые крайние степени фантазерства, легковерия и суеверия не у того естественнонаучного направления, которое, подобно немецкой натурфилософии, пыталось втиснуть объективный мир в рамки своего субъективного мышления, а, наоборот, у того противоположного направления, которое, чванясь тем, что оно пользуется только опытом, относится к мышлению с глубочайшим презрением.... Эта школа господствует в Англии... Поэтому нет ничего удивительного в том, что за последние годы, английский эмпиризм в лице некоторых из своих, далеко не худших, представителей стал как будто бы безвозвратно жертвой импортированного из Америки духовыстукивания и духовидения»¹⁷³. К числу спиритов относились, в частности, Уоллес, выдвинувший вместе с Дарвином теорию естественного отбора, известный физик Крукс и др. «Мы здесь наглядно убедились, – заключал Энгельс, – каков самый верный путь от естествознания к мистицизму. Это не безудержное теоретизирование натурфилософов, а самая плоская эмпирия, презирающая всякую теорию и относящаяся с недоверием ко всякому мышлению. Существование духов доказывается не на основании априорной необходимости, а на основании эмпирических наблюдений господ Уоллеса, Крукса и компании. Так как мы доверяем спектрально-аналитическим наблюдениям Крукса, приведшим к открытию металла таллия, или же богатым зоологическим открытиям Уоллеса на островах Малайского архипелага, то от нас требуют того же самого доверия к спиритическим опытам и открытиям обоих этих ученых. А когда мы заявляем, что здесь есть все-таки маленькая разница, а именно, что открытия первого рода мы можем проверить, второго же не можем, то духовидцы отвечают нам, что это неверно и что они готовы дать нам возможность проверить и спиритические явления.

Презрение к диалектике не остается безнаказанным. Сколько бы пренебрежения ни выказывать ко всякому теоретическому мышлению, все же без последнего невозможно связать между собой хотя бы два факта природы или уразуметь существующую между ними связь. Вопрос состоит только в том, мыслят ли при этом правильно или нет, – а пренебрежение к теории является, само собой разумеется, самым верным путем к тому, чтобы мыслить натуралистически и тем самым неправильно. Но неправильное мышление, если его последовательно проводить до конца, неизбежно приводит, по давно известному диалектическому закону, к таким результатам, которые прямо противоположны его исходному пункту»¹⁷⁴.

Итак, борьба опытной науки против натурфилософских построений, оживление, а затем вырождение, эмпиризма как философской концепции, борьба против абстрактных рационалистических конструкций и создание крупных обобщающих теорий в большинстве отраслей естествознания; борьба против догм, доставшихся науке от прошлого, и попытки догматизировать новые достижения; позитивизм О. Конта; возникновение диалектического материализма; усиление идеологической и политической реакции; укрепление естественнонаучного материализма и развитие стихийной диалектики в естествознании – такова в самых общих чертах во многом противоречивая атмосфера развития науки второй половины XIX в. При всей противоречивости движения научной мысли, при всех колебаниях и отклонениях от прямого пути прогресса науки это была эпоха формирования современного стиля научного мышления, движения естествознания к современной научной методологии – диалектическому материализму. Науке предстояло пройти еще через революцию в физике конца XIX и начала XX в., преодолеть искушение различных субъективно-идеалистических философских школ, но основы нового метода исследования действительности были заложены. Коренным образом материалистически переработав диалектику Гегеля, творчески освоив накопленные человечеством знания, в том числе в области развития естественных наук, Маркс и Энгельс обосновали диалектико-материалистический метод научного

173 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 373.

174 Там же, стр. 381–382.

исследования. Смена научных понятий и теорий, постоянное углубление знаний об объекте, формирование теоретических обобщений все более высокого порядка как средство научного «освоения» действительности, происходящие время от времени коренные преобразования этих обобщений – все это получило свое объяснение и обоснование в философии диалектического материализма как необходимые моменты процесса познания.

Непосредственные социально-экономические и научные предпосылки возникновения дарвинизма.

Родиной эволюционной теории, получившей по имени ее творца Чарлза Дарвина название дарвинизма, является Англия. Это нельзя считать случайностью.

Экономические условия в эпоху создания Дарвином его эволюционной теории характеризуются победой и утверждением капитализма, который достиг в Англии своего расцвета раньше, чем в других странах. Расширение колониальной системы Британской империи во много раз увеличило к середине XIX в. сырьевую базу страны и привело к интенсивному развитию хозяйства. Этому способствовал также начавшийся там в конце XVIII в. промышленный переворот, т. е. переход от ручного труда к машинному производству. Он затронул прежде всего легкую промышленность, в особенности изготовление хлопчатобумажных и шерстяных тканей. Потребности легкой промышленности в сырье призваны были удовлетворить растениеводство и животноводство, почему развитие промышленности и явилось мощным стимулом интенсификации сельскохозяйственного производства; Фабрики привлекали рабочую силу, основным поставщиком которой были разорявшиеся и сгоняемые с общинных земель мелкие фермеры. В результате начавшегося еще в XVII в. и завершенного к концу XIX в. процесса экспроприации крестьянских земель, так называемого «огораживания» сначала общинных пахотных земель, а затем и бывших в общинном владении пустошей происходила концентрация земельной собственности в руках лендлордов. Последние, как правило, сдавали землю в аренду, обычно крупными участками, зажиточным фермерам, использовавшим для ее обработки наемную силу. Между арендаторами возникала конкуренция, толкавшая их к применению наиболее продуктивных методов ведения хозяйства – многопольной плодопеременной системы, удобрений, дренажа, использованию сельскохозяйственных машин, сначала на конной, а затем и на паровой тяге. Доходность сельскохозяйственного производства в большой степени зависела от выведения наиболее продуктивных пород домашних животных, главным образом овец, и сортов культурных растений, т. е. от успехов селекции.

Начало планомерной селекционной работы положил известный английский животновод Р. Бэкуэл, опыт которого скоро был подхвачен другими заводчиками. В сравнительно короткий срок путем скрещивания и браковки было выведено много новых пород как хозяйственно полезных животных – крупного рогатого скота, лошадей, овец, свиней и собак, кроликов и домашней птицы, так и сортов сельскохозяйственных и декоративных растений.

В результате создалось убеждение, что человек в состоянии изменять породу домашних животных, приспособляя ее признаки к своим потребностям путем подбора производителей с заранее заданными, хозяйственно ценными свойствами или с признаками, призванными удовлетворить просто капризы фантазии. Последнее особенно касалось пород собак, кур и голубей. Эта сложившаяся к тому времени уверенность во всемогуществе человека в деле произвольного изменения живых форм ярко передана птицеводом Дж. Себрайтом, именем которого названа одна из пород кур. Он говорил, что берется в три года произвести какое угодно перо, а за шесть лет получить желаемую форму головы или клюва у кур.

Успехи в овладении силами неживой природы и основывающийся на этих успехах прогресс техники (изобретение локомотива, парохода, электрического телеграфа и т. д.), а также удачные попытки изменения органических форм по желанию человека поколебали

старые метафизические представления о неизменности видов в природе и потребовали создания новых теоретических взглядов, более согласующихся с духом эпохи. Все это подготавливало почву для обоснования эволюционного учения.

Дарвин широко изучил опыт английских селекционеров, как животноводов, так и растениеводов, и использовал их достижения для аргументации теории эволюции, основывающейся на принципе естественного отбора. По словам Энгельса, Дарвину для создания его теории «...не представлялось лучшего поля для наблюдений, чем разведение животных и растений. Именно в этом отношении Англия является классической страной; достижения других стран, например Германии, не могут даже в отдаленной степени сравниться по своему масштабу с тем, что в этом отношении сделано в Англии. При этом большая часть успехов, достигнутых в указанной области, относится к последней сотне лет»¹⁷⁵.

Известное значение для обоснования биологических воззрений Дарвина имело его знакомство со взглядами английских экономистов. Д. Рикардо и А. Смит пришли к правильному выводу, что стоимость товара определяется количеством труда, затраченного на его производство, и одновременно к ложному заключению, будто личные интересы, свободная конкуренция, право свободного накопления богатств за счет эксплуатации рабочих являются источником прогресса. Английские буржуазные экономисты конца XVIII – начала XIX в. считали все это «естественным» законом незыблемого, по их представлению, капиталистического общества. Из тех же принципов исходил и Мальтус в широко известной в то время книге «Опыт о законе народонаселения» (1798), в которой на основании того, что люди размножаются в геометрической прогрессии, а средства к существованию будто бы увеличиваются в арифметической прогрессии, т. е. гораздо медленнее, он сделал ложное, оправдывающее эксплуататорский строй, заключение, что бедствия трудового народа связаны с действием этого «естественного» закона, а не с социальной структурой капиталистического общества.

Упомянутые социально-экономические воззрения, присущие буржуазной социологии рассматриваемого периода, содержали новые для того времени или приспособленные к текущим политическим потребностям старые понятия – конкуренция, в которой побеждает сильнейший, и избыточный прирост населения. Эти понятия, описывающие явления, характерные для капиталистического общества, были целиком переосмыслены Дарвином при создании им эволюционной теории.

Однако наиболее важной предпосылкой теории Дарвина были успехи естественных наук первой половины XIX в., в первую очередь ботаники, зоологии и геологии.

В области ботаники и зоологии в этот период все более укреплялась идея естественной системы, реализованная применительно к растениям в конце XVIII в.; представления о главных типах животного царства и основных подчиненных группах были выработаны только к 40-м годам XIX в. Одновременно в ботанике и зоологии накапливались данные, свидетельствующие об изменяемости видов, и биологи все чаще приходили к мысли о большей обоснованности нового порядка описания групп растений и животных в восходящей последовательности в противоположность широко практиковавшемуся ранее описанию, начиная от высших форм к низшим.

Важной предпосылкой создания эволюционного учения было развитие исследований в области сравнительной анатомии и палеонтологии. Правда, исходя из этих исследований, Ж. Кювье пришел к антиэволюционным выводам, однако факт глубокого сходства в строении, во всяком случае, в пределах каждого из установленных им четырех типов животных, позволил Дарвину увидеть в этом сходстве кровное родство. Равным образом идеалистическому учению Р. Оуэна об архетипе и гомологии Дарвин сумел придать эволюционный смысл и включил его в свою теорию развития животного мира. Мысль о единстве строения, а следовательно, и о единстве происхождения живых существ находила поддержку также в

175 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 68.

результатах их микроскопического изучения, приведшего к созданию Шванном клеточной теории, а также в данных эмбриологии – в установлении К. Бэрм сродства между зародышами различных позвоночных, тем большего, чем моложе зародыши.

К эволюционным выводам подводили также исследования геологов. Уже в конце XVIII в. Ж. Бюффон заложил основы исторической геологии. К этому же периоду относится сочинение шотландского натуралиста Дж. Геттона «Теория Земли» (1788). Изменения Земли, по мысли Геттона, происходили в виде бесконечно повторявшихся циклов разрушения одних материков и возникновения других за счет сил, действующих и в настоящее время. Взгляды Геттона были в 20-30-х годах XIX в. вытеснены представлениями катастрофистов. Только Ч. Лайель в классическом труде «Основы геологии» (т. 1 – 1830, т. 2 – 1833) сумел показать, что даже очень значительные по масштабу геологические процессы, вроде образования гор и океанов, совершались не путем внезапных катастроф, а под влиянием медленных процессов, протекавших в течение огромных промежутков времени за счет тех же самых сил и условий, которые были свойственны природе всегда и остаются теми же самыми и в настоящее время. Эта теория получила название униформизма.

Исторический взгляд на геологические процессы непосредственно подводил к мысли об исторической преемственности и населяющих Землю организмов, но сам Лайель этого вывода не сделал; наоборот, он продолжал придерживаться мнения, что «свойства, первоначально приданные, длятся до тех пор, пока каждый вид, произошедший от оригинальной группы, остается на земле»¹⁷⁶. Когда Дарвин отправлялся в кругосветное путешествие на корабле «Бигль», он, по рекомендации Генсло, взял с собой первый том только что вышедшей книги Лайеля. Генсло, по словам Дарвина, советовал ему «ни в коем случае не принимать отстаиваемых там воззрений»¹⁷⁷, однако Дарвин убедился из собственных наблюдений в «изумительном превосходстве метода, примененного Лайелем... по сравнению с методами всех других авторов»¹⁷⁸. Можно с – уверенностью сказать, что исторический метод в геологии не только непосредственно предшествовал во времени зарождению исторического метода в биологии, но и был одной из существенных предпосылок последнего.

Говоря о ликвидации метафизических, т. е. антиисторических, взглядов, господствовавших в естествознании вплоть до XVIII в., Энгельс отметил, что «первая брешь в этом окаменелом воззрении на природу была пробита не естествоиспытателем, а философом. В 1755 г. появилась „Всеобщая естественная история и теория неба“ Канта. Вопрос о первом толчке был устранен; Земля и вся солнечная система предстали как нечто *ставшее* во времени»¹⁷⁹. Естествоиспытатели «...должны были бы уже из одного этого гениального открытия Канта извлечь такие выводы, которые избавили бы их от бесконечных блужданий по окольным путям...»¹⁸⁰. Этого, как известно, не произошло, хотя принцип историзма вслед за Кантом отстаивали Фихте, Шеллинг и Гегель. Но они облекали свои суждения в идеалистическую форму и выражали этот принцип языком непривычным и малопонятным естествоиспытателям. В итоге биологическая наука в лице Кювье и Лайеля и даже Ламарка и Жоффруа Сент-Илера продолжала и в первой половине XIX в. «блуждать по окольным путям». Только Дарвин вывел ее на прямую дорогу прогрессивного развития.

176 Ч. Лайель [Лайель]. Основные начала геологии, т. 2. М., 1866, стр. 287.

177 Ч. Дарвин. Воспоминания о развитии моего ума и характера. (Автобиография). М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 112.

178 Там же, стр. 91.

179 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 350–351.

180 Там же, стр. 351.

Глава 25

Основные черты учения Ч. Дарвина

Годы учения. Путешествие на «Бигле».

Сын известного английского врача, Ч. Дарвин по стопам своего отца поступил на медицинский факультет Эдинбургского университета, но не нашел там того, что соответствовало его интересам. Еще меньше содействовало его умственному развитию пребывание на богословском факультете Кембриджского университета. Однако студенческие годы для Дарвина не пропали даром благодаря дружбе с ботаником Генсло и геологом Седжвиком. Ботанические экскурсии с Генсло, а также занятия геологией и энтомологией (особенно собирание жуков) были для Дарвина формой изучения естественной истории и развивали его наблюдательность. Интерес к малоисследованному тогда тропическому миру и стремление к путешествиям были вскоре удовлетворены участием в качестве натуралиста в кругосветной экспедиции на корабле «Бигль». Во время этого путешествия, которое продолжалось без малого пять лет, Дарвин посетил Южную Америку, Австралию и некоторые острова Атлантического и Тихого океанов. «Путешествие на „Бигль“, – писал впоследствии Дарвин, – было самым значительным событием моей жизни, определившим весь мой дальнейший жизненный путь»¹⁸¹.

Основное внимание Дарвина во время экспедиции привлекали вопросы Теологии и палеонтологии, а также наблюдения над животными и собирание зоологических коллекций. Из записей, которые Дарвин делал во время путешествия, выросла книга «Дневник изысканий по естественной истории и геологии стран, посещенных во время кругосветного плавания корабля ее величества „Бигль“ под командой капитана королевского флота Фиц Роя», а собранные фактические данные послужили материалом для обстоятельных геологических и зоологических работ.

Первые мысли Дарвина об эволюции.

Однако главное состояло в том, что сделанные наблюдения натолкнули Дарвина на мысль о естественных законах, которые лежат в основе превращения видов. Первые заметки на эту тему были сделаны в записной книжке в 1837 г., и с тех пор Дарвин неустанно собирал относящиеся к этому вопросу данные и всесторонне обдумывал идеи, которые в дальнейшем легли в основу его теории. В 1842 и 1844 гг. Дарвин сделал первые наброски этой теории, но не спешил с ее опубликованием, тем более что у него много времени отнимали специальные геологические и зоологические работы. Вопросами эволюции Дарвин смог вплотную заняться только в 1854 г.; в 1856 г. он приступил, по совету Лайеля, к написанию обширного труда, который ему, однако, не пришлось завершить в первоначально намеченном объеме.

Статьи Ч. Дарвина и А. Уоллеса 1858 г.

В 1858 г. молодой английский натуралист А. Уоллес, работавший на о-вах Малайского архипелага, прислал Дарвину свою статью «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа», в которой излагались взгляды, весьма близкие к представлениям Дарвина. Друзья Дарвина Лайель и Гукер, зная, что

¹⁸¹ Ч. Дарвин. Воспоминания о развитии моего ума и характера. (Автобиография). М., изд-во АН СССР, 1957, стр. 90.

Дарвин значительно раньше и на основе гораздо более обширного материала пришел к тем же выводам, что и Уоллес, преодолели сопротивление Дарвина и убедили его напечатать вместе со статьей Уоллеса свою, хотя бы краткую, заметку. Обе эти статьи появились в том же году в одном выпуске «Журнала заседаний Линнеевского общества» и, по словам Дарвина, привлекли очень мало внимания.

Основной труд Ч. Дарвина.

Побуждаемый настойчивыми советами друзей, Дарвин год спустя подготовил к печати и выпустил книгу, которую он сам назвал главным трудом своей жизни, – «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь».

Первое издание этого труда, вышедшее в ноябре 1859 г., было раскуплено в один день. В последующие годы книга неоднократно переиздавалась, была переведена на большинство европейских языков. Впервые за пределами Англии «Происхождение видов» было издано в Германии в переводе гейдельбергского зоолога Г. Бронна в 1860 г. Вторым по времени был русский перевод профессора Московского университета С.А. Рачинского, вышедший в 1864 г., а вторым изданием – в 1865 г.

Обычно считают, что новая идея только в том случае быстро становится общим достоянием, если ее восприятие подготовлено предшествующим развитием науки; так нередко говорили и о книге Дарвина. Однако он сам свидетельствовал, что в отношении эволюционной теории дело обстояло иначе. «Иногда высказывалось мнение, – писал Дарвин, – что успех „Происхождения видов“ доказывал, что „идея носилась в воздухе“ и что „умы людей были к ней подготовлены“. Я не думаю, чтобы это было вполне верно, ибо я не раз осторожно нащупывал мнение немалого числа натуралистов, и мне никогда не пришлось встретить ни одного, который казался бы сомневающимся в постоянстве видов. Даже Лайель и Гукер, хотя и с интересом выслушивавшие меня, никогда, по-видимому, не соглашались со мною. Один или два раза я пытался объяснить способным людям, что я понимаю под Естественным Отбором, но попытки мои были удивительно безуспешны»¹⁸². Эти соображения Дарвина относятся к периоду, непосредственно следующему за выходом в свет его труда, однако уже вскоре убедительность аргументов и стройность теории Дарвина обеспечили ей широкое признание.

¹⁸² Ч. Дарвин. Воспоминания о развитии моего ума и характера. (Автобиография). М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 134.



Чарльз Дарвин. 1809–1882.

Развитие эволюционной идеи в трудах Ч. Дарвина 1868 и 1871 гг.

В 1868 г. вышла книга Дарвина «Изменение домашних животных и культурных растений», а в 1871 г. – «Происхождение человека и половой отбор». Эти сочинения представляют существенное дополнение к «Происхождению видов». Последнее из них в еще большей степени, чем первое, противоречило традиционным взглядам, опирающимся на религиозные догматы. «Как только я пришел к убеждению в 1837 или 1838 г., – писал Дарвин, – что виды представляют собой продукт изменения, я не мог уклониться от мысли, что и человек должен был произойти в силу того же закона». Не располагая достаточными доказательствами животного происхождения человека, Дарвин не спешил с опубликованием этих соображений, коснувшись их в «Происхождении видов» одной фразой, «чтобы, – как он писал, – ни один добросовестный человек не мог обвинить меня в том, что я скрываю свои взгляды»¹⁸³.

Эволюционное учение Дарвина включает, во-первых, совокупность доводов в пользу утверждения, что историческое развитие органического мира действительно имеет место, во-вторых, положения о движущих силах эволюции и, в-третьих, представления о путях эволюционных преобразований.

¹⁸³ Ч. Дарвин. Воспоминания (развитии моего ума и характера. (Автобиография). М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 140–141.

Доказательства эволюции.

Конкретные факты, служащие доказательством эволюции, Дарвин черпал из самых различных областей биологии. Наиболее убедительные, прямые свидетельства в пользу эволюции доставляет палеонтология. Обнаружение в более древних слоях Земли организмов, сильно отличающихся от современных, и постепенное увеличение сходства ископаемых форм с ныне живущими по мере приближения к недавно образовавшимся земным слоям позволяют составить представление о последовательности эволюционных изменений. Палеонтологические находки являются, по выражению Дарвина, летописью эволюционного процесса.

Сопоставление признаков строения взрослых особей ныне живущих организмов, относящихся к разным систематическим группам, и сравнение их зародышей показывают наличие признаков сходства между, казалось бы, весьма далекими по строению формами, что может быть объяснено только родством, т. е. единством происхождения. Закономерности распределения живых существ на суше и в воде и явная зависимость организации животных и растений от условий обитания также говорят в пользу эволюционных изменений органического мира. Дарвин обратил внимание на то, что животное и растительное население островов, давно отделившихся от материка, сходно с материковым населением, что говорит об общности происхождения, но в то же время характеризуется своими специфическими особенностями, появление которых объясняется тем, что эволюция на островах и материке протекала в разных направлениях в зависимости от неодинаковых условий существования.

Определенная и неопределенная изменчивость.

Движущими силами эволюции Дарвин считал изменчивость, наследственность и естественный отбор. Возможность эволюции зависит от присущей всем живым существам способности изменяться в различных направлениях при условии, если возникающие изменения оказываются наследственными. Из числа измененных особей выживают только те, которые оказались более приспособленными к условиям существования.

Среди наследственных изменений, которые одни только и могут служить материалом для эволюции, Дарвин различал определенные и неопределенные. Определенные изменения, по мысли Дарвина, могут возникать у целой совокупности особей одного и того же вида при перемене внешних условий (климат, пища и т. п.), причем эти изменения совершаются в одном определенном направлении. Неопределенными изменениями Дарвин называл изменения, происходящие в самых различных направлениях. Измененные особи могут при этом мало отличаться от исходных, но зато многообразие потомства оказывается очень значительным. В этом случае установить зависимость характера изменений от воздействия тех или иных конкретных условий окружающей среды практически невозможно.

Ламарк и Жоффруа Сент-Илер отождествляли эволюционный процесс с изменчивостью; с их точки зрения, источником эволюционных преобразований является определенная (по терминологии Дарвина) изменчивость, сразу создающая полезные, приспособительные признаки. Дарвин, наоборот, считал, что в процессе эволюции важнейшую роль играют именно неопределенные изменения, которые могут быть или полезными, или безразличными, или вредными. Направление эволюционного процесса, по Дарвину, определяется не характером изменений, а естественным отбором.

Эта часть теории Дарвина, утверждавшая преимущественное значение для эволюции неопределенных, случайных изменений, является одним из краеугольных камней его эволюционной концепции. Своим учением о неопределенной изменчивости как основном материале для эволюционных преобразований Дарвин изгнал из эволюционной идеи телеологические представления, отказавшись от взгляда на эволюцию как на процесс, якобы

обнаруживающий присущую организмам способность изменяться целеустремленно, в соответствии с потребностями.

Большинство предшественников и современников Дарвина из числа придерживавшихся эволюционных взглядов считало, что наследственные изменения возникают под непосредственным влиянием воздействия окружающей среды и в соответствии с характером этих воздействий. Дарвин до конца жизни не освободился от груза господствовавших в его время представлений если и не об обязательности, то во всяком случае о реальной возможности наследования приобретенных изменений. Для аргументации этой возможности Дарвин, подобно Ламарку, пользовался применявшимся еще в античную эпоху логическим приемом, который может быть условно назван методом непротиворечащих примеров, когда в качестве «доказательств» принимался перечень явлений, объяснением которых может служить некоторое, единое для всех них априорное допущение. Чем больше таких явлений удавалось отыскать тому или иному автору, тем большее удовлетворение он испытывал от такой мыслительной операции, тем более убедительным он считал свое «доказательство». О логическом дефекте подобной аргументации Энгельс писал:

«...Одно правильное чередование известных явлений природы может породить представление о причинности... однако здесь еще нет доказательства, и постольку юмовский скептицизм был бы прав в своем утверждении, что регулярно повторяющееся *post hoc* никогда не может обосновать *propter hoc*»¹⁸⁴. Однако во времена Дарвина еще не пришло время убедительного решения проблемы экспериментальным путем, т. е. тем единственным методом, которым она вообще может быть разрешена.

В «Очерке 1844 г.», наброске будущего «Происхождения видов», Дарвин предположительно говорил о возможности наследования результатов упражнения или неупражнения органов и высказывал сомнения в наследуемости изменений, вызванных действием климата и пищи, и особенно механических повреждений. В последующих изданиях «Происхождения видов» и в книге «Изменения домашних животных и культурных растений» он не раз возвращался к этому вопросу и то допускал наличие прямого приспособления, то выражал сомнения в его возможности. Очень выразительны сомнения Дарвина, когда он колебался между допущением унаследования результатов упражнения и возможностью объяснить то же явление деятельностью естественного отбора. «Когда мы узнаем, что у младенцев задолго до их рождения кожа на ладонях и на подошвах бывает толще, чем на всех прочих частях тела, — ...мы, естественно, склонны приписать это явление унаследованию последствий продолжительного употребления или давления. Соблазнительно распространить тот же взгляд даже на копыта млекопитающих; но кто возьмется решить, до какого предела естественный отбор мог содействовать образованию структур, столь очевидно важных для животного?»¹⁸⁵ Во многих случаях (изменения черепа у рогатого скота ниата и у бульдога, срастание пальцев у однокопытных свиней, развитие хохла и вздутного черепа у польских кур и зоба у голубя-дутьша) Дарвин решительно сомневается, можно ли эти изменения приписать определенному действию внешних условий. «Степень изменений, которым подверглись животные и растения в домашнем состоянии, не соответствует степени, в какой они подвергались действию изменения условий... Голубь изменился в Европе, пожалуй, больше всякой другой птицы; а между тем) это местный вид, и он не подвергался влиянию никаких необычайных перемен в условиях... Мы приходим к глубокому убеждению, что... природа вариации лишь в слабой степени зависит от условий... и... гораздо более зависит от наследственной природы или конституции»¹⁸⁶.

Дарвин не ставил задачей выяснить непосредственные причины отдельных

184 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 545.

185 Ч. Дарвин. Соч., т. 4. М., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 677.

186 Там же, стр. 669–670.

неопределенных изменений. В конечном счете, этими причинами, как он считал, являются воздействия окружающей среды, но направление возникающих изменений не обязательно должно зависеть от характера внешних воздействий. «Мы ясно видим, – писал Дарвин, – что природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма; быть может, она имеет не большее значение, чем имеет природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении свойства (вспыхивающего) пламени»¹⁸⁷. Приводя в другом месте то же сравнение. Дарвин заметил, что «характер пламени зависит от горючего материала, а не от искры»¹⁸⁸.

Перечислив довольно много примеров, которые могут быть предположительно отнесены к категории унаследования результатов непосредственного влияния внешних условий, Дарвин высказал в форме вопроса следующее глубокое соображение: «Как мы можем объяснить наследственные эффекты упражнения или неупражнения органов? ... Каким образом употребление или неупотребление какой-нибудь определенной части тела или мозга может так влиять на маленькую группу воспроизводящих клеток, расположенных в отдаленной части тела, что существо, развивающееся из этих клеток, унаследует признаки одного или обоих родителей?»¹⁸⁹ На этот вопрос действительно мыслим один из двух ответов: или следует признать, что такое отдаленное влияние телесных клеток на половые с адекватным изменением последних невозможно, или, допустив возможность такого влияния, попытаться дать подобному воздействию хотя бы гипотетическое объяснение. Дать первый отрицательный ответ Дарвин не решился: слишком широко было распространено убеждение в наследуемости приобретенных изменений. Оставался второй путь, и Дарвин пошел по нему, предложив «временную», как он сам ее назвал, «гипотезу пангенезиса».

Эта гипотеза была построена на тех соображениях, которые за 2300 лет перед тем высказал Гиппократ. В число своих предшественников Дарвин с некоторыми оговорками включил Рея, Бюффона, Бонне, Спенсера и Мантегаццу. Впрочем, представления Дарвина особенно близки взглядам Мопертюи. Гипотеза пангенезиса покоится на допущении существования субмикроскопических зародышей – геммул, способных перемещаться по циркуляторным системам из всех частей тела в половые клетки. Геммулы, собирающиеся в половых клетках, передают в них те изменения, которые возникают в разных частях тела, так что потомки, развившиеся из этих половых клеток, получают соответственно измененные признаки. Позднее Дарвин, как писал К.А. Тимирязев, который с самого начала, несмотря на весь свой пиетет к Дарвину, отнесся к гипотезе пангенезиса резко отрицательно, сам произнес над ней такой строгий приговор: «It is all rubbish to have speculated as I have done»¹⁹⁰.

О своих колебаниях в оценке относительного значения естественного отбора и прямого приспособления Дарвин говорил сам. Первоначально он обращал внимание на эволюционное значение только отдельных признаков строения животных и растений, но выражал уверенность, что в дальнейшем будет доказана полезность и тех образований, приспособительное значение которых пока оставалось невыясненным. Уступки, которые он первоначально сделал сторонникам прямого приспособления, Дарвин считал временными, так как полагал, что в дальнейшем круг явлений, которые получают объяснение не с точки зрения наследования приобретенных изменений, а на основе принципа естественного отбора, должен неуклонно расширяться. При всем том Дарвин неоднократно, особенно в последние годы жизни, возвращался к мысли о том, что он, быть может, недостаточно отмечал значение для эволюции тех воздействий, которые организмы испытывают под влиянием окружающей

187 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 277.

188 Там же, т. 4, стр. 673.

189 Там же, стр. 736.

190 «Эти спекулятивные идеи, которые я себе позволил, – просто мусор». Слова Дарвина (в переводе Тимирязева) взяты из письма к Гексли. См. К.А. Тимирязев. Соч., т. 9. М., Сельхозгиз, 1939, стр. 102.

среды.

Эти размышления в первую очередь относились к вопросу о причинах наследственных изменений, служащих материалом для естественного отбора.

Искусственный отбор.

Уделяя наибольшее внимание неопределенным изменениям, Дарвин тем самым брал на себя обязанность объяснить факт закономерных преобразований живых существ в процессе эволюции, факт изумительной приспособленности организмов к условиям их существования. Решение этого кардинального вопроса эволюционной теории, который эволюционисты додарвиновского периода даже не ставили, было облегчено успехами практики растениеводства и животноводства, владеющей методом произвольного изменения культурных растений и домашних животных. Этот метод в области разведения растений и животных Дарвин назвал искусственным отбором.

Отмечая у домашних животных и культурных растений наличие признаков, отвечающих хозяйственным потребностям или эстетическим склонностям человека, Дарвин обратил внимание на то, что эти признаки только в редких случаях могли возникнуть внезапно. «Я полагаю, – писал Дарвин, – что в этом надо видеть больше, чем одну только изменчивость. Мы не можем допустить, чтобы все породы возникли внезапно столь же совершенными и полезными, какими мы их видим теперь... Ключ к объяснению заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора»¹⁹¹.

Среди многообразных признаков, имеющих у культурных растений и домашних животных, человек отбирает те, которые считает для себя нужными. Одновременно с отбором производителей, обладающих в наиболее выраженной форме тем свойством, которое хотят усилить в новой породе, человек уничтожает весь остальной приплод, в котором эти свойства недостаточно выражены. Чем жестче производится такая браковка, т. е. чем более строгие требования предъявляются к оставляемым для размножения производителям, тем эффективнее будет результат отбора. Скрещивая между собой особи, обладающие намеченными к воспроизведению и усилению свойствами, получают формы, у которых из поколения в поколение желательный признак выражен все более резко. Так были созданы разнообразные породы кур, от карликовых курооперых себрайтов до японской породы, петухи которой имеют хвост длиной более 2 м.; множество яйценокских и мясных пород; удивительные по расцветке, форме головы, клюва и ног породы голубей; разнообразные породы собак, от громадных догов до крошечных болонок; разные породы рогатого скота – молочная, мясная и рабочая; различные породы овец, свиней и т. д. Аналогичным образом человек создал великое многообразие сортов сельскохозяйственных и декоративных растений.

Борьба за существование.

Сложнее обстоит как будто бы дело с эволюционным процессом в естественном состоянии. «Каким образом достигли такого совершенства эти изумительные приспособления одной части организма к другой и к условиям жизни или одного организма к другому?» – спрашивал Дарвин. – «Мы видим эти прекрасные взаимные приспособления особенно ясно в организации омелы и дятла и только несколько менее очевидно в жалком паразите, прицепившемся к шерсти четвероногого или перьям птицы, в строении жука, ныряющего под воду, в летучке семени, подхватываемой дуновением ветерка; словом, мы

191 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 290.

видим эти прекрасные приспособления всюду и в любой части органического мира»¹⁹².

Что же является источником целесообразной организации и жизнедеятельности живых существ? Как представить себе возникновение и закрепление новых форм, сохраняющихся в данных условиях существования и дающих начало новым разновидностям, а затем новым видам и более крупным систематическим подразделениям? Ответом на эти вопросы служит учение Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе.

Мнимое мальтузианство Ч. Дарвина.

О «борьбе всевозможных существ, притязающих на существование», почти за 150 лет до Дарвина говорил Лейбниц, о «борьбе всех против всех» писал Локк. Дарвин с присущей ему скромностью отметил, что идеей борьбы за существование, вытекающей из фактов интенсивного размножения, он обязан Мальтусу, книгу которого «О народонаселении» он прочел в 1838 г. Мальтус утверждал, что размножение людей идет в геометрической прогрессии, а прирост средств к существованию – в арифметической, так что благосостояние населения непрерывно уменьшается. Маркс и Энгельс, а затем Бебель и Чернышевский справедливо писали, что реакционное учение Мальтуса пытается снять с буржуазии ответственность за прогрессирующее обнищание эксплуатируемых классов и возлагает ответственность за это обнищание на самих трудящихся, которые «неразумно размножаются».

Именно Дарвин, как отметил К. Маркс, по существу опроверг утверждение Мальтуса, показав, что размножение растений и животных, служащих для удовлетворения потребностей человека в пище и одежде, происходит не в арифметической, а в геометрической прогрессии. От устройства человеческого общества зависит, чтобы прогрессия умножения средств к существованию была не ниже, а выше прогрессии размножения самого человека.

О преимуществах идей Мальтуса и Дарвина можно было бы не говорить, если бы сам Дарвин не упомянул об этой мнимой преимственности. Знакомство с недавно опубликованными записными книжками Дарвина позволяет с полной уверенностью утверждать, что Дарвин пришел к мысли о борьбе за существование как основе естественного отбора независимо от Мальтуса и высказал ее до прочтения книги последнего. При этом идею борьбы за существование, неправильно примененную Мальтусом к человеческому обществу, Дарвин применил именно в той области, где она действительно играет роль, именно: в области эволюции животного и растительного мира.

Формы борьбы за существование.

Дарвин употреблял понятие борьбы за существование в весьма широком смысле и пользовался им как метафорой, «включая сюда зависимость одного живого существа от другого»¹⁹³ и от неорганической среды.

Борьба с силами окружающей неживой природы сводится к тому, что если при очень резких изменениях этих условий (наводнения, засухи, морозы) могут погибнуть все особи какого-либо вида в данной местности, то при изменении условий, не носящем такого катастрофического характера, гибнут только те особи, которые недостаточно приспособлены к подобным изменениям внешних условий, и выживают наиболее приспособленные.

Борьба за жизнь между организмами может иметь характер подлинной борьбы или же

¹⁹² Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 314.

¹⁹³ Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 316.

разного рода конкуренции. Борьба в форме активного уничтожения проявляется, прежде всего, при межвидовых отношениях, когда одни организмы поедают или уничтожают других; таковы взаимоотношения между травоядными животными и растениями, между хищниками и их жертвами, между паразитами и их хозяевами. Результатом межвидовой борьбы может быть или полное истребление одного вида другим, или гибель наиболее слабых, менее защищенных от истребления особей, т. е. наименее приспособленных к жизни по соседству с опасными для их — жизни видами. Межвидовая борьба выливается также в форму конкуренции, за свет и влагу (у растений), за пастбища и места охоты (у животных). Одним из факторов межвидовой борьбы является различие в интенсивности размножения, которая может быть весьма мощным приспособительным признаком. Многие рыбы откладывают сотни тысяч и миллионы икринок, из которых далеко не все дают начало малькам, а из последних до взрослого состояния доживает совсем ничтожный процент. Дарвин показал, что и у медленно размножающихся организмов их численность ограничивается борьбой за существование. Если принять (с преуменьшением), что каждый слон дает за свою жизнь 6 детенышей, то через 750 лет потомство одной пары слонов составило бы 10 млн. особей; на самом деле численность слонов на Земле очень невелика.

Формы зависимости между различными организмами могут быть очень сложными. Дарвин, в частности, привел пример зависимости *урожа* клевера от количества кошек в данной местности. Цветки клевера опыляются шмелями. Численность шмелей зависит от численности полевых мышей, разоряющих шмелиные гнезда. Мышей поедают кошки, почему вблизи жилья человека, где есть кошки, шмелей гораздо больше, видимо, за счет истребления мышей. Другими словами, чем больше кошек, тем меньше мышей, тем больше шмелей, тем выше урожай клевера.

Несомненно, что на самом деле отношения между названными организмами еще сложнее, и, с одной стороны, число звеньев цепи должно быть увеличено, а с другой — надо иметь в виду, что каждое звено цепи находится в тех или иных отношениях борьбы, конкуренции и содружества с другими организмами.

Внутривидовая борьба сводится по преимуществу к конкуренции между особями одного и того же вида за пищу, свет и другие условия, необходимые для существования. Сюда же относится и борьба за самку у некоторых видов животных, иногда приводящая к гибели части конкурирующих самцов. Борьба, или конкуренция, между организмами, принадлежащими к одному виду, носит, по Дарвину, даже более ожесточенный характер, чем межвидовая борьба, «так как они обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище и подвергаются одинаковым опасностям... Для поддержания в постоянном, отношении смеси даже таких близких между собою разновидностей, как душистый горошек различных колеров, необходимо собирать семена отдельно и смешивать их в надлежащей пропорции, иначе количество слабых разновидностей будет постепенно уменьшаться и, наконец, они совершенно исчезнут»¹⁹⁴.

Естественный отбор.

Неизбежным следствием борьбы за существование является естественный отбор. В борьбе за жизнь выживают те особи, которые обладают какими-нибудь, подчас весьма незначительными, преимуществами, более отчетливо выраженными приспособительными признаками. Внешний мир по отношению к живым существам представляет собой сложную совокупность разнообразных и нередко изменяющихся условий, так что для приспособления к ним необходимо широкое многообразие в строении и жизненных проявлениях. Всякое, сколько-нибудь полезное изменение организации повышает для его обладателя вероятность выжить и оставить потомство, которое также воспользуется возникшим преимуществом,

если полезный признак окажется наследственным. В то же время хоть сколько-нибудь неблагоприятное отклонение понижает шансы на выживание.

Целесообразность организации относительна: то, что было целесообразным при данной совокупности условий, окажется нецелесообразным, если условия среды изменятся, и, наоборот, признак, ранее нецелесообразный или безразличный, сделается целесообразным, приспособительным при соответствующем изменении условий обитания. «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных, – писал Дарвин, – я назвал Естественным отбором, или Переживанием наиболее приспособленных»¹⁹⁵. Существенной особенностью естественного отбора, по Дарвину, является то, что он никогда не приводит к образованию признаков, полезных другому виду. Дарвин оспаривал мнение натуралистов, считавших, что кожные кольца на хвосте гремучей змеи, производящие характерный шум, вредны ей, так как предупреждают добычу змеи о ее приближении. Гораздо вероятнее, по мнению Дарвина, мысль, что хвостовые кольца гремучей змеи, капюшон и рисунок на нем очковой змеи относятся к категории пугающих приспособлений, заставляющих жертву столбенеть от страха и отпугивающих тех животных, которые являются врагами этих змей.

Во времена Дарвина ещё не было прямых доказательств выживания наиболее приспособленных особей вида. Сознавая это, Дарвин предоставил доказательство своей плодотворной идеи будущим исследователям. «Для того чтобы выяснить действие естественного отбора, как я его понимаю, – писал он, – я попрошу разрешения представить один-два воображаемых примера»¹⁹⁶. Среди приведенных Дарвином недоказанных непосредственным опытом, но весьма правдоподобных примеров естественного отбора имеется, в частности, следующий. Сладкий сок, выделяемый некоторыми растениями, привлекает питающихся этим соком насекомых. Для растений было бы очень полезно, если бы этот сок (нектар) вырабатывался внутри цветков с тем, чтобы насекомые, добывая нектар, переносили с цветка на цветок пыльцу и способствовали опылению. Естественно, что растения, у которых возник этот признак (наличие нектара в цветках), окажутся в более благоприятных условиях в сравнении с теми, которые этого признака не имеют. Всякое изменение, облегчающее насекомым добывание нектара или увеличивающее шанс обсыпания насекомого пыльцой, также окажется благоприятным для растения и должно быть закреплено естественным отбором.

Идея естественного отбора теснейшим образом связана с положением Дарвина о преимущественном значении для эволюции ненаправленных, неопределенных изменений. Только в сочетании друг с другом эти два принципа дарвиновского учения образуют незыблемый фундамент строго научного, материалистического истолкования эволюции живых существ и объясняют сохранение тех целесообразных свойств, которые называют приспособлениями к условиям существования. Для этого объяснения Дарвин не нуждался в допущении изначально присущей организмам способности целесообразно изменяться в ответ на изменение окружающих условий, т. е. в том допущении, которое лежало в основе эволюционной концепции Ламарка.

Дарвин ясно понимал отличие своих взглядов от учения Ламарка... В предисловии к американскому изданию «Происхождения видов», говоря о своих предшественниках, Дарвин упомянул о Ламарке, отдавая ему должное как пионеру эволюционной идеи, но не согласился с его объяснением движущих сил эволюционного процесса. Не вступая в полемику по этому вопросу, Дарвин бегло отозвался о взглядах своего современника Р. Чемберса, анонимно выпустившего в 1844 г. книгу «Следы творения», в которой эволюционный процесс объяснялся наличием двух импульсов, сходных с теми, которые принимал Ламарк: принципа совершенствования и другого внутреннего импульса, «связанного с жизненными силами,

195 Там же, стр. 328.

196 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 335.

стремящимися, на протяжении поколений, изменять органические структуры в соответствии с внешними условиями, каковы, пища, свойства местообитания и метеорологические факторы»¹⁹⁷. По поводу этих взглядов Дарвин писал: «Я не вижу, каким образом два предполагаемые им „импульса“ могут дать научное объяснение многочисленных и прекрасных взаимоприспособлений, которые мы повсюду встречаем, в природе; я не думаю, чтобы этим путем мы могли подвинуться хотя бы на один шаг в понимании того, каким образом, например, дятел оказался приспособленным к своеобразному характеру своей жизни»¹⁹⁸.

Для иллюстрации учения Дарвина о возможности определенного направления эволюционного процесса на основе неопределенных изменений и естественного отбора, К.А. Тимирязев привел чрезвычайно наглядную аналогию. «Кого не тешил в детстве следующий забавный опыт: засунешь в рукав колос ржи основанием вверх, позабудешь о нем, ходишь, бегаешь и, к удивлению своему, замечаешь, что он не только не вываливается из рукава, а упорно ползет вверх; вот он уже у локтя, вот долез и до плеча... Колос, очевидно, получает при ходьбе и размахивании рукой толчки по всем направлениям... но все толчки вниз тормозятся этими остями и щетинками, и, таким образом, случайные, не имеющие определенного направления толчки, слагаются в одно определенное восходящее движение. Так и с поступательными движениями органического мира: организмы получают из внешнего мира толчки, заставляющие их двигаться, т. е. изменяться по всевозможным направлениям, – только отбор, парализуя... все, не имеющее значения полезного приспособления, упорядочивает это движение, сообщает ему одно определенное движение вверх, по пути к наибольшему совершенству»¹⁹⁹.

Половой отбор.

Дарвин ясно представлял себе, что принципом естественного отбора нельзя объяснить возникновение и сохранение таких признаков, которые сами по себе не могут обеспечивать выживание в борьбе за жизнь, вроде вторичных половых признаков, не служащих оружием в борьбе за самку, (например, яркая окраска и мясистые украшения на голове некоторых птиц, голос певчих птиц и т. п.). Происхождение подобных признаков Дарвин объяснял теорией полового отбора, согласно которой вторичные половые признаки закрепляются в потомстве вследствие того, что из числа конкурирующих самцов самки выбирают тех, которые обладают наиболее ярко выраженными вторичными половыми признаками. Степень развития вторичных половых признаков самца, как правило, коррелятивно связана с его силой и здоровьем, так что отбор по декоративным признакам (половой отбор) одновременно оказывается и отбором на жизнеспособность, на общую приспособленность к условиям жизни, т. е. естественным отбором в обычном смысле слова.

Дивергенция признаков.

В тесной связи с теорией естественного отбора стоит учение Дарвина о путях эволюции. Важнейшая сторона этого учения – представление о дивергенции, или расхождении признаков. Если в течение длительного времени условия оставались относительно неизменными, то некоторые древнейшие формы могли сохранить исходные

¹⁹⁷ Там же, стр. 264.

¹⁹⁸ Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 265.

¹⁹⁹ К.А. Тимирязев. Соч., т. 6. М., Сельхозгиз, 1939, стр. 131–132.

признаки почти без изменений, так как возникавшие уклонения, оказавшиеся бесполезными или вредными, устранялись естественным отбором. Организмы, условия жизни которых существенно менялись, испытывали в процессе эволюции значительные изменения. В результате естественного отбора должны были выжить те формы, которые наиболее уклонились от исходной и притом уклонились в различных направлениях. В условиях расхождения (дивергенции) признаков у зарождающихся видов было меньше повода для конкуренции друг с другом, так как представлялась возможность использовать разнородные условия существования.

Различные пути эволюции, которые Дарвин представлял себе теоретически возможными, он изобразил в виде схемы из древовидно разветвляющихся линий, являющейся прообразом филогенетического древа, вскоре построенного Геккелем на основе дарвинова учения о дивергентной эволюции.

Величайшей научной заслугой Дарвина, поставившей созданную им теорию несравненно выше эволюционных воззрений его предшественников, как это отметили Маркс и Энгельс, является устранение телеологического взгляда на процесс исторического развития органических форм. До Дарвина происхождение целесообразных изменений, т. е. приспособлений к условиям существования, объяснялось допущением способности организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия и их стремлением к прогрессу, совершенствованию. Выдвинув положение о ненаправленной изменчивости, о случайном характере отклонений от исходной формы попадающих под действие естественного отбора, Дарвин дал исчерпывающее объяснение того, каким образом на основе случайных изменений складывается закономерный исторический процесс, приводящий к прогрессивному усложнению, совершенствованию и многообразию организации.

Для пояснения того, как он понимает случайный характер используемых отбором изменений, Дарвин привел следующее сопоставление. «Заставим архитектора построить здание из необтесанных камней, скатившихся с обрыва. Форма каждого обломка может быть названа случайной; однако же она была определена силой тяжести, свойством скалы и покатостью обрыва – происшествиями и обстоятельствами, зависящими от естественных законов, хотя и нет никакого соотношения между этими законами и целью, для которой эти камни употреблены архитектором. Равным образом изменения каждого существа определяются постоянными и неизменными законами; но это не имеет никакого соотношения с живым строением, которое медленно создается посредством отбора как естественного, так и искусственного»²⁰⁰.

Согласно теории Дарвина, изменения организмов происходят в силу определенной естественной закономерности и в то же время они случайны по отношению к результату, определяющемуся отбором. Таким образом, Дарвин сумел преодолеть метафизическое противопоставление случайности и необходимости.

Противопоставление необходимости и случайности, когда последняя считается абсолютной, не подчиняющейся всеобщим законам и поэтому не подлежащей объективному изучению, а равно и отрицание за случайностью объективного существования, – оба эти представления не могут отразить действительную картину мира, в которой случайность и необходимость существуют реально, и в то же время и та, и другая относительны. Теория естественного отбора, как отмечал Энгельс, доказывает «внутреннюю связь между необходимостью и случайностью».

Проблема вида.

Теория Дарвина, обосновавшая исторический процесс развития видов, потребовала иного, чем раньше, отношения к систематическим категориям. До Дарвина большинство

200 Ч. Дарвин. Соч., т. 4, стр. 637.

биологов признавало их независимыми друг от друга и неизменными. Дарвин показал, как трудно бывает отличить между собой не только разновидности, но и отдельные виды растений и животных. Отсюда он сделал заключение, что разновидность, достаточно легко отличимая от соседней с нею, есть зачаток нового вида – «зачинающийся вид», по его выражению.

Наличие переходных форм, существующих в ряде случаев между близкими видами, привело Дарвина к мысли, что термины «разновидность» и «вид» произвольны и служат только для того, чтобы обозначать сходные между собой группы особей. Это утверждение, облеченное, быть может, в неудачную форму, давало повод к приписыванию Дарвину мнения о нереальности основных систематических подразделений, что, однако, совершенно неверно. Дарвин считал возможной естественную группировку организмов, причем полагал, что естественной системой должна быть система генеалогическая. Наличие незаметных переходов от одних видов к другим Дарвин выражал формулой Лейбница «природа не делает скачков», противопоставляя идею ненарушающейся исторической преемственности органического мира теории катастроф Кювье, отрицавшей эту преемственность. Антиэволюционист Л. Агассис заметил, что так как Дарвин отрицает существование видов, то тем самым он не должен говорить об их происхождении и изменении. Дарвин в письме к А. Грею возразил: «Как нелепа его (Агассиса) логическая придирка – „а если виды не существуют, то как они могут изменяться“. Как будто кто-нибудь сомневался в их временном существовании»²⁰¹.

Происхождение человека.

Бессмертной заслугой Дарвина является принципиальное решение вопроса о развитии человека от нижестоящих животных форм. Как было отмечено выше, Дарвин пришел к этому убеждению уже за четверть века до опубликования специального сочинения о происхождении человека, но лишь в 1871 г. собрал воедино всю доступную ему аргументацию для подтверждения этой идеи.

В период работы Дарвина над этой книгой вышла статья его соратника А. Уоллеса, в которой последний излагал идеалистические взгляды на происхождение человека, решительно расходившиеся с уже вполне сложившимися представлениями Дарвина. Уоллес полагал, что умственные и моральные свойства человека не могли развиваться под влиянием естественного отбора и что «некоторое высшее интеллигентное существо давало определенное направление развитию человека, направляло его к специальной цели»²⁰².

В противоположность Уоллесу, Дарвин стоял в вопросе о происхождении человека на бескомпромиссной материалистической точке зрения. Собранные им материалы, позволявшие сопоставить анатомические, физиологические и эмбриологические признаки человека и животных, свидетельствовали об их кровном родстве и требовали признания постепенного развития человека от животного предка. Дарвин не делал исключения и для психических особенностей человека, которые, по его мнению, являются результатом дальнейшего развития свойств, имеющих у животных. Эту мысль Дарвин позднее детально аргументировал в специальном труде «О выражении эмоций у человека и животных» (1872).

* * *

Последующее развитие биологии, как это показано в дальнейших главах настоящей

201 The Life and Letters of Charles Darwin, v. 1. N.Y., 1959, p. 126.

202 The Life and Letters of Charles Darwin, v. 1. N.Y., 1959, p. 126.

книги, является свидетельством непреходящего значения основных идей Дарвина. Основой материалистических представлений о строении, жизнедеятельности, индивидуальном и историческом развитии живых существ продолжает оставаться дарвинизм.

Глава 26

Создание и развитие эволюционной палеонтологии

В первой половине XIX в. палеонтология уже располагала обширными материалами по истории органического мира, которые послужили важной предпосылкой для создания эволюционной теории Дарвина. Но сами палеонтологи были еще очень далеки от такой теории.

Как отмечалось в главе 13, геологи и палеонтологи первой половины XIX в. были поглощены работой по расчленению осадочных толщ на системы и отделы с помощью палеонтологического метода. При этом их внимание было сосредоточено, прежде всего, на выявлении различий в составе окаменелостей, характеризующих выделяемые ими стратиграфические подразделения. Большинство палеонтологов находилось под влиянием теории катастроф Кювье. Впрочем, это не помешало созданию геологической хронологии и даже выявлению прогрессивного усложнения животных и растений в ходе геологической истории.

Роль теории Ч. Дарвина в перестройке палеонтологии.

Геологическая теория Лайеля давала для теории Ч. Дарвина необходимые исходные позиции. В «Происхождении видов» Дарвин писал по этому поводу: «Тот, кто, прочтя великое произведение сэра Чарлза Лайелля „Основы геологии“, в которой будущий историк признает творение, совершившее переворот в естествознании, не захочет допустить всю громадность истекших периодов времени, пусть тотчас же закроет эту книгу»²⁰³.

Дарвин сделал тот смелый, но логически неизбежный шаг вперед, перед которым растерянно остановился его учитель Лайель. Он снял покровы с «тайны из тайн». Он показал, что возникновение видов – такой же естественный процесс, как и их вымирание. У них обоих одна причина – естественный отбор. Если, по Ламарку, виды в ходе эволюции не вымирали, а лишь превращались в новые и неотделимые друг от друга, как воды единого текущего потока, то у Дарвина вымирание разновидностей, видов, родов и высших систематических подразделений – неотъемлемая часть эволюционного процесса. Установление этого факта – в значительной степени следствие успехов палеонтологии в изучении вымерших организмов.

После опубликования книги Дарвина в палеонтологии начался новый этап. Там, где раньше искали резких отличий, стали обнаруживаться переходы. Палеонтологический метод перестал быть чисто эмпирическим методом, так как различия окаменелостей в вертикальном разрезе благодаря эволюционной концепции получили теоретическое истолкование.

Главное возражение против эволюционного истолкования геологической летописи выдвинул еще Кювье, который считал, что она не содержит того несметного количества переходных форм, которые связывали бы виды организмов друг с другом. У Дарвина эта особенность каменного архива получила развернутое объяснение. Как известно, он посвятил особую главу «Происхождения видов» вопросу о неполноте геологической летописи. В ней он с большой убедительностью показал, почему переходные формы сохраняются редко. Весьма существенно также, что, согласно его теории, переходные формы вообще

203 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 516.

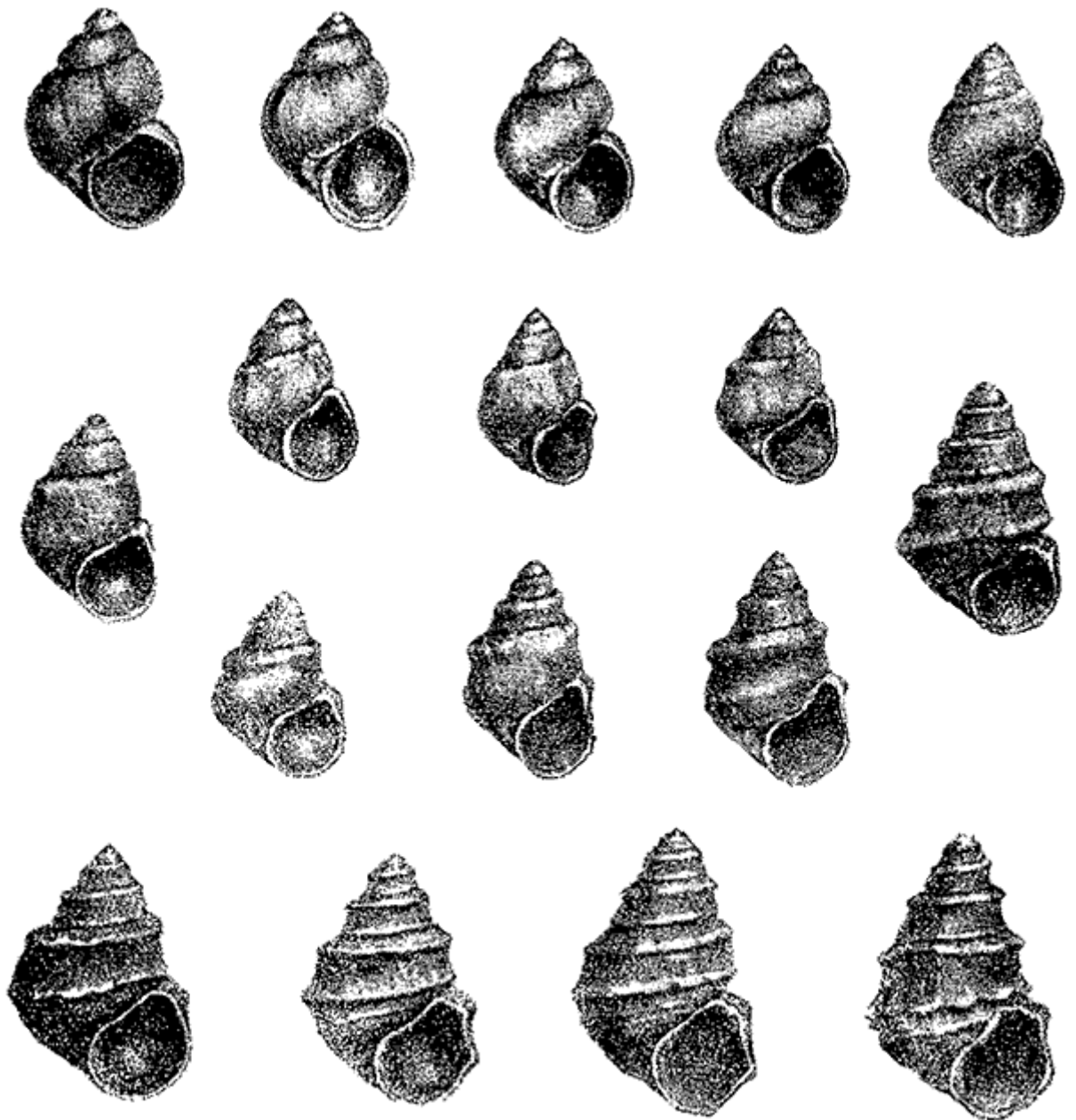
существовали недолго, так как вытеснялись своими более совершенными потомками.

Касаясь вопроса о прогрессивном усложнении организмов в течение геологического времени, он разъяснил, что этот процесс не противоречит его теории, а, напротив, получает в ней убедительное истолкование. Население каждой новой геологической эпохи возникло в процессе естественного отбора в борьбе за жизнь, и неизбежно должно было обладать преимуществами в своей организации перед видами предшествующей эпохи. Проистекающее отсюда совершенствование организмов не имеет ничего общего с ламарковым «стремлением к совершенствованию». По Дарвину, естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, не предполагает необходимого прогрессивного развития. Отбор подхватывает изменения, полезные в данных условиях жизни. При этом организмы могут оставаться на прежнем уровне организации, а в некоторых случаях может происходить «понижение или упрощение организации», если это обеспечивает лучшее приспособление. В письме к палеонтологу А. Гайэтту в 1872 г. Дарвин писал о своей полной уверенности в том, что нет никакой врожденной тенденции к прогрессивному развитию, которую «принимают теперь столь многие способные натуралисты».

Подобно Лайелю, Дарвин сомневался в том, что палеонтология его времени располагала полными данными о хронологии появления важнейших групп организмов.

Палеонтологи и геологи старшего поколения, мировоззрение которых складывалось под влиянием Кювье, встретили дарвинизм враждебно. С позиций креационизма против Дарвина выступили, например американский палеонтолог Л. Агассис, чешский палеонтолог И. Барранд. Английский палеонтолог Р. Оуэн критиковал Дарвина с позиции своих представлений о том, что изменения животных происходили будто бы внезапно и совершенно независимо от среды. Зато учение Дарвина быстро привлекло на свою сторону молодых палеонтологов.

Если до Дарвина палеонтологи искали прежде всего отличий, позволяющих описать все новые и новые виды, характерные для выделяемых ими геологических ярусов, то теперь они стремились обнаружить черты сходства и проследить последовательные изменения, позволяющие составить эволюционные ряды предков. Один из первых родословных рядов был описан В. Ваагеном (1869). Он состоял из последовательно сменявших друг друга форм в пределах одного и того же вида аммонитов. Эти вариации во времени он назвал «мутациями».



Эволюционный ряд палюдин по М. Неймайру. 1875.

Видное место среди дарвинистов занимал австрийский палеонтолог и геолог М. Неймайр. По его словам, палеонтология призвана описать историю органической жизни, наблюдать постепенное ее развитие. Неймайр описал эволюционные ряды третичных палюдин (1875). Он намеревался проследить эволюцию животного мира на основании палеонтологических данных с точки зрения теории Дарвина, но успел издать только первую часть задуманного им труда (1889), которая была переведена на русский язык под названием «Корни животного царства».

В.О. Ковалевский и создание эволюционной палеонтологии.

Подлинным основателем эволюционной палеонтологии, по единодушному признанию палеонтологов, был В.О. Ковалевский.



Владимир Онуфриевич Ковалевский. 1842–1883.

Свои работы, открывшие новую эпоху в палеонтологии, Ковалевский выполнил за границей – во Франции, Германии и Англии, где он находился в 1869–1874 гг. Большинство из них были опубликованы на западноевропейских языках и потому стали доступны широкому кругу ученых во всем мире.

Распространение учения Дарвина обнаружило вопиющее противоречие между желанием биологов получить от палеонтологов фактический материал для воссоздания филогении основных групп животного и растительного мира и тем, что в ней имелось. Палеонтологи продолжали, заниматься инвентаризацией ископаемых организмов, описывая все новые и новые виды и роды. Их выделение производилось нередко по важным для систематики частям скелета, например по зубам, но не сопровождалось исследованием всего скелета и не давало полного представления о животном. Э. Геккель (1866), используя такого рода отрывочные сведения, построил немало поспешных филогенетических схем, которые не выдерживали критики и рушились так же быстро, как и создавались. Назрела необходимость переоценки палеонтологического материала с точки зрения теории Дарвина.

Ковалевский видел задачи эволюционной палеонтологии не только в том, чтобы отыскать связи между ископаемыми формами и устанавливать их преемственное родство, но и в том, чтобы изучать эволюцию ископаемых организмов как сложный процесс, в котором морфологические изменения связаны с функциональными изменениями, а эти последние – с изменениями в условиях жизни и в конечном счете с геологическими преобразованиями. Только такой подход мог способствовать выяснению закономерностей эволюции.

Ковалевский сознательно избрал для своих работ не беспозвоночных, скелет которых за немногим исключением мало отражает сложность организации животного, а позвоночных. Среди них он предпочел высший класс – млекопитающих, в частях скелета которых

существует особенно много общего. Это повышало эффективность работы палеонтолога, в распоряжении которого редко бывает полный скелет. Он занялся исследованием обширной группы копытных, эволюция которых протекала в течение третичного периода и особенно ярко проявилась в преобразовании конечностей. Успех работы Ковалевского во многом зависел от этого умения целеустремленно выбирать материал. Мертвый материал заговорил ясно и убедительно для всех благодаря гению исследователя, который обладал редким умением сочетать тонкое знание детали с необыкновенной широтой взгляда.

Первой и наиболее важной работой Ковалевского была монография «Об *Anchitherium aurelianense* Cuv. и о палеонтологической истории лошадей» (1873). В ней он дал описание миоценового трехпалого «как формы, выясняющей генеалогию типа лошади». Он показал, что это животное занимает важное место в эволюционном ряду лошади. Оно стоит между древним эоценовым трехпалым и по своему облику еще далеким от лошади палеотерием и плиоценовым гиппарионом, за которым на рубеже с четвертичным периодом появляется уже настоящая вполне однопалая лошадь. Благодаря Ковалевскому эволюционный ряд лошади стал, и доныне остается классическим и самым популярным рядом в эволюционной палеонтологии.

Главная заслуга Ковалевского состоит, однако, не в том, что он раскрыл палеонтологическую историю лошади. Ископаемые лошади изучались и до Ковалевского. Из четырех членов описанного им ряда три уже были указаны Т. Гексли (1870). После Ковалевского многие палеонтологи занимались исследованием филогении семейства лошадей и пришли к выводу, что эволюция лошади прослеживается достаточно полно в Северной Америке. Что касается Европы, то в нее проникали лишь боковые ответвления от главного ствола. К ним и относятся формы, составившие ряд предков лошади у Ковалевского. Историческая заслуга Ковалевского состоит в том, что при изучении эволюции лошадей, а затем и некоторых ветвей парнокопытных он успешно применил разработанный им в свете теории Дарвина новый метод палеонтологического исследования. Воплощением, этого метода были все его палеонтологические монографии. Сам Ковалевский в посвящении Дарвину своей «Монографии рода *Anthracotherium*...» (1873) писал, что он, «опираясь на точные анатомические основания», выясняет «ход эволюции». Действительно, его метод позволял устанавливать филогенетические отношения посредством тщательного исследования скелета, мускулатуры и способов их движения. Его отличительной чертой было прослеживание связи изменения формы с изменениями функции органа и образа жизни животного под влиянием преобразования условий среды. Это позволяло выяснять основные направления эволюции животных и их место в филогенетическом древе. Характерно также, что, прежде чем описать виды, Ковалевский изучал и стремился понять основные типы строения – роды, которые представляют собой стадии монофилетической эволюции данной группы.

Пользуясь своим методом, Ковалевский настолько правильно обрисовал основные черты и закономерности эволюции изученных им групп копытных животных, что его работы не потеряли своего значения поныне, хотя его филогенетические построения под давлением новых фактов подверглись значительным коррективам.

По Ковалевскому, эволюция главных ветвей копытных выразилась в приспособлении к быстрому бегу по твердому грунту и питанию травянистой растительностью, которая получила широкое распространение в миоцене. Перестройка конечностей выражалась в усилении третьего (у непарнокопытных) или третьего и четвертого (у парнокопытных) пальцев и, соответственно, в ослаблении или полной редукции остальных. В результате лошадь приобретала легкую, прочную, однопалую, а олень двухпалую ногу. В одних случаях редукция боковых пальцев не сопровождалась перестройкой в костях запястья и предплюсны, в других здесь происходили существенные структурные и топографические изменения. Первый способ Ковалевский назвал инадаптивной, а второй – адаптивной редукцией. Формы, эволюция которых пошла по второму пути, как обладавшие более прочной и совершенной конечностью, имели преимущества перед первыми, у которых

конечность была менее совершенна и склонна к вывихам. В результате они вытеснили их. Эта закономерность вошла в литературу под названием закона Ковалевского.

Нога копытных, специализируясь в движении в одной плоскости, полностью утратила способность к хватательным и вращательным движениям. В связи с этим произошло сращение малой и большой берцовых, локтевой и лучевой костей. Изменилось также соотношение отделов конечности: бедренный и плечевой отделы укоротились, а дистальные, наоборот, сильно удлинились за счет пястных и плюсневых костей, сросшихся у парнокопытных в одну кость.

Пережевывание больших масс жесткой степной травы, нередко вместе с пылью, потребовало усовершенствования зубов. Они приобрели у копытных очень высокую, постепенно выдвигающуюся из лунки коронку, что компенсировало их стирание, а разная прочность эмали, дентина и цемента создали выгодную структуру жевательной поверхности зуба. Предкоренные зубы приняли облик коренных. Это повлекло за собой увеличение размеров челюстей и перестройку черепа. Последний удлинился, а глазницы сдвинулись назад, что выгодно увеличивало обзор пастбища.

Ковалевский показал, что приспособительным изменениям в строении конечностей и зубов принадлежала ведущая роль в эволюции копытных. Из всеядных пятипалых лесных медленно передвигающихся мелких животных начала третичного периода развились совершенные, крупные копытные открытых пространств неогена и нашего времени. Важным событием в эволюции парнокопытных было появление жвачных животных, которые приобрели выгодную способность пережевывать пищу во время отдыха, ночью. После выработки главных особенностей организации у некоторых копытных возникли еще и рога.

Исследование палеонтологической истории копытных убедило Ковалевского в том, что новые формы появлялись в одном районе, и их эволюция совершалась монофилетически. Позже новый тип «рассыпался на несколько линий, продолжавших существовать одновременно». Это разделение происходило под влиянием естественного отбора, поддерживавшего все полезные отклонения от предковой формы. Своей идеей «иррадиации линий копытных», исходящих от «первоначального типа» (1875), Ковалевский предвосхитил «закон адаптивной радиации» Г. Осборна.

Своими палеонтологическими трудами Ковалевский способствовал укреплению и распространению учения Дарвина, который высоко ценил его труды. По словам Тимирязева, навестившего Дарвина в 1877 г., последний, говоря о своих сторонниках в России, часто называл Ковалевского. Когда Тимирязев спросил, какого Ковалевского он имеет в виду, вероятно, Александра, зоолога, он ответил: «Нет, Владимира; по моему мнению, его палеонтологические исследования имеют еще более важное значение, чем зоологические труды его брата»²⁰⁴.

Попытки ламаркистского истолкования данных палеонтологии.

Наряду с В.О. Ковалевским и другими дарвинистами, во второй половине XIX в. заметное место в истории палеонтологии принадлежало палеонтологам-эволюционистам, которые по своим взглядам стояли ближе к Ламарку, чем к Дарвину. Из них наибольшей известностью пользуется американский палеонтолог Э. Коп, описавший до тысячи новых видов ископаемых позвоночных животных, автор книг по теории эволюции. Он считается зачинателем ламаркистского направления в палеонтологии.

По Копу, естественный отбор имеет второстепенное значение в эволюции; от него зависит не возникновение, а лишь «переживание приспособленного». Важнейшим фактором эволюции является управляемое сознанием движение. Изменения, вызванные упражнением органа, наследуются. В результате в филогенетических линиях происходят строго

направленные изменения. Формы, объединяемые родами, семействами и систематическими подразделениями более высокого ранга, имеют полифилетическое происхождение, т. е. возникают из разных корней.

Туманная, ультрамарксистская теория не помешала Копу подметить важную закономерность эволюции. Им установлен широко известный «закон неспециализированного». Согласно этому закону, высокоспециализированные формы не могли быть предками новых типов последующего времени. Так, млекопитающие могли произойти только от низших, неспециализированных пресмыкающихся, а не от высших специализированных.

Проявлявшаяся у Копы и других палеонтологов склонность к ламаркистской трактовке эволюционного процесса, идущего будто бы в определенном направлении (ортогенез), или под влиянием внешних причин (эктогенез), или при решающем значении внутренних факторов (автогенез), находит свое объяснение не только в антипатии к откровенно материалистической теории Дарвина. Критики дарвинизма стремились доказать, что «неопределенная изменчивость» Дарвина не может дать ожидаемого эффекта. Мелкие, идущие в разных направлениях изменения будут слабеть и рассеиваться при скрещивании. С другой стороны, авторитетный астроном и физик В. Томсон уверял, что геологическая история не так длительна, как полагали Лайель и Дарвин. Отсюда делался вывод, что естественный отбор ввиду недостатка изменчивости и времени не в состоянии осуществить эволюцию в нужных масштабах.

В XX в., когда стали известны законы Менделя и огромная длительность геологической истории Земли, несостоятельность указанных возражений стала очевидной. Но в XIX в. они произвели впечатление. Сам Дарвин был вынужден с большим вниманием отнестись к ламарковскому наследованию приобретенных признаков. Возможность избежать этих затруднений, допустив направленные изменения, способные относительно быстро превращать формы в линейных филогенетических ветвях, располагала палеонтологов к ламаркизму в разных его формах.

Так или иначе, палеонтологи после Дарвина прочно стояли на почве эволюционизма и с увлечением трудились над выяснением родственных отношений между ископаемыми организмами. В этой работе нашел применение основной биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля. Особенно убедительные примеры рекапитуляции признаков предков в онтогенезе потомков были выявлены на головоногих моллюсках – аммонитах. Изучением онтогенезов раковины для выяснения филогенеза разных групп аммонитов с успехом занимались Л. Вюртенбергер в Германии, А. Гайэт в Америке, А.П. Карпинский в России.

На этом пути были и ошибки. Нередко поспешно составленные филогенетические линии на деле оказывались лишь морфолого-хронологическими, а отнюдь не генетическими рядами. Наблюдаемое сходство признаков подчас являлось следствием конвергенции, оно зависело не от общности происхождения, а всего лишь от сходства образа жизни животных.

Развитие палеонтологического метода в трудах Л. Долло.

Знаменитый бельгийский палеонтолог Луи Долло поставил своей главной задачей изучение не филогенезов, а приспособлений, т. е. морфологических особенностей ископаемых животных, связанных с их образом жизни в соответствующей среде... Такой подход он назвал этологическим методом. Общие итоги своей работы по применению этого метода к изучению ископаемых рыб, динозавров и некоторых млекопитающих он изложил в книге «Этологическая палеонтология» (1909), посвятив ее памяти В.О. Ковалевского, которого считал своим учителем.



Луи Долло. 1857–1931.

В лице Долло эволюционная палеонтология нашла своего достойного выразителя. Он блестяще развил идеи Ковалевского об эволюции скелета в тесной зависимости от изменения образа жизни и среды. Достоинство своего метода Долло наглядно продемонстрировал уже в одной из первых работ, когда ему как работнику музея пришлось решать вопрос – в каком положении монтировать скелеты динозавров – игуанодонов, найденных в меловых слоях на территории Бельгии. После тщательного изучения скелета он доказал, что игуанодон ходил на задних ногах и потому приобрел конвергентно известное сходство с птицами. Его мощный хвост говорил о способности плавать.

Работы по ископаемым рыбам, особенно двоякодышащим, подвели Долло к открытию «закона необратимости эволюции» (закон Долло), согласно которому организм не может вернуться даже частично к предшествующему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков. Приспособления к этим условиям будут достигнуты уже иным путем, а следы промежуточного этапа навсегда сохранятся. Так, в ступне современных сумчатых он обнаружат черты хватательной лапы их предков.

В работах по эволюции приспособлений у динозавров, морских черепах и головоногих моллюсков Долло показал, как по особенностям строения ископаемых животных можно разгадать те перемены, которые происходили в образе жизни их предков. У третичной черепахи он выявил остатки двух редуцированных панцирей, говорящие о неоднократной смене сухопутного и морского образа жизни у ее предков.

О необратимости эволюции писал еще Дарвин. Он настоятельно подчеркивал важное для палеонтологии положение о том, что раз исчезнувший вид никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни органические и неорганические. То же относится к более высоким систематическим группам.

«Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появится вновь»²⁰⁵.

Закон Долло нельзя понимать как некий абсолютно ненарушаемый принцип, в какой его возводят сторонники ортогенеза и автогенеза. Частичное возрождение некоторых органов и признаков далекого предка возможно, если они сохранились в онтогенезе. На это справедливо указывал П.П. Сушкин (1915).

Подобно Ковалевскому, Долло имел дело, с позвоночными животными и подчеркивал их преимущественное значение для палеонтологии. Но в отличие от Ковалевского он выступал за полное обособление палеонтологии от геологии. С этой целью он отделил часть палеонтологии, служащую геологии обычно посредством ископаемых беспозвоночных, под названием биостратиграфии. Название это сохранилось, но связь геологии и палеонтологии не могла прерваться. О высокой обоюдной пользе этой связи на рубеже XIX и XX вв. убедительно свидетельствовали работы немецкого палеонтолога И. Вальтера. Так, в работе о фауне верхнеюрских золенгофенских сланцев (1909), в которых были найдены остатки первоптицы – археоптерикса, исследовалась фауна в связи с условиями ее обитания, восстанавливаемыми по характеру слоев и по заключенным в них органическим остаткам, особенностям их сохранности и захоронения.

Последователи Долло, достигшего необыкновенного совершенства в анализе приспособительного значения структур и органов ископаемых позвоночных, понимали свою задачу шире. Они стали разрабатывать проблему взаимоотношения органов и среды, сочетая изучение ископаемых организмов с изучением заключающих их осадочных пород. При этом методе восстановление среды оказалось столь же важным, как и восстановление образа жизни. Такое направление в палеонтологии получило название палеоэкологии, или палеобиологии.

Обнаружение новых ископаемых форм.

Повышение интереса к ископаемым организмам привело к новым находкам и открытиям, особенно среди позвоночных. Если Ковалевский обрабатывал музейные материалы старых сборов, то в руки Долло попадали материалы из новых находок, например целая серия полных скелетов мелового динозавра – игуанодона, найденных в 1877 г в Бельгии близ Беринессара.

Одной из самых выдающихся находок в истории палеонтологии справедливо считается обнаружение скелетов археоптерикса – первоптицы сохранившей еще многие признаки пресмыкающихся. Все находки сделаны на территории Германии в районе Золенгофена в ломках плотного известкового сланца, отложившегося в юрский период в лагуне кораллового острова. Сначала было найдено только перо (1860). В 1861 г. был найден первый скелет с отпечатками перьев. Его приобрел Британский музей. Первоптица была тщательно исследована и описана английским палеонтологом Р. Оуэном. Большой след в истории палеонтологии оставили также его работы о птице динорнис, жившей еще в историческую эпоху в Новой Зеландии, и работы по палеозойским амфибиям, пермским пресмыкающимся Африки, мезозойским ящерам и другим группам.

Второй, еще более полный скелет первоптицы был найден в 1877 г. и стал собственностью Берлинского музея естественной истории. Третий скелет плохой сохранности был найден в 1956 г.

Вторая половина XIX в. ознаменовалась большими достижениями в изучении мезозойских и третичных четвероногих Северной Америки. Энергично проведенные поиски привели к открытию многих богатых костями местонахождений, особенно в западных штатах. Работы Дж. Лейди с большим успехом продолжали О. Марш, Э. Коп, Г. Осборн и другие американские палеонтологи. Выяснилось, что без учета американских материалов

205 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 541.

нельзя составить полного представления об эволюции некоторых групп млекопитающих, в частности копытных. Широкую известность получили меловые зубастые птицы, описанные Маршем по скелетам из Канзаса, а также пермские звероподобные рептилии – паликозавры, описанные Копом.

В 1899 г. начались раскопки открытого В.П. Амалицким крупного скопления костей в пермских континентальных отложениях на берегу Северной Двины близ Котласа. Составленная в результате этих раскопок коллекция скелетов пермских травоядных и хищных пресмыкающихся является гордостью Палеонтологического музея Академии наук СССР. Открытие Амалицкого явилось итогом длительных поисков. Он проводил их после сравнительного изучения пермских слоев России и аналогичных слоев в Африке (Кару) и Индии, в которых были найдены остатки пресмыкающихся.

Середина XIX в. была временем расцвета палеоботанических исследований, давших науке ценные материалы об ископаемых флорах не только Европы и Северной Америки, но и Гренландии, Шпицбергена, Австралии, Малайского архипелага.

В 1893 г. К. Циттель завершил свое пятитомное «Руководство по палеонтологии», в котором собраны сведения об ископаемых организмах, накопленные за весь период существования палеонтологии до конца XIX в.

Глава 27

Создание эволюционной эмбриологии животных

Среди многих отраслей биологии, испытавших благотворное влияние учения Дарвина, одно из первых мест занимает эмбриология. В свою очередь открытия в области сравнительного изучения эмбрионального развития имели немаловажное значение для эволюционного учения, так как они дали убедительные доказательства кровного родства далеких по своей организации групп животных и способствовали построению родословной животного царства.

Сравнительное изучение эмбрионального развития.

Эмбриологи середины XIX в. продолжали в основном линию Бэра, ограничиваясь в своих работах сравнением зародышевого развития позвоночных, главным образом птиц и амфибии. Такие работы ни в какой мере не затрагивали теорию типов, прочно вошедшую в сознание зоологов. Отрывочные наблюдения, свидетельствовавшие о том, что у некоторых беспозвоночных, подобно позвоночным, зародыш состоит из отдельных слоев, привлекали к себе мало внимания и не могли вызвать, сомнений в справедливости теории типов Кювье-Бэра. Правда, еще в 1829 г. Г. Ратке попытался гомологизировать зародышевые слои речного рака с зародышевыми листками позвоночных. Такую же попытку позднее сделали А. Келликер (1842) и Г. Цаддах (1854) при изучении эмбриологии насекомых. Стремясь сопоставить эмбриональное развитие насекомых и позвоночных, Келликер дал слоям, на которые расщепляется зародышевая полоска на брюшной стороне бластодермы у насекомых, название серозного и слизистого листков. Эта схема перестала удовлетворять эмбриологов после того, как Ремак реформировал учение о зародышевых листках и стал говорить о них не только как о зачатках будущих частей сформировавшегося животного, но и как о функционирующих зародышевых органах.

Отголоском представлений Келликера в области эмбриологии насекомых явилась работа Г. Цаддаха. Он описал появление зародышевой полоски, расщепляющейся на два листка, которые, однако, по его мнению, соответствуют не серозному и слизистому листкам позвоночных как думал Келликер, а их роговому и мышечному листкам. Цаддах утверждал далее, что первичные сегменты насекомых соответствуют первичным позвонкам (сомитам) и

что так называемые зародышевые лики являются не чем иным, как спинными пластинками, описанными Бэром у зародышей позвоночных. Вскоре выяснилось, что наружный листок, описанный Цаддахом у зародышей ручейника, является не зародышевым листком, а провизорной внезародышевой оболочкой. А. Вейсман, установивший эту ошибку, пришел к отрицанию существования зародышевых листков у насекомых. Оценивая позднее эту работу Вейсмана, И.И. Мечников писал: «Главный ее вывод сводился к тому, что насекомые развиваются по совершенно своеобразному типу и что немыслимо проводить какую бы то ни было параллель между эмбриологией этих суставчатоногих и развитием позвоночных... Выводы Вейсмана являлись, таким образом, новой опорой мнению, которое в те времена было общепринято, что каждый тип животных – позвоночные, мягкотелые, суставчатонogie и пр. – представляет особое, строго замкнутое целое и что поэтому нет никакой возможности проводить параллель между анатомическим устройством и историей развития представителей этих разных типов»²⁰⁶.

Мысль о зародышевых листках как основе для сопоставления способов развития животных, относящихся к различным типам, была столь чужда эмбриологам середины XIX в., что даже в тех случаях, когда отдельные листки были отчетливо видны у зародышей, они не связывали эти наблюдения с учением о зародышевых листках. Так обстояло дело и в тех случаях, когда А. Крон у медуз, и иглокожих или К. Гегенбаур у сагитты видели двуслойную стадию, позднее получившую название гастролы.

Теория типов, сформулированная Кювье на сравнительно-анатомической основе и подтвержденная эмбриологическими исследованиями Бэра оставалась незыблемой вплоть до того времени, когда Дарвин обосновал идею единства происхождения всего животного мира. Дарвин очень рано, задолго до выхода в свет «Происхождения видов», осознал значение закономерностей эмбрионального развития для обоснования эволюционной теории.

В основных своих произведениях – «Происхождение видов», «Изменение домашних животных и культурных растений» и «Происхождение человека и половой отбор» – Дарвин целеустремленно и детально обсуждал проблемы эмбриологии и с большим вниманием следил за работами современных ему эмбриологов. Наибольшее значение он придавал тем, тогда еще немногочисленным исследованиям, которые демонстрировали единство закономерностей эмбрионального развития позвоночных и беспозвоночных, и прежде всего работам А.О. Ковалевского.

Создание А.О. Ковалевским и И.И. Мечниковым эволюционной эмбриологии.

К началу 60-х годов XIX в. эмбриология позвоночных была разработана достаточно детально. Что касается эмбриологии беспозвоночных, то в этой области было накоплено много разрозненных наблюдений, которые не удавалось еще связать общей руководящей идеей. Было описано, в частности, дробление яиц некоторых кишечнораотных, червей, моллюсков и иглокожих, строение и превращение личинок многих беспозвоночных, однако о внутренних процессах их развития, о способах закладки и дифференцирования органов у них почти ничего не было известно, а главное, не удавалось с достоверностью найти общие черты; в эмбриональных процессах у животных, относящихся к разным типам. Поэтому эволюционная эмбриология как наука, основывающаяся на историческом принципе, не могла еще возникнуть. Датой ее зарождения следует считать середину 60-х годов – начало эмбриологических исследований основоположников эволюционной сравнительной эмбриологии А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова.

²⁰⁶ И.И. Мечников. Александр Онуфриевич Ковалевский. Очерк ив истории наук в России (1902). – В кн. «Страницы воспоминаний». М., Изд-во АН СССР, 1946, стр. 22.



Александр Онуфриевич Ковалевский. 1840–1901.

К этому времени общие принципы теории эволюции, сформулированные Дарвином, уже нашли подтверждение в систематике и сравнительной анатомии, в работах некоторых палеонтологов, в данных географического распределения организмов, в практике разведения домашних животных и культурных растений. Общность происхождения в пределах таких хорошо очерченных групп животных, как позвоночные и членистоногие, не вызывала сомнений. Перед зоологами начала второй половины XIX в. стояла задача доказать родство между позвоночными и беспозвоночными и установить истинное систематическое положение, а следовательно, филогенетические отношения с остальным животным миром некоторых групп такого сборного типа, как черви, сомнительных в систематическом отношении форм – бесчерепных, оболочников, мшанок, плеченогих, щетинкочелюстных и т. д., а также тех классов животных, эмбриональное развитие которых, судя по их внешним особенностям, протекает совершенно отлично от позвоночных, в частности губок, кишечнополостных, щетинконогих кольцецов, боконервных, лопатоногих и головоногих моллюсков, ракообразных, паукообразных и насекомых.

Именно эти формы и привлекли к себе внимание Ковалевского и Мечникова. Они потратили 20 лет упорного труда на раскрытие закономерностей их эмбрионального развития. Плодом исследования этих ученых, за которыми пошли многие зоологи и эмбриологи, как в России, так и за ее пределами, явилось не только детальное знакомство с разнообразными формами эмбрионального развития у представителей разных систематических групп животных, но и принципиальные обобщения, совокупность которых по справедливости получила название эволюционной сравнительной эмбриологии.

Первая эмбриологическая работа А.О. Ковалевского, его магистерская диссертация, опубликованная в 1865 г., была посвящена развитию ланцетника. В то время ланцетника, несмотря на отсутствие у него позвоночника и головного мозга, дифференцированных

органов чувств и парных плавников, относили к позвоночным. Сам Ковалевский называл его «замечательной рыбкой». Именно в эмбриональном развитии этого «позвоночного», строение которого убедительно говорило о его древности, Ковалевский рассчитывал обнаружить общие черты развития беспозвоночных и позвоночных. Это ожидание блестяще оправдалось, так как ранние стадии развития ланцетника оказались чрезвычайно сходными с соответствующими этапами онтогенеза многих беспозвоночных, в том числе и низших, например кишечнополостных.

Дробление яйца ланцетника, по наблюдениям Ковалевского, отличается от дробления яиц миноги и лягушки равномерностью, расположение же бластомеров оказалось менее упорядоченным, чем у позвоночных с полным дроблением, и напоминает дробление яиц низших беспозвоночных. Бластомеры зародыша ланцетника образуют полый шар, одна из половин которого затем впячивается в другую. Наружная поверхность полушаровидного зародыша (гастролы) покрывается ресничками; на этой стадии происходит вылупление. Края отверстия, ведущего в гастральную полость, сближаются, и зародыш начинает вытягиваться в длину. «С этой стадии, – писал Ковалевский, – наша мешкообразная личинка, столь сходная с личинкой любой медузы, начинает уже развиваться дальше по типу позвоночного»²⁰⁷. В этом беглом замечании содержится глубокая и смелая мысль: Ковалевский утверждает, что низшее позвоночное (точнее, низшее хордовое) животное начинает развиваться по типу беспозвоночных, именно кишечнополостных, и лишь позднее приобретает признаки позвоночного. Первым из этих признаков является способ образования центральной нервной системы. Ковалевский показал, что эта стадия соответствует стадии образования медуллярной трубки у зародышей лягушки и миноги. Под нервной трубкой появляется хорда, состоящая из пузырчатых клеток, сходных с клетками хорды зародышей всех позвоночных. Описав далее образование ротового отверстия на переднем конце, противоположном месту закрывшегося отверстия гастральной полости, образование жаберных отверстий, хвостового плавника и пульсирующего брюшного кровеносного сосуда, Ковалевский сделал заключение, что развитие ланцетника может служить ключом к пониманию развития позвоночных.

Уже в этой ранней работе А.О. Ковалевский выступил как убежденный эволюционист-дарвинист. Он привел доказательства ошибочности антиэволюционных представлений Катрфажа, считавшего, что ланцетник – это деградированное позвоночное, а не форма, близкая к предкам позвоночных, и полемизировал с Келликером, полагавшим, что изменение видов зависит не от естественного отбора незначительных отклонений взрослых форм, а от внезапных превращений развивающихся зародышей.

Дальнейшие работы Ковалевского, посвященные развитию ланцетника (1867, 1870, 1876), уточнили и расширили его первоначальные наблюдения. Оценивая их, австрийский зоолог Б. Гатчек писал: «Мы можем считать эту работу началом новой эпохи в сравнительной эмбриологии, для которой она проложила путь»²⁰⁸.

Почти одновременно с первой работой о развитии ланцетника Ковалевский напечатал статью по эмбриологии асцидий (1866). Результаты этих исследований, как писал Ковалевский, превзошли его ожидания. Они привели его к выводам, которые первоначально казались совершенно парадоксальными. Ковалевский установил, что после дробления, образования шаровидной бластулы и инвагинационной гастрюляции, сходной с описанной для ланцетника, наружный слой клеток образует два валика, которые через некоторое время смыкаются в нервную трубку, погружающуюся под слой покровных клеток. Тем самым, как это ясно сознавал Ковалевский, было установлено полное соответствие в образовании нервной системы у позвоночных и асцидий. Описав клеточный тяж, состоящий из одного ряда пузырчатых клеток и расположенный в хвосте личинки асцидии, Ковалевский смело приравнял его к хорде ланцетника и зародышей позвоночных и тем самым установил

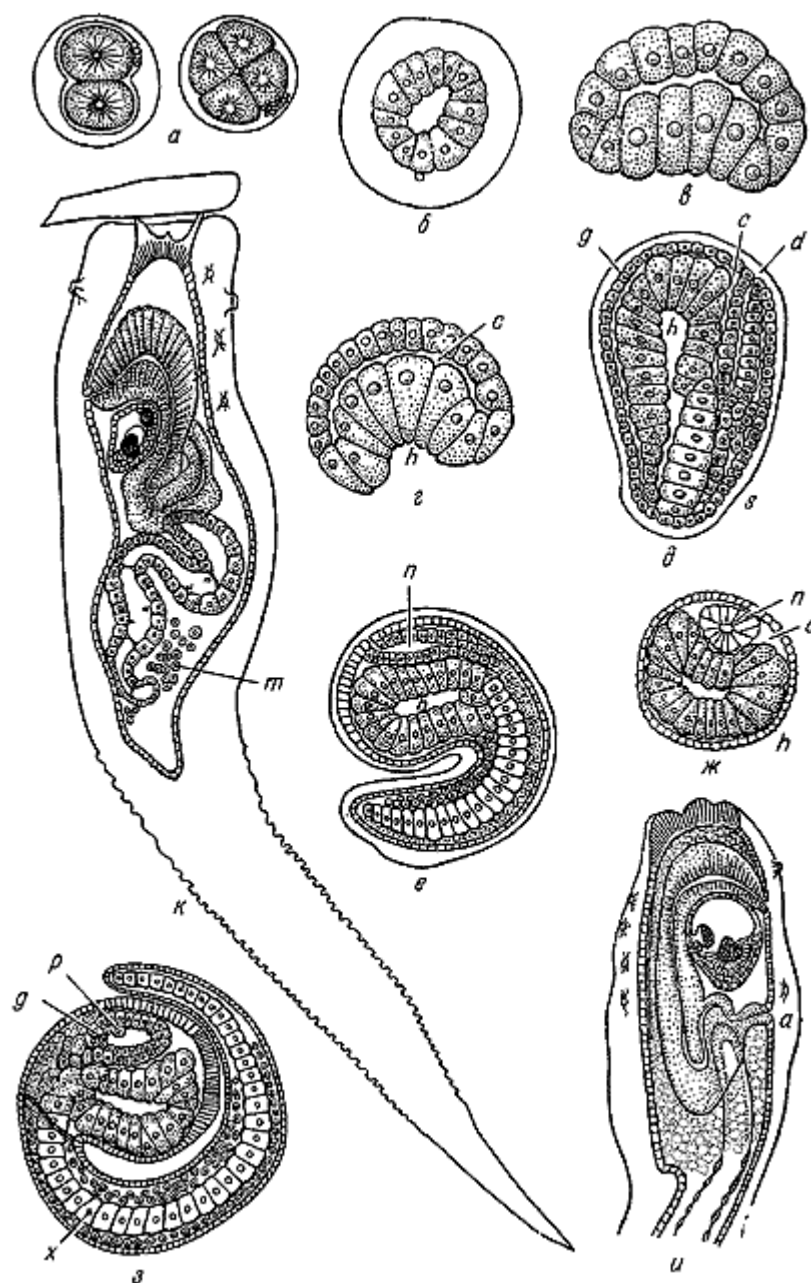
207 А.О. Ковалевский . История развития ланцетника. СПб., 1865, стр. 15.

208 B. Hatschek. Studien über Entwicklung des Amphioxus. – Arb. Zool. Lab. Inst. Wien, 1881, t. 4, 1.

несомненное родство асцидий, которых в то время причисляли к моллюскам, с позвоночными. К заключению об их родстве на основании собственных исследований, подтвердивших наблюдения Ковалевского, вскоре присоединились немецкий зоолог К. Купфер (1870) и русский зоолог и эмбриолог М.С. Ганин (1870).

Годом позже в книге «Происхождение человека и половой отбор» Дарвин по достоинству оценил важность этих новых научных факторов и сделанных из них выводов. «Г-н Ковалевский, – писал он, – наблюдал недавно, что личинки асцидий сходны с позвоночными по способу развития, по относительному положению нервной системы и по присутствию одного органа, совершенно сходного с *chorda dorsalis* позвоночных животных, и в этом его данные были подтверждены проф. Купфером... Когда его результаты будут прочно подтверждены, то все это составит открытие величайшего значения. Таким образом, если верить эмбриологии, оказывавшейся всегда самой верной руководительницей в деле классификации, мы получим, наконец, ключ к источнику, из которого произошли позвоночные. Мы теперь имеем право думать, что в чрезвычайно отдаленный период времени существовала группа животных, сходных во многих отношениях с личинками теперешних асцидий, и что эта группа разделилась на две большие ветви, из которых одна регрессировала в развитии и образовала теперешний класс асцидий, другая же поднялась до венца и вершины животного царства, дав начало позвоночным»²⁰⁹.

Естественно, что открытия Ковалевского и вытекающие из них выводы не сразу встретили всеобщее признание. Более того, они сделались ареной борьбы новых, эволюционных, взглядов на мир животных и старых представлений, базирующихся на теории типов. Сторонники идеи эволюции органического мира, в частности Э. Геккель и К. Гегенбаур, увидели в факте общности эмбрионального развития позвоночных и беспозвоночных убедительное свидетельство филогенетического родства между ними. Геккель рассказывал брату А.О. Ковалевского палеонтологу В.О. Ковалевскому, что Гегенбаур, прочтя работу о развитии асцидий, «проходил в волнении целую ночь, не ложась в постель».



Развитие асцидий по А.О. Ковалевскому. 1866.

Противники эволюционных представлений и просто скептически настроенные естествоиспытатели попытались подвергнуть сомнению наблюдения и выводы Ковалевского.

Против сопоставления асцидий с позвоночными выступил К.М. Бэр, опубликовавший в «Записках Петербургской Академии наук» обширную полемическую статью на немецком языке под заглавием: «Развивается ли личинка простых асцидий первое время по типу позвоночных животных?» (1873). Возражения Бэра основывались не на проверке эмбриологических открытий, а на сравнительно-анатомических соображениях. По положению сифонов, нервных узлов и другим анатомическим признакам Бэр стремился подтвердить ошибочное заключение Кювье о систематической близости асцидий к двусторчатым моллюскам. Движущей силой полемического выступления Бэра было его отрицательное отношение к дарвинизму.

С утверждением Ковалевского о родстве между оболочниками и позвоночными не сразу согласился даже Мечников, посвятивший полемике с ним несколько статей. Опираясь на

господствовавшие тогда неверные мнения о принадлежности асцидий к типу моллюсков и на представление, что нервная система моллюсков в отличие от других животных происходит не из верхнего, а из среднего зародышевого листка, Мечников пришел к заключению, что «самое первое образование органов у асцидий ни в коем случае не напоминает собой типичного развития позвоночных, как это утверждал Ковалевский»²¹⁰. Мечников считал также, что содержимое хордальной оболочки асцидий, т. е. вещество самой хорды, жидкое и вовсе не состоит из клеток; тем самым, по его мнению, осевой тяж личинок асцидий не может сравниваться с хордой позвоночных. Парируя эти возражения, Ковалевский писал: «Сейчас едва ли кто будет сомневаться в том, что хорда асцидий не только аналогична, но и гомологична хорде позвоночных»²¹¹.

Мечников лишь постепенно, шаг за шагом, уступал свои прежние позиции. Уже в статье 1871 г. Ковалевский ссылается на письмо Мечникова, в котором последний выражает согласие с его основными соображениями о развитии нервной системы и хорды у асцидий. Правильность наблюдений и выводов Ковалевского в дальнейшем подтвердили бельгийские эмбриологи П. ван Бенеден и Ш. Жюлен (1884) и другие авторы.

Вспоминая о своих прежних разногласиях с Ковалевским, Мечников в статье, посвященной памяти своего друга (1902), писал: «Мне сначала казалось, что наблюдаемые мною факты не вяжутся с выводами Ковалевского. Но лотом я сам и многие другие естествоиспытатели вполне подтвердили точность данных, добытых А.О.»²¹².

Считая сравнительную эмбриологию источником доказательств единого происхождения всех многоклеточных животных, Ковалевский в докторской диссертации, посвященной развитию загадочной в систематическом отношении группы форонид (1867), наметил ту основную задачу, решение которой позволит, по его мнению, заложить основы этой новой науки. Он полагал, что для всех животных должен быть прежде всего выяснен способ развития главных органов пищеварительного канала, стенок полости тела и нервной системы, т. е. тех образований, которые у позвоночных возникают соответственно из нижнего, среднего и верхнего зародышевых листков. Он с большой проницательностью показал, что основой сравнительной эволюционной эмбриологии является учение о гомологии зародышевых листков у всех типов животных.

Подтверждение гомологии зародышевых листков позвоночных и беспозвоночных.

Пандер и Бэр в первой трети XIX в. создали топографическую теорию зародышевых листков, показав, что взаимное расположение наружного, среднего и внутреннего листков у позвоночных в принципе одинаково и что из каждого такого листка у всех классов позвоночных развиваются одни и те же системы органов. В 60-80-х годах А.О. Ковалевский и И.И. Мечников впервые высказали мысль, что листкам, или клеточным слоям, из которых состоят зародыши позвоночных, вполне гомологичны соответствующие образования зародышей самых различных типов беспозвоночных. Тем самым они вложили в теорию зародышевых листков генеалогическое, или филогенетическое, содержание, обосновав эмбриологическими данными учение Дарвина о кровном родстве всего животного царства.

Ведущая роль А.О. Ковалевского в создании генеалогической теории зародышевых листков получила признание не сразу. Э. Геккель, выдвинувший под названием теории

210 И.И. Мечников. Материалы по эмбриологии. VIII. Эмбриональное развитие простых асцидий (1869). – Академическое собрание сочинений, т. 2. М., 1953, стр. 248.

211 А.О. Ковалевский. Дальнейшие исследования по развитию простых асцидий (1871). – Избранные работы. М., 1951, стр. 102.

212 И.И. Мечников. Александр Онуфриевич Ковалевский. Очерк из истории науки в России (1902). – В кн. «Страницы воспоминаний». М., Изд-во АН СССР, 1946, стр. 26–27.

гастреи гипотезу происхождения многоклеточных животных от общего предка, имевшего, подобно эмбриональной стадии – гастрале, – структуру двуслойного мешка, писал, что «теория типов Кювье и Бэра стала неприемлемой благодаря успехам онтогенеза. На ее месте теория гастреи воздвигает на основе филогении новую систему, высшим классификационным признаком которой является гомология зародышевых листков»²¹³. На самом деле теорию типов сменила не теория гастреи Геккеля, а теория эволюции Дарвина, в которой была использована идея гомологии зародышевых листков, т. е. обоснованное Ковалевским и Мечниковым эмбриологическое доказательство единства происхождения всех многоклеточных животных.

Проблема гомологии зародышевых листков, возникающая при сопоставлении развития позвоночных и беспозвоночных, с наибольшей отчетливостью поставлена в классическом труде Ковалевского «Эмбриологические исследования червей и членистоногих» (1871). Ковалевский писал, что он ставил своей главной задачей исследовать спорный в то время вопрос о зародышевых листках беспозвоночных. В этом замечании нет никакого преувеличения. Как уже отмечалось, идея существования зародышевых листков у беспозвоночных до начала 70-х годов считалась маловероятной. Многие эмбриологи (А. Вейсман, М.С. Ганин, Н.М. Мельников, П.Т. Степанов и др.) были уверены, что, например, при описании эмбрионального развития членистоногих и моллюсков нет оснований приравнивать клеточные слои их зародышей зародышевым листкам позвоночных. Даже И.И. Мечников, убедившись после своих исследований эмбрионального развития ракообразных, паукообразных (скорпионы) и головоногих моллюсков (каракатицы) в существовании у них, по крайней мере, двух зародышевых листков, смог привести в пользу этого заключения лишь свидетельства, основанные на прижизненных наблюдениях непрозрачных зародышей. В сущности, дело шло не о точных доказательствах, а скорее о догадках.

Учение о зародышевых листках насекомых (и кольчатых червей) встало на твердую почву только после упомянутого исследования Ковалевского, впервые применившего в эмбриологии беспозвоночных метод окрашенных микротомных срезов.

При изучении развития водных и наземных малощетинковых кольчатых червей Ковалевский не только установил наличие у них трех зародышевых листков, из которых, как и у позвоночных, наружный дает начало покровам и нервной системе, средний – мышцам и органам выделения, а нижний – пищеварительной трубке, но и показал возникновение каждого из этих листков из определенных бластомеров.

Э. Ланкестер (1873) также считал несомненным, что соответствие зародышевых листков у животных, относящихся к различным систематическим группам, является выражением общности их происхождения. Он попытался даже положить в основу деления всего животного царства на группы (Animalia homoblastica, diploblastica и triploblastica) отсутствие или наличие и число (два или три) зародышевых листков.

Большая роль в обобщении данных сравнительной эмбриологии и их использовании для обоснования теории эволюции принадлежит Э. Геккелю. Его теория гастреи, т. е. гастралоподобного гипотетического предка всех многоклеточных животных (1874), была создана главным образом на базе фактического материала, собранного Ковалевским. Одной из составных частей этой теории является учение о гомологии зародышевых листков. Для первичных, по терминологии Геккеля, «зародышевых листков» эктодермы и энтодермы (эти названия были предложены еще в 1853 г. Олменом для обозначения слоев тела кишечнотелостных, а затем стали применяться к зародышевым листкам) Геккель допускал полную «в самом строгом смысле» гомологию. Это положение неоднократно оспаривалось с разных точек зрения. Против каждого из трех критериев сходства стадии гастралы у разных животных – одинакового способа образования гастралы, одинакового ее строения и

213 Э. Геккель. Теория гастреи. – В кн.: Ф. Мюллер, Э. Геккель. Основной биогенетический закон М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 202–203.

одинаковой судьбы в развитии ее слоев, т. е. зародышевых листков, – также выдвигались в разной степени доказательные возражения. Работы Ковалевского, Мечникова и других эмбриологов показали, что двуслойный зародыш – гастрюла – может возникать разными путями – посредством впячивания (инвагинации), обрастания (эпиболии), уни- и мультиполярного вселения (иммиграции) клеток и расслаивания (деламинации).

В упомянутой работе по эмбриологии червей и членистоногих Ковалевский впервые высказал мысль, что инвагинационная и эпиболическая гастрюляции представляют видоизменения одного итого же процесса. С присущей ему осторожностью Ковалевский не считал возможным заранее решать, какой способ гастрюляции является первичным, т. е. филогенетически более древним. Геккель, склонный к схематизации в обобщениях, с уверенностью говорил о первичности инвагинационного способа обособлений зародышевых листков; из этого допущения и возникло представление о гастрее, как древней прародительской форме.

Строение готовой гастрюлы разных животных тоже может быть различным, хотя, исходя из этих различий, особенно существенных возражений против гомологии зародышевых листков сделано не было. Многие примеры, приводившиеся для опровержения генеалогической теории зародышевых листков и якобы говорившие о том, что одни и те же органы у разных животных образуются не из одного и того же зародышевого листка, оказались неверными. Сюда относятся, например, ошибочные утверждения, что нервная система, возникающая у большинства животных из эктодермы, у некоторых групп (моллюсков и трехветвистых турбеллярий и др.) будто бы образуется из мезодермы.

Различия в характере развития при образовании дочерней особи из яйца и из почки, а также при первичном возникновении органа в онтогенезе и вторичном развитии в результате регенерации нашли рациональное объяснение, не колеблющее основ гомологии зародышевых листков. Л. Шульце в статье «Регенерация ганглия у *Ciona intestinalis* и об отношении регенерации и почкования к учению о зародышевых листках» резюмировал изложенные в ней соображения следующим образом: «Учение о гомологии зародышевых листков, основанием которого является положение, что оба клеточных слоя, характеризующиеся своим положением на двулистной стадии зародыша, обладают характером морфологически одинаковых органов во всех группах Metazoa, никоим образом не затрагивается явлениями почкования и регенерации»²¹⁴.

К числу наиболее известных примеров, вызвавших оживленное обсуждение проблемы гомологии зародышевых листков, относится развитие средней кишки у насекомых. А.О. Ковалевский (1871) сначала с удивлением отмечал, что из нижнего зародышевого листка исследованных им насекомых образуется только мезодерма, дающая, как он думал, начало и эпителию средней кишки. В более поздней работе, посвященной специально эмбриологии мух (1886), он описал образование энтодермы из двух клеточных скоплений на концах ротового и заднепроходного эктодермальных впячиваний; иначе говоря, средняя кишка насекомых оказалась вполне гомологичной энтодермальной средней кишке остальных животных. Позднее (1895) Р. Геймонс пришел к заключению, что тело сформированного насекомого состоит только из эктодермы и мезодермы, так как, по его мнению, средняя кишка развивается из переднего и заднего эктодермальных впячиваний, а энтодерма в образовании сформированного тела насекомого участия не принимает.

Может сложиться впечатление, что материал, из которого образуется средняя кишка у насекомых и энтодерма позвоночных, совершенно различен и, стало быть, этот факт полностью противоречит идее гомологии зародышевых листков позвоночных и членистоногих. На самом деле, как это убедительно показал П.Г. Светлов²¹⁵, соотношение в

214 L. Schnitze. Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis* L. und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jena. Zts. Naturwiss., 1900, 33, 330.

215 П.Г. Светлов. Субституция при образовании зародышевых листков, – Труды Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова, 1959, т. 27, 26–40.

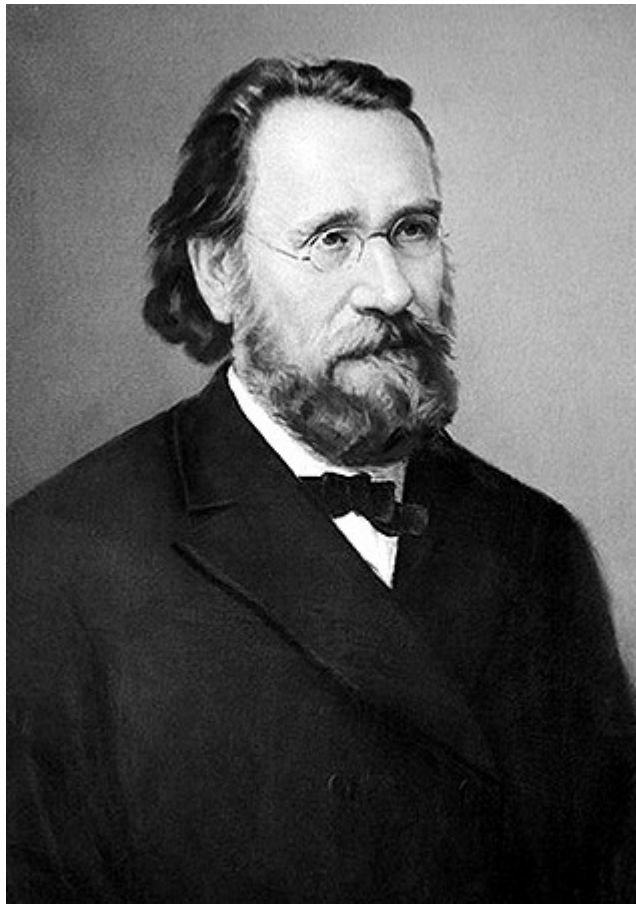
развитии кишечника позвоночных и насекомых является примером неполной гомологии. Несмотря на различие источника образования, нижний зародышевый листок, источник развития выстилки кишечника, должен быть признан гомологичным у насекомых и у тех животных, у которых эта выстилка происходит из энтодермы.

Проблема происхождения многоклеточных.

Сравнительно-эмбриологические исследования 60-80-х годов XIX в. сделали возможным обсуждение вопроса о происхождении многоклеточных животных, который имеет непосредственное отношение к проблеме эволюции животного царства. Наиболее детальные представления о происхождении многоклеточности развили Э. Геккель и И.И. Мечников. Оба они опирались на данные сравнительной эмбриологии. Геккелю принадлежит упомянутая выше теория гастреи, согласно которой у размножавшихся посредством деления простейших предков многоклеточных животных на определенном этапе эволюции дочерние особи перестали расходиться и образовали скопление, превратившееся затем в полый шар, напоминающий колонию жгутиконосцев типа *Volvox*. Одна из стенок этого клеточного шара впятилась, и появилось двуслойное образование, сходное с инвагинационной гастролой, характерной для многих беспозвоночных и хордовых. Имеющему такое строение гипотетическому предку ныне живущих многоклеточных Геккель дал название гастреи.

Теория гастреи вскоре после ее опубликования получила широкую известность и возбудила оживленные дискуссии. Одно из наиболее обоснованных возражений против теории гастреи выдвинул Мечников. В монографии «Эмбриологические исследования над медузами» (1886) он в противовес геккелевской теории гастреи предложил теорию паренхимеллы, или фагоцителлы. Мечников решал вопрос о первичности одних форм гастрюляции по сравнению с другими, исходя из способов питания низших многоклеточных. Открыв явления внутриклеточного пищеварения у губок и кишечнополостных, Мечников пришел к заключению, что такая форма восприятия и усвоения пищи должна была характеризовать древнейших предков современных многоклеточных. Эту мысль подтверждал тот факт, что у низших многоклеточных гастрюляция совершается чаще всего путем вселения (однополюсного или многополюсного) части клеток бластулы внутрь шарообразного зародыша или путем его расслоения (деламинации).

Это обстоятельство поставило под сомнение предположение Геккеля, что гипотетический предок всех современных дву- и трехслойных животных имел близкое сходство с инвагинационной гастролой, поскольку оно требовало допущения, что первичной, наиболее древней формой обособления зародышевых листков является гастрюляция посредством впячивания и что все другие способы этого обособления представляют позднейшие видоизменения инвагинационной гастрюляции.



Илья Ильич Мечников. 1845–1916.

Наблюдения Мечникова привели его к выводу, что предком многоклеточных было колониальное простейшее, часть клеток которого оставалась на поверхности, образуя эктодерму, или кинобласт, а остальные, оказавшиеся внутри, образовывали энтодерму, или фагоцитобласт. Инвагинационная гастрюляция, которую Геккель считал первичной, возникла, по мнению Мечникова, в результате достаточно длительного процесса эволюции.

В целом идея гомологии зародышевых листков явилась важной составной частью учения об эволюции животного мира, но она вовсе не требовала признания первичности инвагинационного способа обособления зародышевых листков.

Проблема соотношения онтогенеза и филогенеза.

Успехи эволюционной эмбриологии заложили основу для нового подхода к проблеме соотношения онтогенеза и филогенеза. Эмбриологические работы Ковалевского позволили перебросить мост между беспозвоночными и позвоночными, принеся фактическое подтверждение закона рекапитуляции Дарвина. Исходя из этого закона, Ф. Мюллер предпринял попытку воссоздать филогению класса ракообразных, а Э. Геккель создал первое филогенетическое древо всего животного мира.

Параллельно с решением филогенетических проблем Мюллер и Геккель затронули вопрос о соотношении онтогенеза и филогенеза. Однако подошли они к этому вопросу по-разному. Мюллер исходил из положения Дарвина об изменяемости в процессе эволюции любой стадии индивидуального развития. В труде «За Дарвина» Мюллер отметил, что новые признаки формируются или путем видоизменения какого-либо отрезка онтогенеза, или путем прибавления (надставки) новой стадии к прежнему, неизменному онтогенезу. В последнем

случае «историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития»²¹⁶. Мюллер связал процесс преобразования личиночных стадий (так же как и процесс эволюционного преобразования онтогенеза в целом) с действием естественного отбора и борьбой за существование. Он сделал попытку выяснить факторы, обуславливающие полноту рекапитуляции. Представления Мюллера о механизме рекапитуляции не сводились к надставкам стадий; Мюллер подчеркнул значение сходства образа жизни индивида на разных возрастных ступенях; он отметил отсутствие сдвигания поздних стадий, влекущего за собой преобразование предшествующих этапов онтогенеза и приспособительного видоизменения ранних стадий. Он показал также, что темп эволюции и связанная с ним продолжительность существования данной систематической формы являются факторами, определяющими характер повторяемости в онтогенезе признаков предков.

Важным новым моментом, внесенным Мюллером в понимание соотношения онтогенеза и филогенеза, явился его вывод о многообразии типов эмбриональной дивергенции. Помимо случая, когда первоначально сходные зародыши постепенно, в ходе индивидуального развития приобретают все больше черт различия, Мюллер обнаружил, что подчас зародыши родственных форм более всего отличаются на ранних этапах онтогенеза, в других же случаях расхождение признаков падает на середину развития; наконец, сходство может наблюдаться на средних этапах индивидуального развития, в то время как на ранних стадиях и во взрослом состоянии организмы могут быть различны.

Возрастающий интерес к филогенетической проблематике повысил в глазах исследователей значение закона рекапитуляции как метода филогенетического анализа. Этому особенно содействовал Геккель, который пришел к заключению, что ведущее значение для выяснения родственных отношений между организмами имеют эмбриологические данные, ибо развитие особи есть воспроизведение истории вида. Абсолютизируя закон рекапитуляции, открытый Дарвином, Геккель дал свою формулировку биогенетического закона, который гласит: «Онтогенез является кратким и быстрым повторением филогенеза...»²¹⁷.

Биогенетический закон в качестве важнейшей составной части метода тройного параллелизма широко использовался им в работе по созданию всеобъемлющего родословного древа, при решении проблем антропогенеза и разработке теории гастреи. Он стал ядром геккелевской теории рекапитуляции. Согласно этой теории, онтогенез включает два типа признаков: палингенезы – признаки филогенетически далеких предков и ценогенезы – вторичные признаки, возникшие в результате приспособления к определенным условиям эмбриональной или личиночной жизни. Унаследованным от далеких предков палингенетическим признакам Геккель приписывал первостепенную роль при выявлении филогенетических отношений. Ценогенез – собирательное понятие, охватывающее совокупность процессов, затемняющих проявление палингенетических признаков. Ценогенезы возникают благодаря гетерохронии – нарушению последовательности филогенетических стадий во времени и гетеротопии – нарушению их последовательности в пространственном отношении.

216 Ф. Мюллер. За Дарвина. – В кн.: Ф. Мюллер, О. Геккель. Основной биогенетический закон. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 149.

217 E. Haeckel. *Generelle Morphologie*, Bd. 2, 1866, S. 300.



Фриц Мюллер. 1821–1897.

Биогенетический закон верно схватил и отразил одну из сторон явления соотношения индивидуального и исторического развития – именно: момент повторяемости. Геккель в большой мере способствовал распространению биогенетического закона в качестве средства, помогающего познавать филогению; это стимулировало интенсивную исследовательскую работу в эмбриологии, сравнительной анатомии, палеонтологии и в особенности в области филогенетики. Однако Геккель упростил трактовку явления взаимосвязи онтогенеза и филогенеза. По существу в его формулировке биогенетический закон отражал одностороннюю связь между развитием особи и эволюцией вида, ибо Геккель ошибочно полагал, что филогенез является механической причиной онтогенеза и что существует полный параллелизм этих двух процессов. Наряду с другими причинами, недостаточность геккелевской трактовки биогенетического закона, вытекавшая из механистического ограниченного представления его автора о характере взаимоотношений онтогенеза и филогенеза, сделала этот закон предметом острой и продолжительной дискуссии. В ней нашло отражение углублявшееся противоречие между объективной диалектикой природы и метафизическим мышлением естествоиспытателей, которое обострило борьбу между идеализмом и материализмом в биологии.

Морфологи-идеалисты, виталисты, биологи, разделявшие автогенетические представления, приложили немало усилий, чтобы дискредитировать биогенетический закон, в котором они справедливо усматривали надежную опору эволюционной теории. Они отрицали связь между онтогенезом и филогенезом вовсе или истолковывали ее в духе механицизма, идеалистической морфологии и витализма. Предпринимались попытки отыскать противоречие между биогенетическим законом и теорией естественного отбора, противопоставить этот закон материалистическому решению проблемы целесообразности. Так, В. Гис (1870) утверждал, что изучение генеалогических отношений на основании

эмбриологии должно быть навсегда прекращено, поскольку различные направления развития могут быть исчерпывающе объяснены через математически точный круг существующих способов роста. По представлениям А. Келликера (1864), изменение типичного хода индивидуального развития и появление вследствие этого новых форм обуславливается неким общим имманентным законом развития. В соответствии с ним он допускал, что без участия естественного отбора путем спонтанных скачков из зародыша губки может возникнуть гидроидный полип, из зародыша медузы – иглокожее, из зародыша сумчатого – грызун и т. п.

Г. Вольф, предпринявший попытку экспериментально доказать несостоятельность дарвиновской концепции развития, усматривал в материалистической трактовке соотношения онтогенеза и филогенеза неразрушимое противоречие. Последнее сводится им к следующему. В развитии особи наблюдается известная «целестремительность»; процессы онтогенеза ведут к вполне определенному результату. Между тем в отношении филогенеза дарвинисты подобную «целестремительность» отрицают. Следовательно, происхождение целесообразности онтогенетических процессов остается дарвинистами необъясненным. С виталистических позиций вопрос этот получает у Вольфа следующее решение. Новое в эволюционном развитии впервые проявляется в онтогенезе; однако эти новые явления не следует относить к индивидуальному развитию, между ними и процессами онтогенеза, определяемыми наследственностью, существует коренное отличие.

Таким образом, период онтогенеза, в котором обнаруживается это первично целесообразное, «чуждое» появляющееся новое, не имеет, по Вольфу, никакого отношения к филогенезу.

Критическому обсуждению подвергли биогенетический закон и дарвинисты. Придавая принципу рекапитуляции важное значение, они стремились освободить закон от ошибочных наслоений и привести в соответствие с новыми фактами из области эмбриологии и сравнительной анатомии.

Так, А. Оппель (1891), проведя детальное сравнение различных органов у ряда позвоночных, находящихся на сходных стадиях эмбрионального развития, заключил, что онтогенез есть повторение филогенеза с поправкой на величину «онтогенетической разницы», т. е. отличия зародышевого развития потомков сравнительно с таковым у предков. Изменение эмбрионального развития обуславливается, по Оппелю, гетерохронией и субституцией. обстоятельное изучение эмбрионального развития свиньи заставило Ф. Кейбеля (1897, 1898) усомниться в том, что в онтогенезе возможно воспроизведение всех филогенетических стадий. Согласно Кейбелю, гетерохронии, ведущие к сдвиганию стадий во времени и к изменению эмбриональных органов, стирают следы филогенеза.

Принимая во внимание явление гетерохронии, Э. Менерт (1898) внес поправку в формулировку биогенетического закона: онтогенез есть измененное повторение филогенеза. Ранее к сходному выводу пришел В.В. Заленский (1884), подчеркнувший, что организмы на всех этапах зародышевого развития, начиная с яйца, находятся под влиянием окружающих условий и вынуждены вести борьбу за существование. Заленский обратил внимание на неразработанность критериев разделения палингенезов и ценогенезов. Наличие ценогенезов дало К. Гегенбауру основание возражать против абсолютизации эмбриологического метода в познании филогении. Сам Гегенбаур отдавал здесь предпочтение сравнительно-анатомическому методу.

Дискуссия, вызванная биогенетическим законом, выявила необходимость критического отношения к нему, а накапливающиеся факты убедительно свидетельствовали о том, что онтогенез никогда не воспроизводит филогенез полностью, что течение онтогенеза в процессе эволюции видоизменяется под воздействием гетерохронии, гетеротопии, эмбриональных приспособлений, редукции и т. п. В результате представление Геккеля о том, что онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, было оставлено. Однако ядро биогенетического закона – принцип рекапитуляции – выдержало все испытания. В конце XIX в. названный принцип нашел также применение в филогенетических исследованиях в области морфологии растений, гистологии, физиологии и биохимии.

Глава 28

Перестройка сравнительной анатомии на основе дарвинизма

Эволюционная теория привела к коренной перестройке теоретических основ всех морфологических дисциплин, но в разных дисциплинах эта перестройка шла с разной интенсивностью. Так, в гистологии и цитологии учение об историческом развитии микроскопических структур стало приобретать отчетливое выражение лишь в первой трети XX в. Иначе обстояло дело в сравнительной анатомии. Теория Дарвина дала мощный толчок развитию этой науки. По словам Гегенбаура, учение Дарвина оказало на нее более глубокое влияние, чем любая другая теория. С появлением дарвинизма начался новый период в истории сравнительной анатомии.

Дарвин переосмыслил основные теоретические концепции и понятия морфологии. Он трансформировал учение Оуэна об архетипе в представление о реальных предковых формах, давших начало современным группам организмов. Он дал принципиально новое истолкование учению о гомологичных органах (которое у Оуэна опиралось на идею архетипа), показав, что сходство последних является следствием общности происхождения. То же самое можно сказать и об аналогичных органах, сходство которых Дарвин объяснил кровным родством всего органического мира, накладывающим отпечаток на характер приспособительной эволюции систематически далеко отстоящих друг от друга групп. Под влиянием теории Дарвина морфологи и сравнительные анатомы обратились к изучению филогенетического древа. Теория Дарвина сделалась источником нового подхода к проблеме типа. Она дала возможность понять, почему и в какой мере онтогенез повторяет историю данного вида, его филогенез. Это обстоятельство создало совершенно новые предпосылки для применения в сравнительной анатомии эмбриологического метода.

В последарвиновский период сравнительная анатомия достигает своего расцвета. В реформе сравнительной анатомии на основе дарвинизма приняли участие многие выдающиеся морфологи конца XIX – начала XX в., – К. Гегенбаур, Э. Геккель, М. Фюрбрингер, Ф. Бальфур, Т. Гексли, А. Гетте, А. Дорн, Я. ван Вай, Я.А. Борзенков, М.А. Мензбир, А.Н. Северцов и многие другие. Они подвергли критическому анализу основные понятия и концепции в области сравнительной анатомии.

Возникновение филогенетического направления в морфологии.

Филогенетическое направление в морфологии решало одну из главных задач, которая встала перед морфологией после появления теории Дарвина, – отыскать филогенетические связи между организмами с целью установления родственных отношений, последовательности появления форм в ходе эволюции и доказать единство происхождения органического мира. Целый период в истории морфологии характеризуется сосредоточением усилий на решении проблем филогении.

Сложившееся в морфологии филогенетическое направление наложило отпечаток и на сравнительную анатомию. Огромная по своим масштабам работа по изучению родословного древа растительного и животного мира потребовала создания нового метода исследования. Подобный метод, получивший название метода тройного параллелизма, был разработан основоположником филогенетического направления Геккелем. Статическому пониманию тройного параллелизма, сложившемуся в русле идеалистической морфологии додарвиновского периода, Геккель противопоставил эволюционное истолкование. Широкое применение при решении филогенетических вопросов в сравнительной анатомии нашел биогенетический закон.

В практике научной работы различные морфологические школы отдавали предпочтение

разным сторонам метода тройного параллелизма. Геккеля и его последователей более всего привлекали эмбриологические данные, которые истолковывались в свете биогенетического закона; Гегенбаур и его школа наиболее надежной опорой для филогенетических выводов полагали сравнительно-анатомические материалы и «гомологический» метод; палеонтологи основывали свои филогенетические схемы на изучении рядов ископаемых форм. Такая методологическая односторонность не могла не сказываться на достоверности филогенетических построений (хотя во многих случаях она была совершенно неизбежна, например в случае неполноты палеонтологических данных).

В конце XIX в. появились первые капитальные исследования по эволюционной сравнительной анатомии, представлявшие собой переработку накопленного материала с позиции теории развития органического мира. В первую очередь здесь должно быть названо классическое руководство Гегенбаура по сравнительной анатомии позвоночных (1870).

Необходимость поиска новых путей совершенствования методов исследования становилась все очевиднее. Новый принцип комплексного изучения организма как целого с учетом коррелятивных связей между системами органов, с использованием наряду со сравнительно-анатомическими материалами данных эмбриологии, палеонтологии, физиологии и экологии был выдвинут в конце XIX в. и успешно проведен одной из крупнейших мировых школ в сравнительной анатомии – школой А.Н. Северцова. Оригинальный курс преподавания сравнительной анатомии позвоночных, получивший мировое признание, был создан в России В.М. Шимкевичем (1904).

Гегенбаур стал основоположником школы, среди представителей которой особенно выделялся М. Фюрбрингер. Задачи эволюционной сравнительной анатомии Гегенбаур сводил к раскрытию плана строения и объяснению организации животных форм. Основным методом решения этой задачи он считал сравнительный метод. Гегенбаур высказался за строгое размежевание морфологии и физиологии как в методе, так и в задачах исследования. Сравнительно-анатомическим работам он придал филогенетическую направленность, провозгласив конечной целью исследования установление филогенетических связей.

Наиболее надежным средством к достижению этой цели он полагал раскрытие гомологий. Он отдал этому методу явное предпочтение в сравнении с эмбриологическим методом, хотя высоко ценил его значение. Пробелы в ряду сравнительно-анатомических структур, неизбежные при пользовании сравнительным методом, должны заполняться, по мысли Гегенбаура, эмбриологией. Правда, он находил, что ценогенезы снижают значение онтогенеза, так как явления индивидуального развития из-за них перестают сложить безупречным источником для познания филогенеза. Тем не менее, эмбриологический метод находил в сравнительной анатомии все более широкое применение.

Однако чем более усложнялись проблемы сравнительной анатомии, тем менее удовлетворяли использовавшиеся ранее методы. Не только чисто сравнительно-анатомический подход, но даже сочетание его с эмбриологическим методом не устраняло иногда сомнений в достоверности получаемых выводов. Трудности усугублялись продолжавшейся критикой биогенетического закона, который лежал в основе эмбриологического метода.

Морфологические воззрения Э. Геккеля.

Под своеобразным углом зрения подошел вначале к решению проблемы перестройки морфологии Геккель, изложивший свои взгляды в обширном труде «Всеобщая морфология организмов» (1866). По его мнению, морфология благодаря дарвинизму должна превратиться в науку, поднимающуюся от описания органических форм к их объяснению. Анатомию Геккель разделил на *тектологию*, или науку об организме как структуре, состоящей из органических индивидуумов разного порядка, и *проморфологию*, или науку о геометрических формах этих индивидуумов. Согласно воззрениям Геккеля, строение

организмов может быть понятно с точки зрения геометрических и кристаллографических представлений, и прежде всего с точки зрения представления о симметрии. Изучение осей и плоскостей симметрии организмов явилось основным содержанием проморфологии. Сам организм рассматривается в тектологии Геккеля как система соподчиненных единиц живой организации (пластиды – органы – антимеры и метамеры – индивидуумы – колонии). Подобные идеи не вызвали сочувствия. «Всеобщая морфология» не имела успеха; Геккель не развивал далее своих проморфологических идей и отдал предпочтение филогенетическому подходу²¹⁸.



Эрнст Геккель. 1834–1919. Фотография 1874 г.

В геккелевской проморфологии историки справедливо усматривают эклектическое сочетание теории Дарвина с отголосками натурфилософских воззрений Окена, Каруса и Бронна. Но вряд ли можно согласиться с крайними суждениями Э. Норденшельда, который категорически считал проморфологические идеи Геккеля «совершенно абсурдными» и сравнимыми «с самыми дикими фантазиями Окена». Между тем освобожденная от крайностей проморфология оказала в начале XX в. положительное влияние на морфологию. Проморфология была реорганизована В.Н. Беклемишевым и использована им при создании основ сравнительной анатомии беспозвоночных. Правда, одновременно проморфология развивалась и в русле идеалистической морфологии (А. Нэф, В. Тролль и др.).

²¹⁸ Геккель изложил свои основные идеи в ряде лекций и опубликовал их в 1868 г. в виде книги под названием «Естественная история миротворения»; книга имела большой успех и неоднократно переиздавалась.

Учение о гомологии.

Среди многих проблем, подвергавшихся обсуждению в последарвиновский период, основными были проблемы гомологии и аналогии, происхождения черепа и конечностей позвоночных, проблема решения филогенетических вопросов на материале сравнительной анатомии, наконец проблема типа.

Учение о гомологии органов называют подчас основой сравнительной анатомии (И.И. Шмальгаузен), что по отношению к сравнительной анатомии позвоночных, по-видимому, вполне справедливо. Свое подлинное значение это учение приобрело в связи с тем новым эволюционным смыслом, который Дарвин вложил в понятие гомологии. Последователи Дарвина – Геккель, Ланкестер и особенно Гегенбаур – произвели перестройку учения о гомологии, обсуждение которого продолжается до настоящего времени.

Главные критерии гомологии были определены Геккелем и Гегенбауром: первый из этих критериев (филогенетический) требует общности происхождения, второй (онтогенетический) – происхождения органов из одной закладки. В согласии с этим представлением Гегенбаур называл гомологией отношение между двумя органами одинакового происхождения, возникшими из одного зачатка и обнаруживающими морфологическое сходство. Он предложил различать несколько видов гомологии в соответствии с существованием морфологического сходства разного порядка. Сходство однотипных органов, повторяющихся в организме одного и того же животного, получило название *общей гомологии*. Соответствие между органами различных животных, связанных общностью происхождения от одного органа далекого предка, получило наименование *частной гомологии*. На особый вид гомологии указал Л. Плате, выделивший случаи сходства органов, которые выполняют одинаковые функции, вследствие чего они развиваются параллельно и аналогично (*гомойология*). Примером гомойологии может служить сходство между лапами ихтиозавров, плезиозавров и китов.

В период становления эволюционной сравнительной анатомии в учение о гомологии были включены и некоторые ошибочные положения, отрицательно сказавшиеся на филогенетических исследованиях. Так, например, о гомологии судили на основании филогенетических соображений (Геккель), тогда как именно гомология, методически правильно определенная, должна служить показателем филогенетических отношений. Гегенбаур стал гомологизировать структуры представителей разных морфологических типов (например, нервную систему дождевых червей и членистоногих, экскреторные органы червей и позвоночных и т. д.).

Обоснование гомологичности зародышевых листков у разных животных послужило основанием для выдвижения принципа гомологизирования органов, развивающихся из сходных листков (Геккель). Вместе с тем были высказаны новые соображения относительно характера гомологического сходства. Геккель проводил различие между полной и неполной гомологией. Такого же разделения придерживался Гегенбаур. Под полной гомологией Гегенбаур подразумевал сохранение соответствующими органами их положения и связей при условии преобразований формы, объема и других особенностей, а под неполной – сходство между частями соответствующих органов даже в случаях утери или, наоборот, прибавления отдельных частей этих органов.

Учение о гомологии составило фундамент эволюционной сравнительной анатомии. Наряду с эмбриологическим методом (биогенетический закон) «гомологический» метод помогал выяснению филогенетических отношений, в животном мире. С помощью этого метода изучается филогения многих органов и систем. Несмотря на это, представители идеалистической морфологии (А. Нэф, А. Мейер и др.) отказывались видеть в гомологии проявление кровного родства форм и истолковывали это явление в духе типологической школы как выражение изначального абстрактного «типового сходства».

Проблемы эволюции черепа и конечностей позвоночных.

Возникновение эволюционной сравнительной анатомии, а затем и эволюционной морфологии обусловило новую постановку, а в конечном счете и научное решение одной из труднейших проблем морфологии – «проблемы головы». Сформулированная И.В. Гёте и Л. Океном «позвоночная теория» черепа была отвергнута Т. Гексли (1858). Руководствуясь филогенетическим методом, Гегенбаур вернулся к идее метамерного строения головы позвоночных, подкрепив ее сравнительно-анатомическими данными, полученными при изучении черепа низших позвоночных. Последующие работы эмбриологов и сравнительных анатомов, в особенности А. Гетте, Ф. Бальфура, Я. ван Вая, А.Н. Северцова, Н. К. Кольцова, П.П. Иванова, Б. С. Матвеева, П.Г. Светлова, отчетливо выявили факт сегментации головной мезодермы. Было установлено, что голова позвоночных развивалась из переднего отдела тела (передней части осевого скелета) за счет преобразования некоторых жаберных дуг в челюстной аппарат, а позвонков – в осевую часть черепа.

Другой крупной сравнительно-анатомической проблемой была проблема происхождения и эволюции конечностей позвоночных. Интерес к этой проблеме определялся, между прочим, тем значением, которое она, в случае успешного разрешения, приобрела бы для понимания такого решающего момента в эволюции животного мира, как переход предков современных позвоночных из водной среды к наземному образу жизни. По своей сложности эта проблема не уступала «проблеме головы». Так же как и последняя, проблема эволюции конечностей решалась по-разному. Одна из первых гипотез была предложена Гегенбауром (1870) и получила название теории архиптеригия. Первичная пятипалая конечность, по Гегенбауру, произошла путем преобразования архиптеригия – плавника, состоящего из главной оси и отходящих от нее боковых лучей. Теория архиптеригия имела как сторонников, так и противников. Основным объектом спора стал вопрос о положении оси архиптеригия. Разногласия пытались преодолеть путем создания новых гипотез: пятипалую конечность стали выводить из плавника, лишенного главной оси; из плавника, имеющего всего один луч, и т. д.

Разногласия в представлениях о путях эволюции пятипалой конечности позвоночных были обусловлены несколькими причинами. Прежде всего, сказывался выбор объекта исследования. В зависимости от того, изучались ли хвостатые амфибии или рыбы, а также в зависимости от того, какая группа рыб теснее всего сближалась с амфибиями, морфологи приходили к различным филогенетическим выводам. Имело значение и то обстоятельство, что далеко идущие выводы делались на основе изучения ограниченного числа форм. Большую роль играл принятый метод исследования. Использование исключительно сравнительно-анатомического или исключительно эмбриологического метода приводило к различным результатам. Расхождения возникали также вследствие того, что те или иные авторы по-разному подходили к отбору того важнейшего признака в строении конечностей, на основании которого высказывались суждения об их эволюции. Не было единства и в оценках значения составных элементов конечностей: одни и те же признаки одними принимались за палингенетические, другими – за новообразования. Наконец, гипотезы относительно филогении пятипалой конечности современных наземных позвоночных, как правило, основывались лишь на исследовании скелетных частей конечностей; развитие мускулатуры и нервов изучалось в этой связи реже.

Указанные трудности во многом были учтены и преодолены А.Н. Северцовым. Не ограничиваясь изучением какого-либо одного объекта, Северцов исследовал как рептилий, так и амфибий. Он также использовал оба метода – эмбриологический и сравнительно-анатомический, сопоставляя полученные таким путем факты с данными палеонтологии. Для того чтобы иметь возможность всесторонне судить о путях филогенеза, Северцов изучал развитие основных структур конечностей – мускулатуры, нервов и скелета – в их взаимной связи на всем протяжении онтогенеза.

В итоге Северцов подтвердил теорию архиптеригия, но внес в нее важные коррективы.

Так, по Северцову, пятипалая конечность наземных позвоночных возникла из более расчлененной шести- или семипалой конечности предков современных амфибий, которая в процессе эволюции претерпела упрощение. Этот вывод был поддержан И.И. Шмальгаузенем, по мысли которого конечность предков наземных позвоночных объединяла в себе черты строения плавника и снабженной пальцами конечности.

Острые споры породил вопрос о происхождении самого архиптеригия. Гегенбаур предполагал, что плавники возникли из жаберных дуг, снабженных лучами. Против этого решительно возражал немецкий морфолог К. Рабль, предложивший свою теорию боковых складок, по которой парные конечности наземных четвероногих позвоночных выводились из сплошных боковых плавниковых складок, снабженных мускулатурой. В ходе эволюции складки расчленились и из них постепенно сформировались как две пары плавников рыб, так и конечности тетрапод.

Новая трактовка зоологических типов.

Учение Дарвина внесло новое содержание в понятие «типа». Типы стали восприниматься как выражение главных направлений эволюционного процесса (Н.А. Холодковский, 1909).

Т. Гексли, следуя дарвиновской трактовке типа, одним из первых преодолел оуэновскую схему архетипа, ранее принимавшуюся им. Отказался от рассмотрения типа как выражения высшей идеи и стал трактовать его с позиции учения об общности происхождения организмов и Геккель. Под влиянием дарвинизма Гегенбаур развил представление о типе как группе родственных организмов, дивергентно развивавшихся из одной первичной формы. Он различал семь типов (или стволов) животных, изобразив графически генеалогические отношения между ними.

Последующие сравнительно-анатомические и сравнительно-эмбриологические исследования утвердили в морфологии представление о типах как узловых пунктах в развитии, отражающих возникновение качественно нового уровня организации. К этому неизбежно вело, в частности, изучение путей эволюции животного мира и организации основных систематических подразделений.

Сравнительная анатомия беспозвоночных.

Перестройка сравнительной анатомии беспозвоночных шла гораздо медленнее сравнительной анатомии позвоночных. Достаточно сказать, что теоретические основы этой науки начали формироваться только в XX в. Объясняется это в значительной мере исключительным систематическим и соответственно морфологическим многообразием мира беспозвоночных. Если позвоночные, включаемые в один подтип, объединены тесным родством, имеют общий план строения, то беспозвоночные разбиваются на несколько типов, глубоко различающихся по своей организации и связанных сложными и во многих случаях далеко еще не ясными филогенетическими отношениями. Существовали и методические трудности. На первых порах изучение сравнительной анатомии беспозвоночных велось преимущественно с помощью разработанного Гегенбауром метода гомологий. Используя гомологический метод, морфологи выдвинули в конце XIX в. гипотезы происхождения асимметрии брюхоногих, пятилучевой симметрии иглокожих (О. Бючли), возникновения билатеральной симметрии (А. Ланг) и т. п.

Но недостаточность методических приемов, выработанных Гегенбауром, давала себя чувствовать. Несравненно более широкое по сравнению с позвоночными распространение среди беспозвоночных явлений аналогии и конвергенции заставило искать дополнение к методу гомологий. В связи с этим заметно возрос интерес к проблеме аналогий.

Бели Дарвин усматривал не только различие между гомологией и аналогией, но видел и объединяющую их основу, то его последователи, и прежде всего Геккель, начали противопоставлять эти понятия. Это обстоятельство вместе с тенденцией интерпретировать понятие аналогии в духе Оуэна, ламаркистских представлений и типологии вызвало серьезные затруднения в анализе указанных явлений. Положение осложнялось трудностями в различении явлений конвергенции и параллелизма.

В исследованиях по морфологии беспозвоночных с особой остротой дала себя почувствовать недостаточность метода тройного параллелизма. Все эти трудности начали преодолеваться уже в XX в.

Кризис филогенетического направления в морфологии.

Несмотря на то, что филогенетические построения, выполненные в 70-90-х годах XIX в., были далеко не всегда удачными, на базе новых методов удалось в чрезвычайно короткий срок выяснить родственные связи между многими группами организмов и создать в первом приближении родословное древо животного мира (Э. Геккель). Уже в процессе этой работы стали возникать трудности методического и методологического характера. Уточняется понимание биогенетического закона. Идут поиски объективных критериев гомологии. Чем глубже проникало эволюционное учение в морфологию, чем более сложные филогенетические проблемы возникали перед морфологами, тем яснее становилось, что без основательного знания морфологических закономерностей эволюционного процесса трудно продолжать изучение вопросов филогенетики. Ряд таких закономерностей был открыт в процессе филогенетических исследований (например, закон смены функций А. Дорна, принцип субституции Н. Клейненберга и т. д.), однако систематическое изучение морфологических закономерностей эволюции не велось. Сказалась тенденция сводить морфологию к физиологии. Оживилось идеалистическое направление в морфологии, появилось неовиталистическое течение (Г. Дриш и др.). Позиции филогенетической морфологии ослаблялись вследствие проникновения в нее идей и традиций немецкой натурфилософии, влияние которой особенно заметно отразилось на творчестве основоположника филогенетического направления Геккеля.

Сложившаяся ситуация отнюдь не означала, что филогенетическое направление себя исчерпало или даже, как утверждали представители идеалистической морфологии, обнаружило свою несостоятельность. Скорее это был кризис роста. Формирование нового направления – эволюционной морфологии, положившей начало систематическому изучению проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, главных направлений эволюции, корреляции, редукции, эволюции онтогенеза и других закономерностей эволюционного процесса, подвело новую теоретическую основу под филогенетику. Наличие общей задачи построения родословного древа животного мира послужило платформой для сближения прежде отдаленных морфологических дисциплин – палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Последнее обстоятельство дало А.Н. Северцову основание предположить, что, в конце концов, названные разделы морфологии составят единую науку – филогенетическую морфологию. В XX в. филогенетическое направление не только не прекратило своего существования, но, наоборот, продолжает плодотворно развиваться.

* * *

Сравнительная анатомия животных сложилась как самостоятельная наука задолго до появления учения Дарвина. К середине XIX в. она достигла высокого уровня развития. Что же внесла в эту науку эволюционная теория?

Сразу после опубликования «Происхождения видов» интерес к сравнительной

анатомии резко возрос. Факт этот ни у кого не вызывает сомнений. Но в оценке состояния этой дисциплины в конце XIX – начале XX в. мнения сильно расходятся. Так, по мнению А.А. Любищева (1962), ее репутация к концу XIX в. очень упала. Э. Норденшельд, имея в виду морфологические исследования на базе дарвинизма, утверждал, что в 70-80-е годы XIX в. противники эволюционной теории уже сказали свое последнее слово, в то время как приверженцы не видели еще никаких трудностей в ее использовании.

Причин падения интереса к сравнительной анатомии было несколько. Среди них следует назвать кризис филогенетического направления, развитие экспериментального направления в морфологии, развитие прикладных направлений, оживление идеалистических течений. Сказалась и неудовлетворенность формулой Геккеля «филогенез есть механическая причина онтогенеза», которая первоначально воспринималась как ключ к каузальному объяснению многих биологических явлений. Все это, несомненно, отразилось на развитии сравнительной анатомии и морфологии в целом, однако не только в отрицательном, как подчас полагают, смысле.

На определенном этапе указанные факторы сыграли свою роль, заметно снизив к концу века прежде весьма повышенный интерес к сравнительной анатомии, от которой ожидали больше, чем она могла дать. Оказалось, что эволюционная теория дает метод, с помощью которого можно найти подход к решению проблемы, но не готовый ответ.

Те, кто рассчитывал на легкий успех, перешили известное разочарование. Но в целом морфология от подобного усложнения только выиграла.

То же самое можно сказать относительно влияния на сравнительную анатомию (и морфологию в целом) экспериментального направления, проникновения в биологию физики, химии и т. п. Если смотреть широко на развитие науки в целом, то становится ясным: что отток сил и переключение в конце XIX в. внимания на новые области исследования имели в конечном счете положительное значение для развития морфологии.

Подчинение исследовательской работы в области сравнительной анатомии вначале запросам филогенетического направления, а затем эволюционной морфологии вовсе не означало, что с победой теории Дарвина сравнительная анатомия в какой-то мере утратила свое значение как самостоятельная наука и была поглощена учением об историческом развитии животного мира. Изучение эволюции организмов действительно стало в последарвиновский период важнейшей задачей сравнительной анатомии. Сравнительно-анатомические доказательства эволюции прочно вошли в учение об историческом развитии организмов. Но это не означало для сравнительной анатомии потери самостоятельности. Наоборот, получив научную основу в виде теории Дарвина, сравнительная анатомия обрела неведомые ей раньше перспективы и тем самым укрепила свое право на существование. Что же касается сравнительной анатомии беспозвоночных, то ее формирование как подлинно научной дисциплины относится к середине XX в.

Глава 29

Развитие филогенетической систематики животных

Вторая половина XIX в. отмечена бурным развитием систематики.

С момента опубликования теории происхождения видов Дарвина вопрос о том, действительно ли в природе происходит эволюция, и являются ли современные животные и растительные организмы потомками общих предков, оказался в центре внимания биологов. Неудивительно, что научные интересы систематиков этого периода были сосредоточены главным образом на филогенетических исследованиях. Такая направленность исследований способствовала, с одной стороны, более полному обоснованию эволюции в органическом мире, с другой – привела к упрочению и распространению особого способа изображения филогенетических связей в виде так называемых родословных древ.

Метод изображения отношений организмов при помощи разветвленных схем

применялся в самой общей форме и раньше. Намек на него встречается уже в работе П.С. Лапласа «Elenchus Zoophytorum» (1766). Ламарк в дополнениях в первом тому «Философии зоологии» привел графическое изображение родственных связей между различными группами животных в виде ветвящейся схемы (см. стр. 183). В 1829 г. Э.И. Эйхвальд в своем курсе зоологии поместил схему животного мира в виде ветвящегося дерева (см. стр. 277).

Представления Ч. Дарвина о принципах естественной систематики.

Вопросы систематики занимали в творчестве Дарвина значительное место. Ему принадлежит, в частности, систематическое исследование подкласса усоногих раков. Вполне понятно, что, занимаясь практической систематикой, Дарвин изучил наиболее распространенные в то время классификационные схемы. Например, уже в первой «Записной книжке» (1837–1838) Дарвин анализировал числовые циклические системы У. Мак-Лея и его продолжателей – Э. Фриса и Э. Ньюмена. Эти крайне искусственные системы привлекли внимание Дарвина тем, что в них отмечалось наличие аналогичных признаков у организмов, живущих в сходных условиях. В «Происхождении видов» Дарвин вернулся к анализу числовых систем, причем им руководило стремление выделить их рациональное зерно – идею параллелизма, иногда наблюдаемую «в числе подгрупп различных классов», которая появляется у видов различных классов в результате их приспособления «к жизни в одной из трех сред – на суше, в воздухе или в воде...»²¹⁹ Дарвин писал, что «натуралист, сталкиваясь с параллелизмом подобного рода, произвольным увеличением или уменьшением значения групп в разных классах (а весь наш опыт говорит нам, что установление этого значения все еще совершенно произвольно), может легко расширить этот параллелизм, и отсюда, по всей вероятности, произошли различные системы классификаций, в основу которых положены параллельные деления на три, на четыре, на пять, на семь и т. д.»²²⁰. С пониманием относясь к идее числовых циклических классификаций, Дарвин в то же время прекрасно осознавал всю искусственность этих построений. На вопрос о том, какая система организмов может быть названа естественной и какие принципы должны быть положены в ее основу, Дарвин уже в 1842 г. определенно отвечал: «...естественная система должна основываться на генеалогии»²²¹. Одновременно он указал на значение сравнительно-анатомических, эмбриологических и палеонтологических данных для выяснения истинного родства животных. Более полные соображения о принципах и методах естественной классификации были высказаны им в «Происхождении видов»: «... я думаю, – писал он, – что общность происхождения, единственная известная причина близкого сходства организмов, и есть та связь между ними, которая, хотя и выражена разными степенями изменений, до некоторой степени раскрывается перед нами при помощи наших классификаций»²²². И далее: «расширив пользование идей общего происхождения, которое, несомненно, представляет собой единственную известную причину сходства организмов, мы поймем и то, что разумеется под естественной системой: это – попытки генеалогической классификации, в которой разные степени приобретенного различия выражаются в терминах – разновидности, виды, роды, семейства, отряды и классы»²²³.

219 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 617.

220 Ч. Дарвин. Соч., т. 3, стр. 617.

221 Там же, стр. 101.

222 Там же, стр. 608.

223 Там же, стр. 641.

Развитие филогенетической систематики Э. Геккелем.

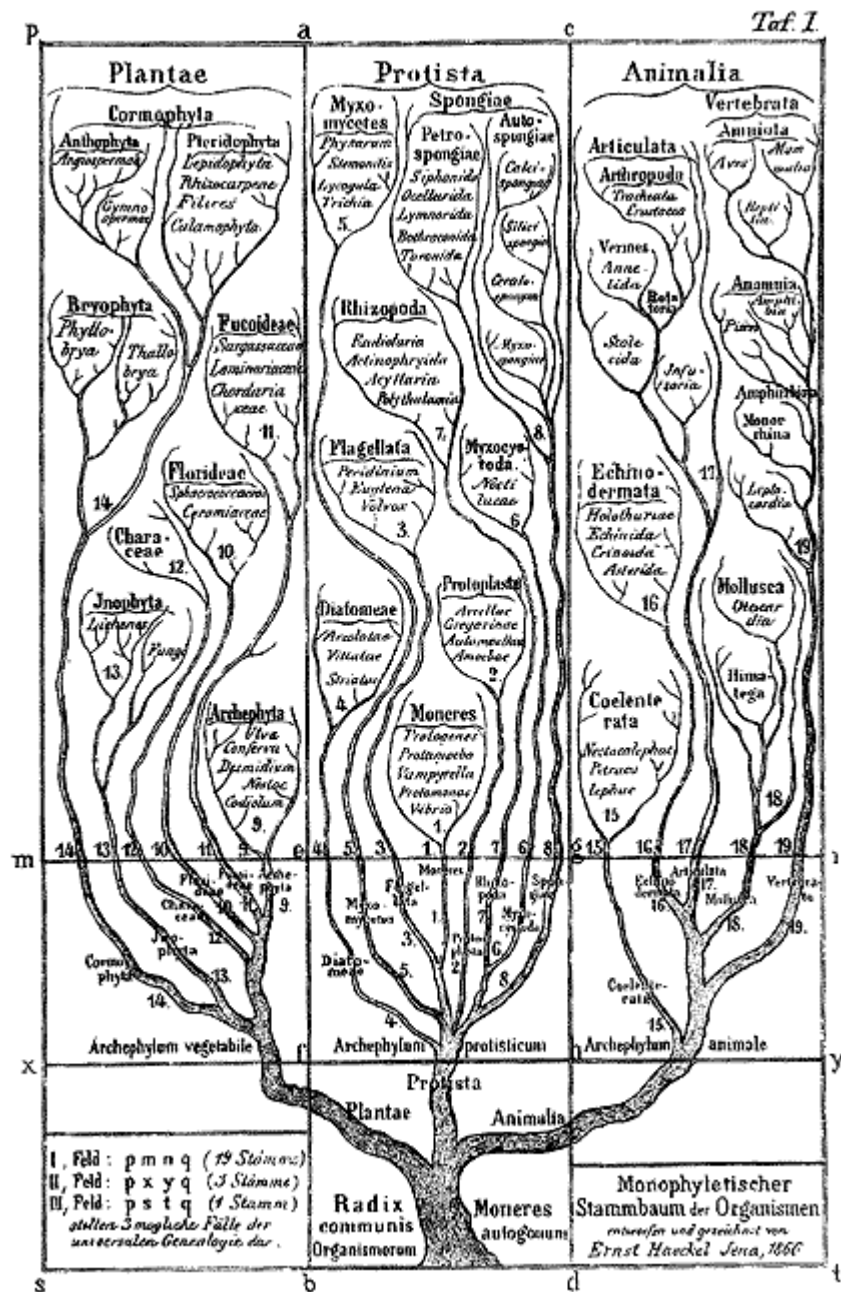
Ревностным поборником филогенетического направления в систематике был Э. Геккель. Под влиянием его работ значение данных анатомии, палеонтологии и особенно онтогенеза для установления родства между систематическими группами получает широкое признание. Опираясь на метод тройного параллелизма, Геккель обосновал возможность построения естественной системы в виде генеалогического древа. Он же первый построил «обобщающее филогенетическое древо» органического мира.

Геккель пришел к выводу, что различные категории систематики являются искусственными подразделениями и что различия между ними не абсолютны, а относительны. Он рассматривал главные систематические категории как самостоятельные стволы (Stämme, Phyla), каждый из которых развивается из собственного единого корня. Все формы, относящиеся к одному стволу (типу), т. е. классы, отряды, семейства, роды и виды, рассматривались Геккелем как потомки общего «самовоспроизводящего первичного организма».

Основную цель филогенетических исследований Геккель видел в прослеживании родственных связей между формами и построении родословного древа органического мира. С помощью этих «древ» он стремился воссоздать общую картину эволюции. Родство между формами, относящимися к одному типу, Геккель усматривал не в «плане строения», а в их происхождении от общего предка. Благодаря наличию промежуточных ступеней они находятся друг с другом в непрерывной связи. Определяя сущность и значение естественной системы организмов, Геккель писал, что существует единственная сложная система организмов, выражающая реальные соотношения между ними. Эти реальные соотношения связывают все живущие и вымершие организмы в главные группы естественной системы, которые имеют генеалогическую природу. Их родство по форме есть и родство по крови. Вследствие этого естественная система организмов есть их родословное «дерево», или «генеалогия».

Геккель делил органический мир на три царства – протистов, животных и растений. Его родословное древо начиналось единым стволом и завершалось детализированными ветвями для отдельных типов, классов и даже отрядов. В пределах ветвей были объединены все организмы, в общем происхождении которых от единого предка Геккель не сомневался. Он утверждал, что ветви в самых общих чертах соответствуют тем «большим», или «главным, классам», для которых Дарвин также допускал только кровное родство. Величину расхождения этих ветвей он определял степенью отклонения родственных по крови организмов друг от друга и от общей родовой формы. Последовательно распространяя этот принцип на весь органический мир, Геккель вслед за Дарвином пришел к утверждению об общем происхождении обоих царств – животного и растительного.

В основании разработанного Геккелем родословного древа животного мира помещены так называемые монеры – воображаемые доклеточные безъядерные организмы. Далее следуют первичные одноклеточные организмы («амебы»), клеточные колонии («морeadы») и полые шары («блаsteады»). Следующий этап эволюции, приведший к образованию многоклеточных, связан по Геккелю, с появлением их общего гипотетического предка – гастреи. Следующими последовательными ступенями развития, приводящими в конечном итоге к человеку, являются плоские, круглые и кишечно-жаберные черви, первичнохордовые, бесчерепные, круглоротые, первичные (селахии), хрящевые и двоякодышащие рыбы, первичные земноводные, чешуйчатые гады, первичные пресмыкающиеся, млекопитающие-рептилии, первичные млекопитающие, сумчатые, полуобезьяны, собакоголовые и человекоподобные обезьяны и, наконец, обезьяноподобные люди.



Филогенетическое древо по Э. Геккелю. 1866.

В филогенетических схемах Геккеля было много произвольного. Недостающие научные данные о переходных группах Геккель щедро восполнял богатой фантазией. Виною многих неточностей и прямых ошибок в его системе была склонность к поспешности в филогенетических обобщениях. Главный же источник погрешностей коренился в односторонности его метода. Геккель слишком переоценивал данные онтогенетического развития, придавая им абсолютное значение, а в самом онтогенезе видел только одну сторону — пассивное отражение филогенеза. Однако в целом исследования Геккеля сыграли выдающуюся роль в разработке филогенетической систематики.

Эмбриологическое направление в систематике.

Наряду с филогенетическим направлением в систематике второй половины XIX в.

продолжали развиваться эмбриологическое и традиционное типологическое направления.

Как было указано выше (см. главу 15), основы эмбриологического направления в систематике были заложены еще в 20-е годы XIX в. К.М. Бэр. Особое развитие это направление получило под влиянием эволюционного учения. В данных эмбриологии Дарвин и его последователи видели наиболее веские и точные доказательства родства организмов.

«Даже два главных подразделения усоногих – стебельчатые и сидячие, – отмечал Дарвин, – как ни сильно разнятся они по своему наружному виду, имеют личинки едва различимые на любой стадии их развития»²²⁴.

Крайним выражением этого направления было построение ряда классификационных схем на основе одного эмбриологического критерия. Примером может служить искусственная система животных крупнейшего бельгийского гистолога второй половины XIX в. Э. ван Бенедена. Она была основана на различных формах дробления желтка. Исходя из одного этого признака, ван Бенеден выделил не только классы, но даже разбил отдельные семейства (например, семейство бокоплавов) на несколько групп, распределив их по различным отделам.

Идея создания естественной системы животных на основе одного лишь эмбриологического критерия была так сильна, что ей отдали дань даже Геккель и Гексли. Так, в 1873 г. Геккель, подобно ван Бенедену, предложил систему животных, базировавшуюся целиком на различных формах дробления желтка. Односторонний подбор систематических признаков снова привел к неудаче. Так, в одном подразделении оказались животные (губки, медузы, нематоды, многие иглокожие, плеченогие, оболочники и бесчерепные), относящиеся не только к различным классам и отрядам, но даже к разным типам. В другом подразделении вместе с сифонофорами, ктенофорами, планариями, кольчатыми червями и большинством моллюсков находились круглоротые, ганоидные и амфибии.

Более удачную эмбриологическую систему предложил Т. Гексли (1874). При ее построении он впервые ввел понятия вторичноротые (*Deuterostomxa*) и энтероцельные (*Enterocoelia*). В дальнейшем систематики использовали эти термины в несколько ином толковании. Однако сама попытка Гексли классифицировать животных на основе таких черт развития, как способы образования полости тела и вторичного рта, свидетельствовала об осознании им необходимости использования в систематике филогенетических признаков.

В системе Гексли *Deuterostomia* в зависимости от способа образования вторичной полости тела подразделялись на:

- 1) *Schizocoelia*, у которых полость рта образуется путем расщепления мезодермы (*Arthropoda*, *Annelida*, *Mollusca*, *Bryozoa*);
- 2) *Enterocoelia*, у которых полость тела развивается энтероцельным путем, т. е. за счет выпячивания кишечника (*Chaetognatha*, *Brachiopoda*, *Enteropneusta*, *Echinodermata*);
- 3) *Epicoelia*, у которых внутренняя и внешняя полости тела имеются хотя бы на стадии личинки (*Tunicata*, *Leptocardia*, *Vertebrata*).

Гексли относил ко вторичным животным *Polychaeta*, *Arthropoda*, *Mollusca*, *Brachiopoda* и *Bryozoa*, считая, что дефинитивный рот является у них новообразованием, а полость тела возникает в результате расщепления мезодермы. Этой группе в его системе противопоставлялись животные с общей полостью тела – *Scolecimorfa*, которые объединяли *Platodes*, *Nematodes*, *Olygochaeta*, *Hirudinea*, *Rotifera* и *Gephyrea*. Такое подразделение было очень неудачным и повлекло за собой ряд ошибок. Например, класс пиявок (*Hirudinea*) был выведен из подтипа кольчатых червей (*Annelida*) и искусственно перенесен в группу *Scolecimorfa*.

Выяснить причины неудач, постигших авторов эмбриологических классификаций, пытался уже Ф. Мюллер. Он отмечал (1864), что «эмбриоманы» весьма односторонне подходили к оценке эмбриональных признаков организмов, совсем не учитывая тех отношений и соотношений, которые возникали между развивавшимся индивидуумом и

внешними условиями. Он указывал, что так как эмбриология еще только начинала свое развитие, то многие положения этой науки, на основании которых строились классификации, еще не были окончательно установлены, а иногда были просто неверными.

Таким образом, все попытки построения эмбриологических классификаций окончились неудачно. В дальнейшем от эмбриологических систем в таксономии сохранилось очень немного. Примером могут служить такие подразделения, как *Diploblastica* и *Triploblastica*, *Protostomia* и *Deuterostomia*.

Пересмотр основных типов в систематике животных.

После того как к концу XIX в. в основном закончился период бурного открытия и описания новых видов, родов и отрядов, систематики начали пересматривать и перестраивать уже существующие таксономические группы. Такие перестройки не всегда были оправданы. Нередки были случаи, когда дополнительно вводимые подразделения, как, например, группа *Nephridia* в системе Перье (1893) или тип *Appendiculata* в классификации Ланкестера (1900), носили искусственный характер и лишь вносили путаницу в естественные отношения между организмами. Понятно, что подобные группировки не могли удержаться в систематике на сколько-нибудь продолжительное время. Однако ряд систем, в первую очередь схемы, предложенные Гексли (1875), Клаусом (1877), Геккелем (1894–1896) и Ланкестером (1890–1891), имели большое распространение и являлись в какой-то мере исходными для будущих построений.

В классификации, предложенной Гексли, животные разделялись на восемь типов:

1) Protozoa (*Rhizopoda*, *Sporozoa*, *Porifera*); 2) Infusoria (*Infusoria* + *Mastigophora*); 3) Coelenterata; 4) Annuloida (*Plathelminthes*, *Nemathelminthes*, *Rotifera*, *Echinodermata*); 5) Annulosa (*Arthropoda* и *Annulata*); 6) Molluscoidea (*Brachiopoda*, *Polyzoa* и *Tunicata*); 7) Mollusca; 8) Vertebrata.

Как видно из приведенной классификации, иглокожие были объединены с низшими червями (плоскими и круглыми), сюда же отнесены коловратки. Такое странное объединение объяснялось тем, что в данном случае учитывались лишь данные сравнительной эмбриологии, обнаружившие якобы сходство личинок плоских червей, иглокожих и коловраток. Губок Гексли рассматривал как колониальных простейших, вследствие чего они были отнесены к типу Protozoa. В системе была еще одна существенная неточность: простейшие разделялись на два типа – Protozoa и Infusoria. К последним были присоединены жгутиковые. В основе такого деления лежало ошибочное представление о том, будто макронуклеус инфузории является яичником, а микронуклеус – семенником.

В 80-90-х годах XIX в. широкое распространение получила система К. Клауса, которая в упрощенном виде использовалась даже специалистами нашего века. Клаус (1877) разделил весь животный мир на девять типов: 1) простейшие; 2) кишечнополостные вместе с губками; 3) иглокожие; 4) черви; 5) членистоногие; 6) моллюски; 7) моллюсковидные; 8) оболочники и 9) позвоночные. В этой системе губки еще не были выделены в самостоятельный тип, а продолжали рассматриваться как отдельный класс кишечнополостных. В системе, предложенной в 1894 г. Геккелем, количество типов было увеличено до десяти. Губки впервые были выделены в особый тип, который сохранился до настоящего времени.

Еще более сложной была система Ланкестера, в которой количество типов достигало 11. Весь животный мир был разбит в ней на два подцарства – простейших с одним типом и многоклеточных, куда входили все остальные типы. Многоклеточные животные в свою очередь составляли два раздела: Parazoa (только губки) и Enterozoa (все остальные многоклеточные). В Enterozoa были выделены две «ступени» – Enterocoela – кишечнополостные и Coelomata, куда входили все типы, кроме простейших, губок и кишечнополостных²²⁵. Черви были разбиты на три самостоятельных типа – плоских, круглых

²²⁵ Как видно, термины «энтероцельные» и «целомные» использовались Ланкестером не в современном

и кольчатых. Это деление сохранилось во многих современных системах.

Создание «больших» естественных систем.

В итоге к концу XIX в. в систематике животных благодаря прогрессу филогенетического направления были созданы необходимые предпосылки для построения «большой» естественной классификации животных, основанной на генетических признаках. Попытки построения такой системы явились конкретным воплощением идеи создания целостной картины филогенетического родства организмов, которая имела широкое распространение среди систематиков конца XIX – первой половины XX в.

При создании «больших» систем учитывалось несколько главных признаков строения животных (образование дифинитивного рта, способ закладки вторичной полости тела, соотношение главной оси тела и оси гастролы), определявших их генетическое родство. В соответствии с этими признаками К. Гроббен (1908) и Б. Гатчек (1888, 1911) подразделяли двусторонне-симметричных животных на первичноротых (Protostomia) и вторичноротых (Deuterostomia), энтероцельных (Enterocoelia) и энтероцельных (Ecteroocoelia), первичноостных (Protaxonia) и разноостных (Heteraxonia).

Важную роль при выделении высших таксономических категорий сыграла «трохофорная теория», автором которой был Б. Гатчек (1888). Согласно этой теории, большое филогенетическое значение придавалось личинке кольчатых червей – трохофоре, которая рассматривалась как «онтогенетическое повторение» (В.А. Догель, 1947) строения предков кольчатых червей. Наличие стадии трохофорообразной личинки и сходное дробление яиц связывало плоских червей и коловраток, с одной стороны, с кольчецами и моллюсками, с другой.

Все «большие» зоологические системы подразделяются обычно на две группы в зависимости от того, какое значение авторами этих систем придается признакам вторичноротости и энтероцельному способу закладки целома. К первой группе относят системы Гатчек-Гроббеновского направления, сторонники которого отделяли первичноротых от вторичноротых на уровне кишечнополостных. К. Шнейдер (1902) пошел еще дальше; он утверждал, что первичноротые и вторичноротые животные имеют независимое происхождение. Авторы систем второй группы считали, что признаки вторичноротости и энтероцельного способа закладки целома у животных, примыкающих к червям, развивались конвергентно²²⁶. Поэтому в системах этого направления энтероцельные вторичноротые животные вместе с энтероцельными и первичноротыми объединялись в один тип и даже в один класс.

Рассмотрим вначале системы второго направления, берущие свое начало от классификаций Каруса, Гексли, Геккеля и Ланкестра.

Последователь Геккеля зоолог А. Ланг, развивая гипотезу о происхождении турбеллярий от ктенофорообразных предков, использовал ее для объяснения филогенеза кольчатых червей. В опубликованной им системе (1888–1894) беспозвоночные были разделены на семь типов. Первый тип – простейшие; второй тип – зоофиты, или кишечнополостные, куда в виде одного из классов были включены губки; третий тип – плоские черви состоял из трех классов: турбеллярий, сосальщиков и лентецов; четвертый тип

значении. В настоящее время энтероцельными называют тех животных, которые характеризуются энтероцельным способом закладки целома. Поэтому к ним не могут быть отнесены кишечнополостные. Под целомными теперь подразумеваются лишь вторичнополостные животные.

226 Сторонники этой точки зрения, основываясь на трохофорной теории, пытались установить связь между первичноротыми (червями) и вторичноротыми через червеобразных (Vermioidea – Tentaculata) животных. Поэтому при анализе систем второй группы следует, прежде всего, обращать внимание на то, как «построен» переход от первичноротых к вторичноротым.

червей объединял шесть классов: немертин, круглых червей, кольцецов, переднеанальных, а также коловраток и щетинкочелюстных; пятый тип – членистоногие; в шестом типе были сгруппированы моллюски; в седьмом – иглокожие²²⁷. В типе червей были объединены круглые и кольчатые черви с червеобразными коловратками, щетинкочелюстными, которые являлись переходными группами ко вторичноротым животным. Подобное же деление червей на два типа (*Platodes* и *Vermes*) встречается в системе В. Кюкенталля (1898). Таким образом, Ланг и Кюкенталь смешивали в объемистом типе первично- и вторичноротых, энтеро- и эктероцельных животных.

Среди русских зоологов «трохофорную теорию» поддерживал Н.А. Холодковский, что нашло отражение в предложенной им системе животных (1905). Тип *Vermes* состоял у него из пяти подтипов и объединял червей, начиная от бескишечных турбеллярий и кончая кольчатыми. Кишечнодышащие животные были в виде дополнения отнесены к типу иглокожих. Но сами иглокожие помещались между первичноротыми животными на большом удалении от типа хордовых²²⁸. Последний был разделен на три подтипа – оболочников, бесчерепных и позвоночных. Губок и червеобразных Холодковский выделял в отдельные типы.

В системах первого направления была сделана попытка сочетать порядковое перечисление типов, филогенетическое «древо» и удобную определительную таблицу, что привело к созданию дробных систематических категорий (*Cladus*, *Subregnum*, *Divisio*, *Phylum* и *Subphylum*). Эти неоправданные усложнения вызвали, как выразился Н.Н. Плавильщиков, «перетасовку» крупных таксономических категорий и исказили истинные объемы типов.

Основоположник этого направления Б. Гатчек в 1888 г. предложил классификацию, основанную на принципах симметрии и на трохофорной теории. Многоклеточные животные разделялись у него на первичноостных (*Protaxonia*), куда входили губки, стрекающие, ктенофоры, и разноостных (*Heteraxonia*), объединявших трохофорных, иглокожих и хордовых. В группу трохофорных (*Zygoneura*) Гатчек ввел червей, червеобразных, моллюсков и членистоногих. Этим животных помимо трохофорной стадии развития или трохофорной организации взрослого животного объединяла общность строения двусторонне-симметричной нервной системы. В этой системе почти полностью было выдержано деление животных на первично- и вторичноротых.

В 1911 г. Гатчек предложил второй вариант классификации, в котором ясно проявилось желание автора совместить определительную таблицу и филогенетическую систему. Он применил своеобразный принцип формирования высших группировок на основании «плана строения», «типа развития» и «типа организации». Вследствие этого система Гатчека отличалась серьезными изменениями в объемах типов, а подтипы четвертого подразделения, «тин организации», представляли сочетание типов, подтипов и классов обычных систем.

Но попытка Гатчека изменить объем систематических категорий оказалась неудачной. В этой системе он провел разграничение стрекающих и ктенофор, считая, что эти ветви полостных животных отличаются различными способами образования мезобласта, вследствие чего генетически они якобы совершенно независимы. Все черты их сходства, по мнению Гатчека, можно было объяснить явлениями конвергенции. Таким образом, Гатчек и Шнейдер воплотили на конкретном материале идею дифелитического происхождения многоклеточных животных, выдвинутую еще Ламарком.

Идеи Гатчека положил в основу своей системы К. Гроббен (1905). Эта система в переработанном и дополненном виде была опубликована им совместно с К. Клаусом в 1916 г. В этой классификации также имелись надтиповые группировки (*Subregnum*, *Divisio*, *Phylum*,

227 В дальнейшем (1913) Ланг подверг эту систему некоторым изменениям. Тип простейших был расчленен на два подтипа – *Plasmodroma* и *Infusoria*, класс немертин перенесен в тип плоских червей, переименованных в *Platodaria*. Тип членистоногих был расчленен на три подтипа.

228 Иглокожие располагались между кишечнополостными и червями, что нарушало принцип первично- и вторичноротости.

Subphylum). Отличие этой системы от гатчековской заключалось в той трактовке, которая давалась в ней понятиям Ecterozoelia, Enterocoelia, Protosomia, Deuterostomia. Гатчек в своей системе разделил червеобразных на две группы, одну из которых (Brachiopoda) он отнес к Enterocoelia, другую (Phoronida и Bryozoa) – к Ecterozoelia. Учитывая, что все Vermoidea – Tentaculata являются первичноротыми животными, а способ закладки целома у Phoronida и Bryozoa еще окончательно не установлен, специалисты признают разделение типа искусственным. Гроббен (1916) сосредоточил весь ряд (Cladus) Tentaculata в типе (Phylum) первичноротых животных, что является более естественным. Основные подразделения систем Гатчека-Гроббена были использованы многими зоологами (А. Гетте, К. Гейдером, В.М. Шимкевичем и др.).

* * *

В итоге можно сказать, что попытки систематиков второй половины XIX в. построить «большую естественную классификацию» животных не увенчались успехом. Главная причина неудачи состояла в том, что большинство авторов стремилось совместить в одной схеме два направления систематики – филогенетическое и типологическое. Сочетание в их системах отдельных этапов филогенетического развития и чисто классификационных двухмерно расположенных таксонов часто приводило к созданию таких группировок, которые не отражали естественных генеалогических связей между животными.

Это порождало споры среди зоологов о характере создаваемых систем – считать ли их искусственными или естественными. Л.А. Зенкевич писал в связи с этим: «В настоящее время всякая система является более или менее искусственной; чем более она основана на филогенетических взаимоотношениях, тем она менее искусственна: мерилем же искусственности системы является недостаточное использование признаков, свойственных организму, и неправильная их оценка. Филогенетическая система должна быть синтезом наибольшего возможного числа признаков. И в силу этих моментов искусственных систем может быть сколько угодно, а филогенетическая система только одна, поэтому правильнее всего эту последнюю называть естественной, т. е. дающей представление о естественной близости между отдельными группами»²²⁹.

Дальнейшее расширение и совершенствование методов выявления генеалогической близости между отдельными группами, а тем самым достижение новых успехов в построении естественной классификации животных произошло уже в XX столетии.

Глава 30

Развитие физиологии животных и человека

Общая характеристика развития физиологии в XIX веке

В XIX в. в физиологии произошел коренной перелом. Он был подготовлен предшествующим развитием, как физиологии, так и тех смежных наук – физики, химии, анатомии, гистологии, эмбриологии, – успехи которых легли в основу дальнейшего прогресса науки о функциях организма человека и животных. На смену «романтической», по меткому выражению Ф. Мажанди, физиологии, основанной на натурфилософии Шеллинга и руководствовавшейся априорными схоластическими представлениями об организме, пришла экспериментальная физиология. Экспериментальный метод физиологических исследований, сочетаемый с количественным анализом изучаемых явлений и графической их документацией, стал основным в познании жизнедеятельности организма. С его широким

229 Л.А. Зенкевич. Система и филогения. – Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4, 601.

внедрением в физиологию были связаны все выдающиеся достижения этой науки в XIX столетии.

Для развития физиологии имели исключительное значение важнейшие достижения естествознания XIX в.: успехи органической химии, открытие клеточного строения организма, установление закона сохранения энергии и теория развития органического мира.

В начале XIX в. весьма распространенным было представление, что химические соединения в живом организме принципиально отличны от неорганических веществ и что химик никогда не сможет их создать вне организма. Так, И. Мюллер писал, что органическая материя никогда не может возникнуть из механического соединения отдельных кусочков неорганической материи там, где они случайно собираются; только сила, которая одушевляет органические тела, в состоянии произвести этот синтез. Аналогичного взгляда придерживался и крупнейший химик того времени Берцелиус. В 1827 г. он утверждал, что нельзя питать надежду, будто когда-либо удастся производить органические вещества²³⁰. Но прошел только год после выхода в свет книги Берцелиуса, как Ф. Велер вне организма в пробирке синтезировал органическое соединение – мочевины (1828). Этим самым был нанесен сокрушительный удар виталистическим представлениям.

Всего через 16 лет после работы Велера Ю. Либих в «Письмах о химии» (1844) утверждал: «...со временем мы найдем средства произвести хинин и морфий со всеми их свойствами, как равно и те соединения, из коих составлены белковина и фибрин животных мускулов»²³¹.

Проникновение в физиологию химических методов исследования сделало возможным изучение процессов обмена веществ, лежащих в основе жизнедеятельности организма.

Исключительное значение для физиологии и естествознания в целом, как уже было сказано, имело открытие закона сохранения энергии, осуществленное врачом Р. Майером, физиком Д. Джоулем и физиком и физиологом Г. Гельмгольцем.

Поводом к работам Майера послужило наблюдение, сделанное им во время плавания судовым врачом на Яву. Он обнаружил, что в тропиках венозная кровь имеет более алый цвет, и объяснил это явление существованием прямой связи между потреблением организмом кислорода и образованием тепла. Раздумывая над этим и рядом других фактов, Майер пришел к заключению, что в ходе жизненных процессов происходит только превращение веществ и «сил» (энергии), но не их созидание. В дальнейшем Майер определил (правда, недостаточно точно) механический эквивалент тепла. Наблюдения Майера были обобщены им в трудах «Замечания о силах неживой природы» (1842) и «Органическое движение в его связи с обменом веществ» (1845). Как это явствует из содержания трудов Майера, физиологические наблюдения послужили первыми основаниями, приведшими к формулированию одного из всеобщих законов природы.

Джоуль пришел к открытию закона превращения и сохранения энергии на основании своих физических исследований. Он установил, что количество тепла, выделяемого металлическим проводником, пропорционально квадрату силы тока (одновременно это было установлено русским физиком Э.Х. Ленцем). Джоуль доказал, что механическая энергия переходит в тепловую, и определил более точно, чем Майер, механический эквивалент тепла. Труд Джоуля «О тепловом эффекте электромагнетизма и величине работы тепла» (1843) содержал, таким образом, вескую аргументацию в пользу закона превращения энергии. Математическое выражение рассматриваемого закона дал Гельмгольц в труде «О сохранении силы» (1847). В дальнейшем он специально исследовал применимость закона сохранения энергии к живому организму, в частности к обмену веществ при действии мышц и развитию тепла при мышечной работе.

Благодаря трудам Майера, Джоуля и Гельмгольца изучение превращений энергии в

230 Цит. по: П. Вальден. Значение синтеза мочевины, – Успехи биол. наук, 1929, т. 8, вып. 3, 3.

231 Ю. Либих. Письма о химии. СПб., 1847, стр. 23.

живом организме было поставлено на твердую почву. Живой организм стали рассматривать как физико-химическую систему, все энергетическое поведение которой совершается согласно законам сохранения материи и энергии.

Решающие доказательства применимости закона сохранения энергии к живому организму были представлены в конце XIX в. М. Рубнер на основании сложных калориметрических экспериментов установил совпадение величины тепловой энергии, выделяемой при потреблении организмом определенных питательных веществ и при сжигании их вне организма.

В результате успехов физики и химии и использования их достижений в физиологии последняя обособилась от анатомии и в середине XIX в. доминирующим в ней стало физико-химическое направление исследований.

Одним из ярких выразителей этого направления был выдающийся физиолог первой половины XIX столетия Ф. Мажанди. В учебнике физиологии в 1816 г. он писал: «Предрассудок столь вредный и столь нелепый, что физические законы не оказывают влияния на живые тела, не имеет более той же силы... Мы надеемся, что впредь физиологи не сочтут маловажным познание начальных оснований физики и химии и не будут представлять на то в своих сочинениях пустых доказательств»²³². Он предвидел, что «еще несколько лет и физиология, тесно соединенная с познаниями физическими, не сможет более сделать шага без их помощи; она приобретет строгость их метода, точность их языка и справедливость их результатов»²³³.

К середине XIX столетия физико-химическое направление настолько определяло ход физиологических исследований, что многие физиологи стали рассматривать свою науку как физику и химию живого организма. Характерно в этом отношении определение физиолога, данное Сеченовым в его докторской диссертации (1860): «Физиолог, т. е. физико-химик животного тела».

Новые пути в физиологии и экспериментальной медицине открылись не только благодаря успехам физики и химии, но и в результате достижений биологии, в частности благодаря установлению клеточного строения живых организмов, изучению структуры и функционирования клеток и тканей в норме и патологии. Была создана клеточная патология (Вирхов, 1858) и заложены основы общей, сравнительной и клеточной физиологии (К. Бернар, Р. Гейденгайн и М. Ферворн). Открытие клетки представляло собой, по выражению Энгельса, «главный факт, революционизировавший всю физиологию и впервые сделавший возможной сравнительную физиологию...»²³⁴. Особенно велико было значение клеточной теории в изучении функций нервной системы, ибо для понимания основных функций нервной системы необходимо было, прежде всего, изучить формы связи между нервными клетками.

Если значение клеточной теории и закона сохранения энергии сразу было понято и взято на вооружение физиологами, то иную реакцию встретило эволюционное учение Дарвина. Э. Геккель в 1874 г. писал: «Большинство физиологов не интересуется теорией происхождения видов, и многие, даже выдающиеся, физиологи считают эту теорию недоказанной и беспочвенной гипотезой»²³⁵.

Даже такой выдающийся по широте охвата физиологических явлений ученый, как Клод Бернар, основоположник общей физиологии, был убежден, что изучение явлений целесообразных приспособлений не входит в задачу физиологии, что законы эволюции не в

232 Ф. Мажанди. Краткое основание физиологии. М., 1830, стр. 5.

233 Там же, стр. 6.

234 К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 29, стр. 276.

235 E. Haeckel. Anffirpogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig, 1874, S. 131.

компетенции физиологов, ибо «явления эволюции совершаются вследствие данной начальной причины: их появление представляет ряд приказов, которые определены наперед и которые в действительности исполняются отдельно»²³⁶. «Целесообразность, – по мнению К. Бернара, – не есть физиологический закон; она не есть и закон природы, это скорее рациональный закон ума»²³⁷. Лишь немногие физиологи той эпохи сразу оценили великое значение теории эволюции для физиологии. К их числу принадлежали Г. Гельмгольц и И.М. Сеченов. Они связывали дальнейший прогресс физиологии не только с усовершенствованием и уточнением физико-химических методов исследования, но и с внедрением нового, исторического подхода к пониманию различных физиологических процессов.

Гельмгольц в теории Дарвина увидел возможность совершенно нового толкования целесообразности в строении организмов. «Теория Дарвина, – писал он, – содержит существенно новую творческую мысль. Она показывает, каким образом целесообразность в образовании организмов может произойти без вмешательства разума, при помощи слепого действия закона природы»²³⁸. «Новейшие результаты физиологии, – говорил Гельмгольц, – показали, что как раз в той области органической жизни, где целесообразность образований, вызывая величайшее удивление, достигла наиболее полного выражения, в области чувственного ощущения, это индивидуальное приспособление и играет особенно выдающуюся роль»²³⁹. К этим взглядам привели Гельмгольца результаты его классических исследований в области физиологии зрения и слуха.

Убежденным пропагандистом идей Дарвина в физиологии был И.М. Сеченов. Под его редакцией в русском переводе в сотрудничестве с В.О. Ковалевским были изданы труды Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения» (1868) и «Происхождение человека» (1871). Под влиянием трудов Дарвина у Сеченова сформировался исторический, эволюционный подход к пониманию сложнейших психических процессов, нашедший свое выражение в работе «Элементы мысли» (1878).

Перечисленные выше выдающиеся достижения естествознания определили как общие теоретические, так и новые методические подходы к изучению физиологических процессов в животном организме.

Новые физиологические методы.

Физиология, ставшая в XIX в. экспериментальной наукой, обогатилась большим количеством новых инструментальных методов исследования, позволивших количественно учитывать и регистрировать различные процессы, протекающие в организме.

Особенно заслуживают быть отмеченными разработка Э. дю Буа-Реймоном методики электрического раздражения живых тканей с помощью индукционного санного аппарата и применение им незадолго до того созданного гальванометра; изобретение К. Людвигом кимографа и приборов для исследования кровяного давления (поплавковый ртутный манометр) и скорости движения крови (кровяные часы); изобретение А. Моссо приборов для изучения кровенаполнения органов (плетизмограф) и для исследования утомления (эргограф) и весового стола для измерения перераспределения крови; разработка Э. Мареем методики исследования движений и конструирование прибора для пневматической регистрации малых колебаний давления (капсула Мареев); конструирование И.М. Сеченовым насоса для

236 К. Бернар. Жизненные явления, общие животным и растениям. СПб., 1878, стр. 278.

237 Там же, стр. 281.

238 Г. Гельмгольц. Популярные речи, ч. 1. Изд. 2-е. СПб., 1898, стр. 92.

239 Там же, стр. 94.

извлечения газов крови и манометра для определения среднего давления; применение Н.Е. Введенским телефонного аппарата для изучения электрических явлений в нерве; создание Гельмгольцем ряда приборов для изучения теплообмена в мышце, для определения скорости проведения возбуждения по нерву и для исследования органов чувств.

Благодаря использованию инструментальных методов регистрация реакций стали доступными количественное выражение интенсивности различных физиологических процессов и точное измерение их длительности; даже такие быстро протекающие явления, как распространение возбуждения, были подвергнуты пространственно-временному измерению.

Особое значение в развитии физиологии XIX в. приобрела хирургическая методика, позволяющая вести в относительно нормальных физиологических условиях длительное наблюдение над функциями различных органов. Хирургические методы, особенно после того как начали применять наркоз, и были разработаны правила антисептики и асептики, обеспечили возможность постановки не только острых опытов, но и хронических. Хирургическая методика дала возможность исследовать многие процессы, протекающие в глубине тела и скрытые от непосредственного наблюдения. Заслуживают быть отмеченными в этой связи работы В.А. Басова и Н. Блондло, наложивших фистулы на желудок, Л. Тири, а затем Л. Велла, предложивших операцию изолирования кишки, Р. Гейденгайна и Р. Клеменсевича, разработавших методику изолированного желудочка, и в особенности И.П. Павлова, вооружившего физиологи большим количеством хирургических методов исследования секреторных и моторных функций пищеварительного тракта.

Хирургические методы оказались также необходимыми и для исследования функций центральной и периферической нервной системы. Были разработаны способы удаления (экстирпации) как всего головного мозга, так и отдельных его частей, что позволило установить их функциональное значение. Вошел в практику метод перерезки нервных путей в спинном мозгу. Для выяснения роли отдельных органов (например, желез внутренней секреции) применялось их удаление. Были разработаны способы сшивания нервов и наложения анастомозов между сосудами (анастомоз между воротной и поллой венами впервые осуществил петербургский врач Н.В. Экк). Все эти методы сыграли большую роль в выяснении функций органов и раскрыли широчайшие возможности экспериментального физиологического исследования.

Организация первых физиологических лабораторий и институтов.

Внедрение в физиологию эксперимента на животных и разработка инструментальных методов исследования позволили физиологам добыть огромный фактический материал о функциях организма, имевший значение для теории и практики медицины. Благодаря этому, физиология утвердилась как самостоятельная научная дисциплина со своими задачами, методами и целями. Понимание этого факта привело к необходимости проведения некоторых организационных мероприятий, в первую очередь к созданию кафедр в университетах (в начале XIX столетия анатомия и физиология, а нередко и другие биологические дисциплины были объединены в одну кафедру) и к организации, начиная с 20-х годов прошлого столетия, физиологических лабораторий и институтов. В Париже физиологическую лабораторию для научных исследований и студенческих занятий в Коллеж де Франс организовал Ф. Мажанди; в Германии первые физиологические лаборатории были учреждены в университетах Фрайбурга, где преподавал К. Шульце, и Бреславля, где профессором был Я. Пуркине. В Бреславле же в 1939 г. Пуркине организовал первый в мире весьма скромный по занимаемому им помещению и оборудованию физиологический институт. Вскоре физиологические институты начали создавать и во многих других университетах. Стало очевидным, что без лабораторной базы экспериментальная физиология не может развиваться. «Вопрос о лабораториях – это насущный вопрос жизнеспособности экспериментальных

наук... Только в лаборатории... становятся учеными»²⁴⁰, – писал К. Бернар.

Первые физиологические журналы и общества.

Говоря об организационно-научных мероприятиях, способствовавших становлению физиологии как самостоятельной науки и ее авторитету, следует указать на организацию специальных периодических изданий и научных обществ. Первый физиологический журнал начал издавать Рейль еще в 1795 г. под названием «Archiv für Physiologie». В 1834 г. И. Мюллер приступил к изданию журнала «Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin». Во Франции в 1821 г. Ф. Мажанди, до того принимавший участие в издании журнала общемедицинского профиля, начал выпускать специальный физиологический журнал «Journal de physiologie expérimentale», к названию которого в следующем году были прибавлены слова: «et pathologie». В первой половине XIX в. физиологические журналы были недолговечны, выходили нерегулярно и часто меняли название. Лишь со второй половины века некоторые из них приобрели стабильность, и было налажено их регулярное издание. В Германии таким журналом стал организованный в 1868 г., издаваемый и в наши дни «Pflügers Archiv für gesamte Physiologie des Menschen und der Thiere», во Франции – «Journal de physiologie générale». Позднее начали печататься физиологические журналы в Англии (с 1878 г.) и в США (с 1898 г.).

Увеличение к концу столетия числа исследователей, работающих в области физиологии, и необходимость научных контактов между ними явились причинами организации в разных странах научных физиологических обществ и созыва в 1889 г. в Базеле первого Международного физиологического конгресса.

Развитие физиологии в отдельных странах

В XIX столетии наиболее важные физиологические исследования проводились во Франции, Германии, России и Англии. В этих же странах сложились научные школы, ставшие рассадниками высококвалифицированных и талантливых исследователей.

Развитие физиологии во Франции.

Во Франции наибольшее влияние на развитие физиологии в начале столетия оказали два выдающихся исследователя, являвшихся антиподами по их мировоззрению и научной методологии: Биша и Мажанди.

Физиологические воззрения Биша наиболее четко сформулированы в книгах «Физиологические исследования о жизни и смерти», вышедшей на рубеже XVIII и XIX столетий, и «Общая анатомия в приложении к физиологии и медицине».



Мари Франсуа Ксавье Биша. 1771–1802.

Биолог широкого профиля – анатом, физиолог, патолог, – основоположник учения о тканях, Биша рассматривал каждую ткань как носитель определенного жизненного свойства, как источник жизненных сил, которые он считал несводимыми к физическим и химическим явлениям. Критикуя ранних виталистов – Шталя, ван Бельмонта, Blumenбаха, – утверждавших наличие в организме архея – одушевленного и формообразующего начала, – Биша вместе с тем обосновывал несколько модернизированные виталистические представления, считая сущность жизни непознаваемой. Для Биша характерно дуалистическое рассмотрение жизненных явлений. В каждом из них он находил два противоборствующих начала: жизненное и ведущее к смерти, созидательное и разрушительное. Жизнь Биша определял как «совокупность отправлений, противостоящих смерти». Развивая дуалистическое понимание физиологических функций, Биша разделил их на органические, или растительные (вегетативные), и животные (анимальные), по-разному регулируемые нервной системой (отсюда пошло деление нервной системы на анимальную, или соматическую, и вегетативную).

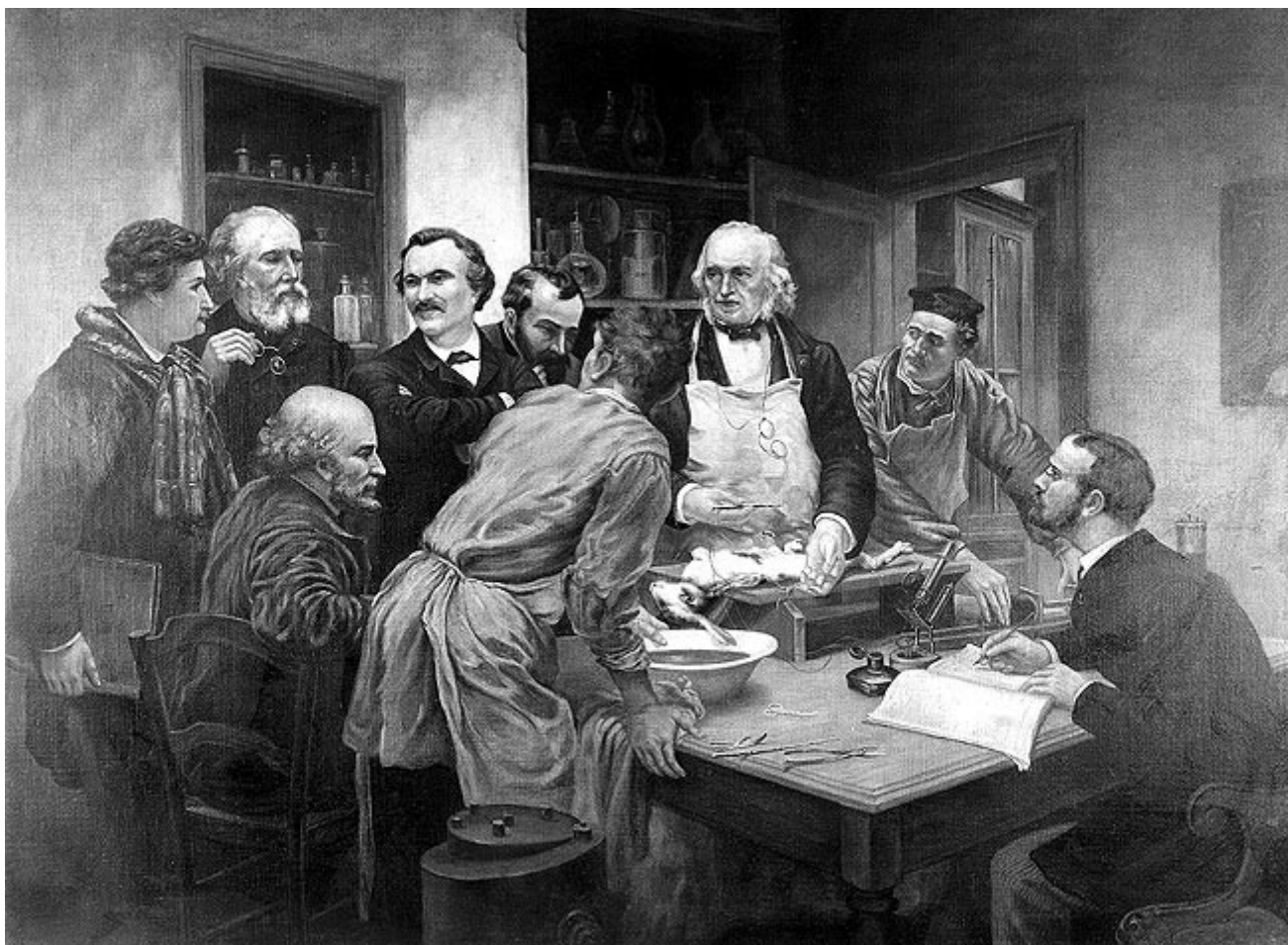


Франсуа Мажанди. 1783–1855.

Мажанди начал научную деятельность в 1809 г. работой «Некоторые общие идеи о явлениях, присущих живым телам», в которой он изложил свое научное кредо. Мажанди критикует в ней виталистическую концепцию Биша о «жизненных свойствах», «жизненном принципе» и отстаивает материалистические взгляды на физиологические явления, созвучные идеям французских философов конца XVIII в. Как уже отмечалось, Мажанди был убежденным сторонником физико-химического направления в физиологии.

Блестящий экспериментатор, основоположник вивисекционного метода, Мажанди внес много нового в физиологию, патологию и фармакологию. Им были выяснены функции спинномозговых корешков, установлено наличие трофической функции нервов, изучены свойства и циркуляция цереброспинальной жидкости (этот термин был введен в науку Мажанди). Большая заслуга этого замечательного физиолога – создание двухтомного руководства «Краткие основы физиологии», построенного на изложении экспериментального материала. Оно выдержало четыре издания на родине автора и было переведено на многие языки.

Современники Мажанди Ж. Легаллуа и П. Флуранс известны как исследователи физиологии центральной нервной системы, в частности они изучали роль продолговатого мозга в регуляции дыхания, а также функции вестибулярного аппарата. Из работ Флуранса следует особо отметить его исследования по физиологии мозжечка и эксперименты по экстирпации полушарий головного мозга у птиц.



Клод Бернар в лаборатории в Коллеж де Франс среди своих учеников.

Под руководством Мажанди получил научную подготовку Клод Бернар. С именем Бернара связан расцвет физиологии во Франции. Он представлял собой одного из самых всеобъемлющих деятелей этой науки. Его экспериментальные исследования были посвящены изучению многих разделов физиологии, патологии и фармакологии. Бернар установил гликогенообразовательную функцию печени, показал значение центральной нервной системы в регуляции содержания сахара в крови (опыт с «сахарным уколом»), открыл сосудосуживающие и сосудорасширяющие нервы, обнаружил тонус сосудосуживателей (классический опыт односторонней перерезки симпатического нерва на шее у кролика, при котором возникает покраснение уха вследствие расширения сосудов), провел важные исследования по физиологии пищеварения (изучил иннервацию слюнных желез, выяснил переваривающие свойства слюны, желудочного и поджелудочного соков), установил парализующее действие кураре на нервные окончания двигательных нервов скелетных мышц, исследовал влияние на организм окиси углерода.

Несколько книг Бернар посвятил общепатологическим основам физиологии и патологии, обоснованию значения экспериментального метода в медицине, обсуждению принципиальных методологических проблем науки. Среди них «Лекции по физиологии и патологии нервной системы» (1858), «Лекции о физиологических свойствах и патологических изменениях жидкостей в организме» (1859), «Введение в изучение экспериментальной медицины» (1865), «Лекции о животной теплоте...» (1876), «Экспериментальная наука» (1878), «Жизненные явления, общие животным и растениям» (1878–1879).

Много внимания Бернар уделял проблемам связи физиологии и медицины и значению экспериментального метода. Он доказывал, что «в медицине существует лишь одна наука и

эта наука есть физиология в приложении к здоровому и больному состоянию... Физиология – это научный стержень, на котором держатся все медицинские науки»²⁴¹. «Единственная медицина будущего, – писал Бернар, – есть экспериментальная, или научная, медицина»²⁴².

По философским воззрениям Бернар был позитивистом, последователем своего современника и соотечественника О. Конта. Бернар считал, что его философская концепция стоит якобы над материализмом и идеализмом, преодолевая, по его мнению, их односторонность.

В вопросах о причине и сущности явлений природы, о связи физиологии и философии Бернар был непоследователен. Безграничная вера в науку сочеталась в нем с убеждением о невозможности познать первоначальную причину и сущность вещей. Он утверждал, что нет действия без причины, однако первоначальные причины, относящиеся к происхождению всех вещей, для нас, безусловно, недоступны. Свое мировоззрение Бернар определил словом «детерминизм», считая возможным при этом объяснять лишь ближайшую причину или условие существования, но не само явление.

Учениками Бернара были П. Бер, известный исследованиями влияния повышенного и пониженного давления газов; А. Дастр и Ж. Мора – авторы закона перераспределения крови в организме; Ж. д'Арсонваль – видный специалист в области медицинской физики; Ш. Броун-Секар, изучавший рефлексы спинного мозга в нормальных условиях и при перерезках мозга, прославившийся как основоположник органотерапии препаратами из желез внутренней секреции (применял препараты из семенников). Из русских ученых в лаборатории К. Бернара работали И.М. Сеченов, выполнивший здесь свою работу о тормозящих движения нервных центрах лягушки, и И.Р. Тарханов.

Из французских физиологов упомянем еще Шиффа, Марей и Рише. М. Шифф первым произвел экстирпацию щитовидной железы у животных, выполнил ряд исследований по физиологии пищеварительных желез и изучал гликогенообразовательную функцию печени. Его учеником был физиолог А.А. Герцен – сын выдающегося писателя и философа А.И. Герцена. Э. Марей разработал значительное число графических методов исследования и приборов для этой цели, а также впервые применил фотографию для изучения движений человека. Марей с успехом изучал кровообращение в сердце и сосудах. Он вместе с О. Шово впервые осуществил регистрацию внутрисердечного давления, что позволило более детально представить механизм движения крови. Ученик Бернара и Марей, Ш. Рише открыл в 1892 г. явление анафилаксии.

Развитие физиологии в Германии.

В XIX столетии в Германии возникли физиологические школы, воспитавшие замечательную плеяду исследователей, которых по праву можно считать классиками физиологии.

В начале столетия в стране господствовало натурфилософское направление в физиологии, и конкретное исследование физиологических процессов подменялось формулированием абстрактных концепций, основанных на предвзятых идеях. Сторонники этого направления – представители так называемой «романтической физиологии» – рассматривали свою науку как учение об идее, лежащей в основе жизненных явлений. При этом они проводили аналогию между макрокосмосом (вселенной) и микрокосмосом (организмом). Вслед за Шеллингом они считали, что электричество, магнетизм и силы химического взаимодействия обуславливают все явления природы и все процессы и свойства живого, и в частности раздражимость, чувствительность и способность к размножению.

241 К. Бернар. Лекции по экспериментальной патологии, стр. 13.

242 Там же, стр. 340.

Одним из руководящих принципов натурфилософского направления в физиологии была идея о постоянной борьбе в организме двух противоположных начал: позитивного и негативного. Определению этих начал посвящались статьи и трактаты. Для иллюстрации укажем на книгу А. Винкельмана «Введение в динамическую физиологию» (1802), в которой автор доказывал, что позитивным является жизнь, негативным – смерть, позитивна нервная система, негативна – кровеносная, позитивны азот и водород, негативен кислород. Борьба полярных начал является необходимым условием жизни, а перевес одного из них – причина болезней. От запутанного клубка натурфилософских концепций в физиологии отказались в 20-30-х годах, когда экспериментальные исследования указали истинный путь к познанию жизненных явлений.

Огромную роль в развитии физиологии в Германии сыграл Иоганнес Мюллер. Как и многие другие ученые того времени, Мюллер был биологом-энциклопедистом. В числе почти 270 его научных работ имеются исследования по физиологии, анатомии человека, сравнительной анатомии, гистологии, эмбриологии, общей патологии, патологической анатомии и даже палеонтологии. Им были открыты лимфатические сердца у амфибий, жабры у головоногих, проведено исследование нервной системы у беспозвоночных, голосового аппарата человека, изучено внутриутробное дыхание плода.



Иоганнес Мюллер. 1801–1858.

Сравнительно-анатомические исследования Мюллера убедили его в том, что «сравнительный метод – главное орудие биологии». Этот метод был применен им для изучения ряда проблем физиологии, и потому Мюллера можно считать основоположником сравнительной физиологии. Ему принадлежат важные исследования по рефлекторной функции спинного мозга, по физиологии органов чувств. В книге «К сравнительной физиологии чувства зрения» (1826) он сформулировал так называемый «закон

специфической энергии органов чувств». Согласно этому закону, самые разнообразные раздражения вызывают всегда только то ощущение, которое свойственно раздражаемому органу, и наоборот, одно и то же раздражение, будучи приложенным к разным органам чувств, вызывает совершенно различные ощущения, сообразно со свойствами органа чувств, на который оно действует. На этом основании Мюллер утверждал, что характер реакции, в сущности, зависит не от раздражителя, а от нервного аппарата, воспринимающего внешние раздражения. Отсюда Мюллер сделал ошибочный вывод, что мы не в праве считать наши ощущения образами внешнего мира. «Свет, темнота, цвет, тон, теплота, холод, различные запахи и вкусы, – писал Мюллер, – словом, все, что дают нам пять чувств в виде общих впечатлений, это не истины внешних вещей, а качества наших чувств... Сущности внешних вещей и того, что мы называем внешним миром, мы не знаем; мы знаем только сущности наших чувств»²⁴³. Это неправильное истолкование Мюллером физиологических наблюдений Л. Фейербаха в 1866 г. назвал «физиологическим идеализмом»²⁴⁴.

В 1833–1834 гг. Мюллер издал двухтомное «Руководство физиологии человека». Оно содержало сводку имевшихся в то время сведений по физиологии животных и человека и результаты многочисленных собственных наблюдений и экспериментов, а также попытку объяснения общих проблем биологии и физиологии. Мюллер трактовал их с идеалистических позиций. Он признавал наличие жизненной силы, целесообразно действующей в организме и управляющей происходящими в нем процессами. Он признавал также наличие «психической силы» (*Seelekräft*), управляющей деятельностью мозга, без которой невозможны, по его мнению, никакие ощущения, представления, а также мышление²⁴⁵.

Несмотря на свои идеалистические взгляды, и даже вопреки им, Мюллер утверждал, что «область физиолога не абстрактное мышление о природе. Физиолог испытывает природу, чтобы затем судить о ней». Очевидно, что благодаря именно такому подходу к научным исследованиям Мюллер смог обогатить науку большим числом открытых им фактов.

И. Мюллер вошел в историю науки не только как выдающийся исследователь, но и как основатель замечательной научной школы, к которой принадлежали создатели клеточного учения М. Шлейден и Т. Шванн, основоположник электрофизиологии Э. дю Буа-Реймон, великий физик и физиолог Г. Гельмгольц, создатель теории клеточной патологии и основоположник современной патологической анатомии Р. Вирхов, гистофизиологи Я. Генле и Р. Ремак, выдающийся биолог-эволюционист и талантливый пропагандист естественнонаучного материализма Э. Геккель, физиологи Э. Брюкке, Ф. Биддер и др.

Современником Мюллера был чешский ученый Я. Пуркине, руководивший кафедрой в Бреславле, а затем в Праге. Он занимался преимущественно изучением проблем физиологии и микроскопической анатомии. Он утверждал, что «физиолог должен быть в состоянии

243 *J. Müller. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes des Menschen und der Thiere... Leipzig, 1826, S. 50.*

244 Уже через два года после выхода в свет книги И. Мюллера его философские взгляды были подвергнуты критике русским естествоиспытателем А.А. Иовским, опубликовавшим в «Вестнике естественных наук и медицины» (1828, № 8) статью под названием «О началах натуральной философии, примененных к зрению и обманам зрения, г. проф. Мюллера». Здесь Иовский квалифицирует воззрения Мюллера как «философскую созерцательность, которая не доверяет ежедневному свидетельству чувств» (См.: «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Соцэкгиз, 1959, стр. 329–331).

245 В рецензии на эту книгу вскоре после ее выхода Пуркине, касаясь ее идейно-философской направленности, писал: «Мы не хотим, чтобы наша точка зрения оценивалась как идеалистическая. Мы считаем более действительной реальность вещей вне нас. А нашей первостепенной задачей является исследовать неотделимость материального от психического вплоть до самых высших функций. Поэтому мы принуждены принимать во внимание материальное существование мозга и органов; чувств, так как мы исследуем здесь не какую-нибудь метафизическую систему мышления, а область опыта новой физиологии» (цит. по журн.: Чехословацкая физиология, 1952, т. 1, № 3, 248).

работать по физике, химии и морфологии, если хочет получить положительные результаты в своей науке»²⁴⁶. Ряд исследований Пуркине посвящен физиологии глаза. Им были изучены отражения света от роговой оболочки глаза и от передней и задней поверхностей хрусталика (образы Пуркине-Сансона), позволившие в дальнейшем изучить механизм аккомодации к видению разноудаленных предметов, и были разработаны принципы офтальмологической методики кератометрии (измерения кривизны роговой оболочки). Пуркине совместно со своим сотрудником Валентином, увидел под микроскопом мерцательное движение ресничек. Пуркине принадлежат несколько гистологических открытий: он обнаружил в желудочках сердца особо дифференцированные волокна (волокна Пуркине), оказавшиеся, как это было выяснено позднее, латентными водителями ритма; описал своеобразной формы нервные клетки в мозжечке (клетки Пуркине).

Современник Мюллера Эрнст Вебер (совместно со своим братом Эдуардом) открыл тормозящее влияние блуждающего нерва на сердце и показал этим самым, что нервы могут не только возбуждать, но и тормозить деятельность органов. Эрнстом Вебером установлена зависимость между силой раздражения и ощущением. Эта зависимость получила название закона Вебера.

Из учеников Мюллера особенно значительный вклад в физиологию внесли Эмиль дю Буа-Реймон и Герман Гельмгольц. Оба они были представителями физического направления в физиологии и основоположниками новых областей науки: Гельмгольц – биофизики, дю Буа-Реймон – электрофизиологии.

Гельмгольцу принадлежала упомянутая выше классическая работа «О сохранении силы», а также ряд замечательных исследований по физиологии нервов, мышц и органов чувств. С помощью сконструированной им специальной аппаратуры Гельмгольц определил скорость распространения возбуждения по нерву. Оказалось, что в нерве лягушки она составляет всего около 30 м/сек. Этим было опровергнуто пользовавшееся признанием мнение Мюллера и некоторых других физиологов о неизмеримо большой скорости проведения возбуждения в нерве. Гельмгольц измерил теплообразование в мышце при ее сокращении и тем самым положил начало изучению энергетики мышечной работы. Своими исследованиями по физиологии зрения и слуха Гельмгольц заложил основы физиологической оптики и физиологической акустики. Им был изобретен ряд остроумных приборов, в частности офтальмоскоп, который нашел широкое применение в клинической офтальмологии.

246 Цит. по кн.: *Н.О. Ковалевский. Памяти Пуркине. Речь, произнесенная 9 сентября 1890 г. Казань, 1890, стр. 6.*



Эмиль дю Буа-Реймон. 1818–1896.

Деятельность дю Буа-Реймона была посвящена изучению электрических явлений в животном организме и выяснению действия электрического тока на организм. Исследования дю Буа-Реймона были начаты в 1840 г. по инициативе И. Мюллера, который предложил своему ученику повторить и проверить наблюдения К. Маттеуччи, опубликовавшего в том же году книгу об электрических явлениях у животных. Используя незадолго до того разработанный и им усовершенствованный гальванометр (мультипликатор) и применив им изобретенные неполяризующиеся электроды, дю Буа-Реймон доказал наличие в нерве и мышце тока покоя и отрицательного его колебания (впоследствии оно получило название тока действия). Для объяснения происхождения этих явлений дю Буа-Реймон предложил электромолекулярную теорию, согласно которой нерв и мышца организованы из подвижных дипольных молекул.

Наряду с изучением электрических явлений в нервах и мышцах дю Буа-Реймон исследовал действие электрического тока как раздражителя нервов и мышц. Совокупность экспериментальных электрофизиологических исследований дю Буа-Реймона была обобщена им в трех больших книгах «Исследования животного электричества».

Широкую известность приобрела популярная лекция дю Буа-Реймона «О границах познания природы» (1872). В ней был выдвинут тезис о том, что все явления природы делятся на непознанные (*Ignoramus*), но в принципе познаваемые, и непознаваемые (*Ignorabimus*), которые никогда не могут быть познаны. Здесь дю Буа-Реймон, выступавший до того как сторонник материалистического мировоззрения, стал на позиции агностицизма. Несомненно, что агностицизм дю Буа-Реймона явился результатом влияния на него философии Канта, приверженцами которой в той или иной мере было большинство немецких физиологов.

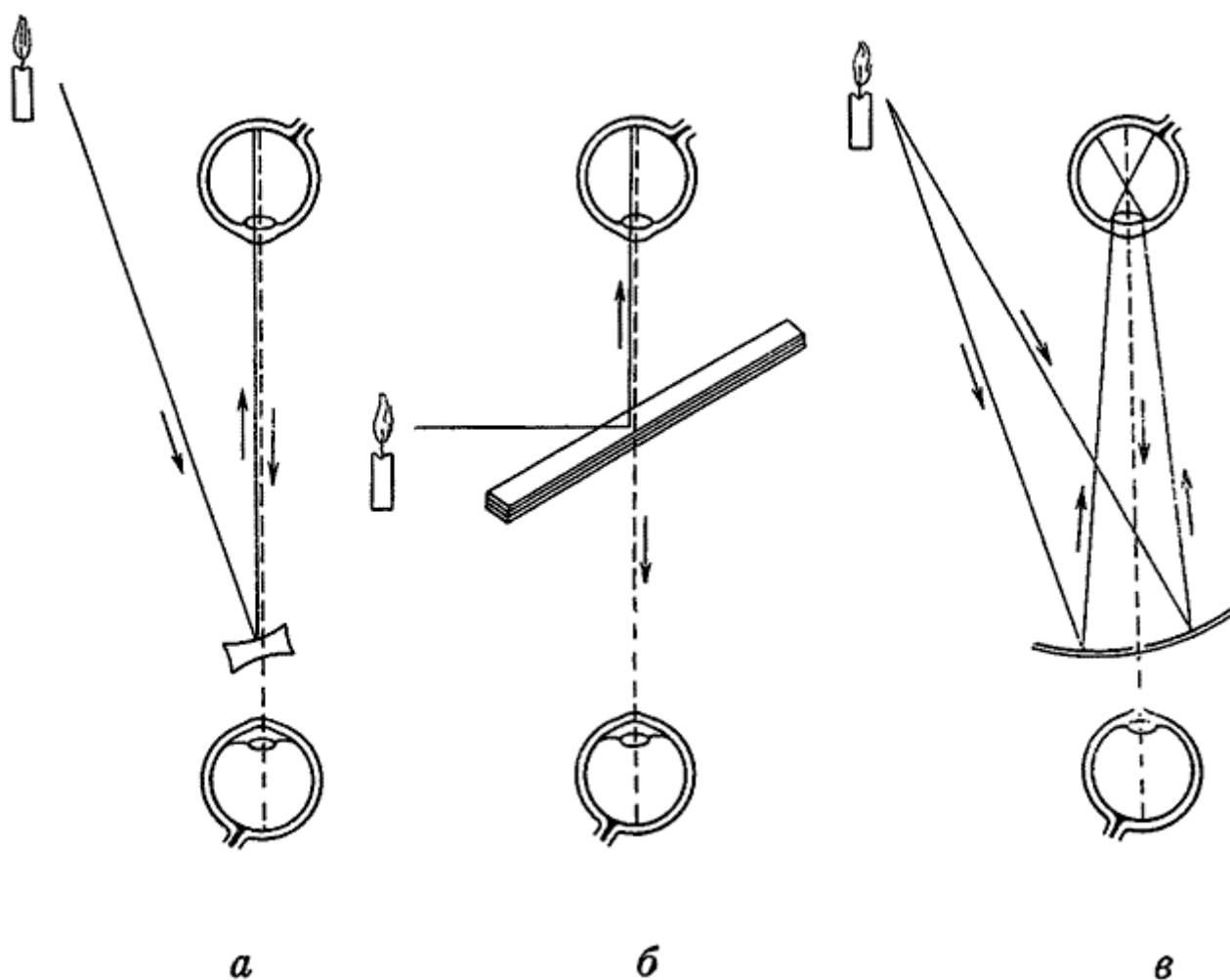


Схема наблюдения глазного дна по Я. Пуркине, 1823 (а), Гельмгольцу, 1851 (б) и Рюету, 1852 (в) (по книге «Я.Э. Пуркине», Прага, 1962).

Учениками дю Буа-Реймона было несколько выдающихся исследователей – Л. Германн, Э. Пфлюгер, Р. Гейденгайн, Г. Мунк, Г. Боруттау, Ю. Бернштейн, Ж. Гейманс.

Исследования Л. Германна были посвящены вначале проблемам физиологии нервов и мышц, а затем физиологии органов чувств. В одной из первых своих работ (1867) Германн доказал, что освобождение энергии в мышце и ее сокращение возможны и в отсутствие кислорода, т. е. в анаэробных условиях. Электрофизиологические исследования привели Германна к представлениям, отличным от взглядов его учителя. Германн считал, что между разными участками нерва или мышцы при отсутствии каких-либо повреждений и раздражений нет разности электрических потенциалов. «Токи покоя» дю Буа-Реймона, по мнению Германна, являются в действительности токами повреждения, так как их можно обнаружить лишь в том случае, когда один из отводящих электродов приложен к поврежденному участку возбудимой ткани (к поперечному разрезу ее). От токов повреждения Германн отличал токи действия, возникающие при возбуждении нерва или мышцы. Начатая Германном дискуссия о токах или потенциалах, регистрируемых при состоянии покоя возбудимой ткани, велась на протяжении многих десятилетий. В настоящее время большинство исследователей признает, что имеется разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями клеточной мембраны и при отсутствии раздражения или повреждения.

Под редакцией Л. Германна издано в 1879–1883 гг. шеститомное «Руководство физиологии» (переведено на русский язык), в котором дана сводка физиологических знаний

того времени. В составлении руководства приняли участие многие выдающиеся немецкие физиологи.

Ю. Бернштейн разрабатывал проблемы нервно-мышечной физиологии. Он – автор нескольких приборов (дифференциальный реотом и др.) и ряда важных исследований. Бернштейн показал, что волна сокращения и ток действия в скелетной мышце распространяются с одинаковой скоростью. В нервных волокнах скорость распространения тока действия такова же, как обнаруженная Гельмгольцем скорость распространения возбуждения. В 1902 г. Бернштейн предложил мембранную теорию происхождения биоэлектрических потенциалов в возбудимых тканях, которая оказала значительное влияние на развитие электрофизиологических представлений в XX столетий.

Э. Пфлюгер в 1855 г. в своей диссертации описал тормозящее влияние раздражения симпатического чревного нерва на движения тонких кишок; это был второй случай, когда было найдено, что нервы могут тормозить деятельность внутренних органов. Через три года Пфлюгер опубликовал монографию «Исследования по физиологии электротона», в которой описал законы действия постоянного тока на нерв («Пфлюгеровские законы»). Было установлено, что в области катода возбудимость повышается, а в области анода понижается. Далее было выяснено, что при замыкании постоянного тока возбуждение возникает на катоде, а при размыкании – на аноде и что эффект раздражения двигательного нерва скелетной мышцы зависит от направления – восходящего или нисходящего – постоянного тока.

Принципиальное значение имели опыты Пфлюгера, доказавшие, что окислительные процессы в организме происходят не в крови, как думали в то время многие физиологи, а непосредственно в клетках. Этот факт был доказан опытами на «солевых лягушках», у которых выпускали кровь из сосудов и наполняли их солевым раствором; интенсивность окислительных процессов у таких животных мало изменялась.

В труде «О физиологическом горении в живом организме» (1877) Пфлюгер показал далее, что количество поглощаемого в легких кислорода находится в зависимости от интенсивности окислительных процессов в тканях. Это положение было диаметрально противоположно оказавшимся неправильными представлениям Людвиг и Фонта, доказывавшим, что интенсивность окислительных процессов определяется содержанием кислорода во вдыхаемом воздухе, объемом поступающего в легкие воздуха, содержанием кислорода в крови и т. п. Пфлюгер показал также влияние силы тяжести на деление яйцевой клетки и развитие зародыша. Эта работа явилась одним из первых исследований в области экспериментальной эмбриологии.



Карл Людвиг. 1816–1895.

В развитии физиологии в XIX в. в Германии и других европейских странах исключительно велики заслуги К. Людвига, создавшего крупнейшую физиологическую школу, в которой получили научную подготовку физиологи разных стран. Людвиг, так же как дю Буа-Реймон и Гельмгольц, был сторонником физико-химического направления в физиологии. Он считал, что физиология является прикладной физикой и химией, и выступал против идей витализма.

Большой заслугой Людвига является разработка графических методов регистрации функций и широкое использование методики вивисекционного экспериментирования для изучения функций внутренних органов. В лаборатории Людвига было получено большое число новых фактов, разработаны новые инструментальные методы и созданы теории, объясняющие отдельные физиологические процессы. Людвиг развил физическую теорию мочеобразования, согласно которой оно происходит по законам фильтрации и диффузии. Этими же процессами, по мнению Людвига, должно быть объяснено образование лимфы (физическая теория лимфообразования). Вместе с тем Людвиг нашел, что секреция слюны не может быть объяснена процессами фильтрации, так как при раздражении секреторного нерва слюнной подчелюстной железы давление в ее протоке может превышать величину давления крови в артерии, питающей секретирующую железу. Людвигом и его учениками были изучены явления гемодинамики, открыты секреторные нервы слюнных желез и нервы, ускоряющие деятельность сердца; совместно с И.Ф. Ционом был открыт идущий от аорты нерв – депрессор кровяного давления.

По выражению И.М. Сеченова, К. Людвиг был «интернациональным учителем». Его учениками были выдающиеся физиологи Германии – А. Фик, В. Кюне, И. Крис, М. Рубнер, О. Франк; Италии – Л. Лючиани, А. Моссо; Финляндии – Р. Тигершtedт; Дании – Х. Бор; Швеции – О. Гаммарстен; Англии – У. Гаскелл, В. Горслей; США – Г. Боудич. В лаборатории

Людвига работали многие русские физиологи и патологи: И.М. Сеченов, И.П. Павлов, Ф.В. Овсянников, Н.О. Ковалевский, И.Ф. Цион, И.М. Догель, В.Я. Данилевский, В.В. Пашутин, А. Шмидт и др. Многие ученики К. Людвига создали собственные оригинальные физиологические школы.

Выдающийся немецкий физиолог и гистолог Р. Гейденгайн рассматривал некоторые проблемы, изучавшиеся Людвигом, с иных теоретических позиций. Гейденгайн считал, что образование мочи и лимфы, а также процессы всасывания в пищеварительном тракте не могут быть объяснены исключительно фильтрацией, диффузией и осмосом и что указанные физиологические процессы происходят при участии активной деятельности клеток. Гейденгайн обнаружил влияние на секреторную деятельность слюнных желез симпатических нервов, которые он считал трофическими. Им было высказано предположение, впоследствии доказанное, что обкладочные клетки желудочных желез образуют соляную кислоту, а главные клетки – пепсин. Эти исследования Гейденгайна дают основание считать его одним из первых представителей физиологии клетки. Гейденгайном была предложена операция изолирования маленького желудочка для исследования секреции желудка в хронических опытах на собаках.

В лаборатории Р. Гейденгайна в молодые годы работали И.П. Павлов, клиницист А.А. Остроумов и некоторые другие русские ученые.

Наряду с перечисленными классиками физиологии в Германии в XIX столетии работали и другие исследователи, обогатившие физиологию большим числом новых фактов и теоретических концепций. Так, весьма важные для теории и практики данные были получены в исследованиях обмена веществ и питания К. Фойтом, М. Рубнером и М. Петтенкофером.

Развитие физиологии в России.

Вопросы экспериментальной физиологии и медицины в начале XIX в. в России разрабатывались на медицинском факультете Московского университета. Профессора-медики Е.О. Мухин, И.Е. Дядьковский, А.М. Филомафитский, И.Т. Глебов, В.А. Басов были пионерами внедрения эксперимента в медицинские исследования.

Оригинальные теоретические взгляды Мухина на целостность организма, обусловленную нервной системой. Мысли, высказанные Е.О. Мухиным в труде «О раздражителях, действующих на живое тело человека» (1804), явились исторически первым выражением идеи нервизма и основных положений рефлекторной теории в русской научной литературе.

И.Е. Дядьковский был врачом с широким биологическим кругозором, убежденным материалистом, боровшимся с витализмом. Его биологические и философские взгляды отражены в трактате «Об образе действия лекарств на человеческое тело» (1816). В лекциях («Курс общей патологии», 1828; «Симптоматология», 1830; «Лекции частнотерапевтические», 1845) он ставил вопрос о необходимости для врачей изучения морфологии и физиологии нервной системы. Подчеркивая важность кровеносной системы в объединении всех органов и частей организма, Дядьковский, однако, решающую роль в регуляции функций отводил нервной системе. Он писал о том, что вся психическая деятельность, включая мышление, зависит от способности головного мозга воспринимать внешние воздействия.

А.М. Филомафитский, в отличие от своего современника, сторонника умозрительного, натурфилософского направления в физиологии, шеллингианца Д.М. Велланского, был убежденным приверженцем экспериментальной физиологии. Он ввел в лекциях по физиологии в Московском университете демонстрации опытов на животных – лягушках, голубях и собаках. Перу Филомафитского принадлежал первый оригинальный учебник физиологии на русском языке: «Физиология, изданная для руководства своих слушателей»

(1836). Результаты собственных экспериментальных исследований Филомафитского отражены в его трудах: «Трактат о переливании крови (как единственном средстве во многих случаях спасти жизнь)» (1848) и «Физиологический взгляд на употребление эфиров, хлороформа и бензина, как притупляющих нервную деятельность» (1849). Последнюю работу Филомафитский выполнил при содействии Н.И. Пирогова.

Современник Филомафитского профессор хирургии Московского университета В.А. Басов в 1842 г., т.е. за год до Н. Блондло, осуществил операцию создания у собаки желудочного свища – «искусственного пути в желудок» – для исследования секреции желудочного сока.

Много сделал для пропаганды экспериментальной физиологии в России И.Т. Глебов, получивший подготовку по физиологии у Ф. Мажанди, К. Бернара и И. Мюллера. Еще в студенческие годы он перевел на русский язык руководство по физиологии Мажанди. Значительный интерес представляет работа Глебова «Физиология аппетита и голода» (1856).

Говоря о достижениях физиологии в России в середине XIX столетия, следует указать на работу киевского анатома и физиолога А.П. Вальтера, который в 1842 г. (за 11 лет до соответствующих исследований Бернара) обнаружил влияние симпатических нервов на ширину просвета сосудов.

Весьма успешное развитие физиологии в России началось с 60-х годов прошлого столетия. Это было время, которое К.А. Тимирязев характеризовал как «весну русского естествознания». В эти годы началась деятельность ряда выдающихся русских ученых, в том числе И.М. Сеченова, явившегося, по выражению И.П. Павлова, «отцом русской физиологии». Такую характеристику Сеченов заслужил тем, что он первый из русских физиологов обогатил науку фактами и концепциями фундаментального значения, получившими признание в мировой научной литературе, и создал первую в России научную школу в области физиологии.



Иван Михайлович Сеченов. 1829–1905.

И.М. Сеченов был убежденным материалистом. На его философские взгляды, как и на формирование мировоззрения большинства других русских физиологов, оказала решающее влияние деятельность властителей дум лучшей части русского общества того времени – философов-материалистов, революционных демократов и просветителей А.И. Герцена, Н.А. Добролюбова, Д.И. Писарева и Н.Г. Чернышевского. И.М. Сеченов утверждал, что «мир действительно существует помимо человека и живет самобытной жизнью», что «познание его человеком помимо органов чувств невозможно, потому что продукты деятельности органов чувств суть источники всей психической жизни»²⁴⁷.

С момента защиты диссертации («Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения», 1860) на протяжении 45 лет продолжалась плодотворная научная деятельность И.М. Сеченова. Им опубликовано более 100 экспериментальных и теоретических трудов, в том числе несколько книг. Научные интересы Сеченова были сосредоточены в основном вокруг трех проблем: общей физиологии нервной системы, физиологических основ психической деятельности и транспорта газов кровью.

Отправным пунктом исследований Сеченова в области физиологии нервной системы и психофизиологии послужили сделанные им открытия процесса центрального торможения и явлений суммации возбуждений в нервных центрах. Открытие торможения в центральной нервной системе произведено Сеченовым в 1862 г., и его статья «О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлекс спинного мозга» явилась началом новой главы физиологии, интенсивно разрабатываемой вплоть до нашего времени.

В 1863 г. Сеченов опубликовал свой классический труд «Рефлексы головного мозга». Основная идея этого труда точно отражена в первоначальном, измененном по требованию цензуры, его названии: «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы». Сеченов утверждал, что «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы». В «Рефлексах головного мозга», в полемических статьях «Замечания на книгу г. Кавелина „Задачи психологии“» (1872) и «Кому и как разрабатывать психологию» (1873) и в психофизиологическом трактате «Элементы мысли» (1878, 1903) Сеченов доказывал, что наступило время, когда голос физиолога может быть бесполезен в разработке вопросов, касающихся психической жизни человека. Он находил, что физиология располагает данными, устанавливающими родство психических явлений с нервными процессами. При этом Сеченов последовательно и настойчиво развивал эволюционный, основанный на теории Дарвина, подход к изучению психической деятельности. В книге «Элементы мысли» Сеченов писал, что благодаря учению Дарвина «огромное большинство натуралистов поставлено в логическую необходимость признать в принципе и эволюцию психических деятельностей»²⁴⁸.

Исследования транспорта газов в крови Сеченов начал еще в первые годы своей научной деятельности и продолжал их более 25 лет. Им были разработаны абсорбциометрические методы определения количества газов в крови и определены количества газов, поглощаемых кровью и солевыми растворами. В этих работах нашел отражение интерес Сеченова к раскрытию физико-химических основ физиологических процессов. В последние годы жизни Сеченов провел исследования газообмена человека, которые продолжал затем его ученик М.Н. Катерников, и занимался изучением рабочих движений и утомления И.М. Сеченова, поэтому с полным правом можно считать одним из основоположников физиологии труда.

Профессорская деятельность И.М. Сеченова протекала в Медико-хирургической (позднее переименованной в Военно-медицинскую) академии в Петербурге, а затем в

247 И.М. Сеченов. Психологические этюды. СПб., 1873, стр. 204.

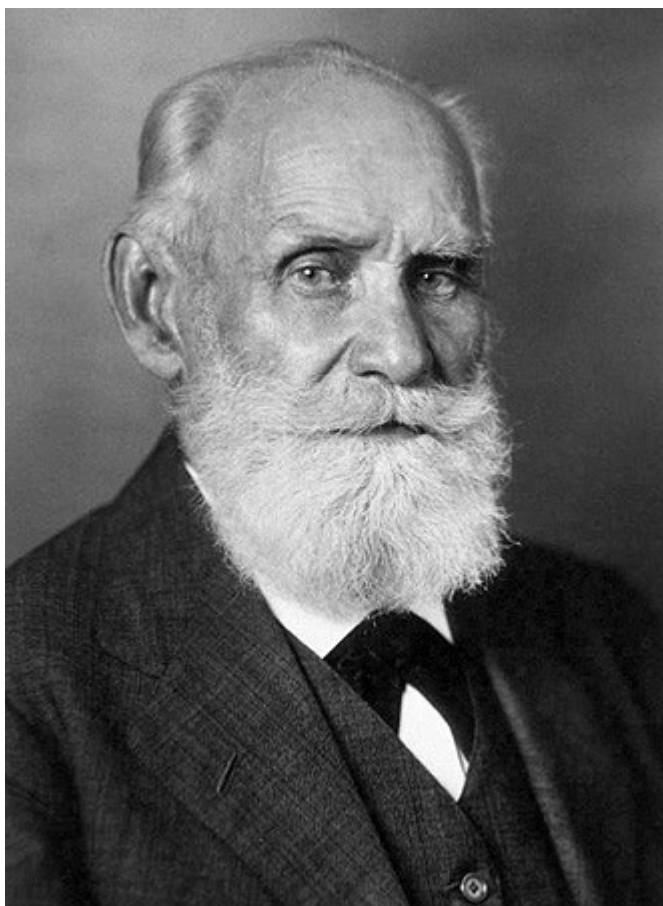
248 И.М. Сеченов. Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1952, стр. 284.

Одесском, Петербургском и Московском университетах, и во всех этих учреждениях он стремился подготовить молодых ученых, создать научную школу. Из числа учеников Сеченова следует назвать известных физиологов И.Р. Тарханова, Н.Е. Введенского, Б.Ф. Веригу, М.Н. Шатерникова, А.Ф. Самойлова, видного патолога В.В. Пашутина, выдающегося фармаколога Н.П. Кравкова, биохимика С.С. Салазкина, гигиениста Г.В. Хлопина.

В конце 60-х – начале 70-х годов развернулась деятельность и некоторых других физиологов России, выполнивших важные исследования. Так, гистолог и физиолог А.И. Бабухин в экспериментах над электрическим органом нильского сома показал наличие двухстороннего проведения возбуждения в нервных волокнах и исследовал влияние блуждающего нерва на сердце. Ф.В. Овсянников – также гистолог и физиолог – открыл сосудодвигательный центр в продолговатом мозгу. И.Ф. Цион, работавший в лаборатории К. Людвига, а затем занимавший кафедры физиологии в Военно-медицинской академии и в Петербургском университете, открыл нервы – ускорители сердечной деятельности и обнаружил, что раздражение отходящего от аорты нерва-депрессора снижает давление крови в сосудах (значение этого нерва в саморегуляции системного кровообращения было понято много позднее). Ционом был написан учебник («Курс физиологии», 1873), дающий краткую и хорошо продуманную сводку физиологических знаний того времени.

В 60-х годах начала складываться физиологическая школа в Казанском университете, где тогда работали Ф.В. Овсянников и Н.О. Ковалевский. Под руководством последнего были выполнены работы Л.Н. Симонова, доказавшего опытами на млекопитающих наличие тормозящих нервных центров, и Е.В. Адамюка о внутриглазном давлении. В Казанском университете в дальнейшем протекала деятельность выдающегося физиолога Н.А. Миславского, описавшего в 1885 г. локализацию дыхательного центра и выполнившего совместно с В.М. Бехтеревым серию исследований о влиянии коры полушарий головного мозга на деятельность внутренних органов.

В середине 70-х годов началась блистательная, продолжавшаяся свыше 60 лет научная деятельность И.П. Павлова. Научное творчество этого великого физиолога посвящено изучению функций кровообращения и пищеварения и высшей нервной деятельности. Работы в области физиологии кровообращения и пищеварения были проведены Павловым преимущественно в прошлом столетии. Создание же физиологии высшей нервной деятельности явилось достижением науки XX столетия.



Иван Петрович Павлов. 1849–1936.

Из работ Павлова по физиологии сердечно-сосудистой системы следует особо отметить его диссертацию «Центробежные нервы сердца» (1883), в которой описано открытие нерва, усиливающего сердечные сокращения. Мировую славу принесли Павлову его исследования физиологии пищеварения, за которые он – первый из физиологов получил Нобелевскую премию в 1904 г. Не будет преувеличением сказать, что эта глава физиологии в значительной мере создана Павловым. Им разработан ряд хирургических методов, позволяющих в хронических опытах, не нарушая нормального хода жизненных процессов, исследовать работу пищеварительных желез; установлено, влияние на них различных пищевых веществ; изучен нервный механизм их деятельности; заложены основы патологии и экспериментальной терапии органов пищеварения. Широкий масштаб исследований Павлова был возможен вследствие того, что уже в первые десятилетия своей деятельности он приступил к созданию научной школы, привлекая к работе в своей лаборатории молодых исследователей. Так оформилась павловская школа, насчитывавшая к концу жизни ее создателя до 300 человек, работавших с ним в разное время. Многие из учеников Павлова стали крупными учеными, создавшими в дальнейшем свои научные школы и направления.

В середине 70-х годов приступил к научной деятельности в Харьковском университете В.Я. Данилевский. В эти годы им было установлено влияние полосатого тела и лобных долей больших полушарий мозга на дыхание и работу сердца (1874, 1876). Данилевский один из первых в 1876 г. обнаружил электрические явления в головном мозгу. Спустя 15 лет он писал: «Изучение электрических явлений в головном мозгу дает возможность исследовать те объективные материальные процессы, которые представляют собой субстрат для субъективных психических явлений»²⁴⁹.

²⁴⁹ В.Я. Данилевский. Электрические явления в головном мозгу. – В кн.: В.Я. Данилевский, И.М. Сеченов, В.Ф. Вериге. Первые отечественные исследования по электроэнцефалографии, М., Медгиз, 1949, стр. 88.

В 80-х годах началась научная деятельность Н.Е. Введенского и Б.Ф. Вериги. Оба они – ученики И.М. Сеченова и оба вели свои исследования преимущественно в области нервно-мышечной физиологии. Н.Е. Введенский в 1882–1884 гг. проделал большую серию исследований с использованием телефона как электрорегистрирующего прибора для изучения электрических явлений в мышцах и нервах. Выслушивание биотоков с помощью телефона позволяло по высоте тона судить о частоте электрических колебаний и, следовательно, о частоте возбуждений. В 1886 г. Введенский опубликовал классический труд «О соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе». В этом труде была развита теория тетануса, согласно которой большая амплитуда тетанического сокращения по сравнению с одиночным обусловлена суммированием остаточных явлений возбуждения. Здесь Введенский описал феномены оптимума и пессимума, а также явление одиночного тетанизованного сокращения. Феномен пессимума – расслабление мышцы при слишком частом раздражении – вошел в мировую литературу под названием «торможения Введенского». В дальнейшем уже в начале XX столетия этим замечательным исследователем было создано учение о парабии, имеющее большое принципиальное значение.

Б.Ф. Вериги открыл явление катодической депрессии, т. е. угнетение возбудимости в области катода при длительном действии постоянного тока на нерв. В своей диссертации «К вопросу о действии на нерв гальванического тока, прерывистого и непрерывного (попытка объяснения физиологических явлений электротона)» (1888) он развил оригинальное, отличное от представлений Пфлюгера понимание электротона. Взгляды Вериги получили подтверждение и признание в работах недавнего времени.

Труды И.М. Сеченова, И.П. Павлова и всех других упомянутых нами русских физиологов второй половины XIX столетия выдвинули физиологию России на одно из первых мест в мировой науке.

Развитие физиологии в Италии, Англии и других странах.

В Италии, где в конце XVIII столетия Л. Гальвани произвел свое великое открытие явлений животного электричества, в 30-х годах XIX в. К. Маттеуччи продолжил их исследование и осуществил эксперимент, получивший название «опыта с вторичным сокращением». Этот классический опыт состоит в том, что потенциалы действия, возникающие в мышце при ее сокращении, вызывают возбуждение наложенного на нее нерва другого нервно-мышечного препарата и сокращение его мышцы.

В конце столетия в Италии активно работали физиологи Л. Лючиани и А. Моссо. Лючиани занимался изучением физиологии сердца и привел доказательства автоматической активности дыхательного центра. Ему принадлежали получившие широкую известность исследования по физиологии мозжечка (была описана триада симптомов, наблюдаемых при его удалении, которая получила название «триады Лючиани»). Моссо изобрел несколько физиологических приборов, изучал проблему утомления, обнаружил влияние умственного утомления на работоспособность мышц и исследовал физиологические изменения в организме при пребывании в высокогорной местности. Моссо опубликовал книги «Страх» и «Усталость», которые были переведены на несколько языков, в том числе и на русский.



Чарлз Белл. 1774–1842.

В Англии – стране, в которой в XVII столетии было открыто кровообращение и тем самым положено начало физиологии как науки, где тогда же были выполнены исследования Р. Гука и Дж. Майова о дыхании животных, – уровень развития физиологии в середине XIX в. заметно отставал по сравнению с ее уровнем во Франции и Германии. В истории физиологии оставили след лишь Ч. Белл, указавший в 1811 г. на функциональные различия передних и задних корешков спинного мозга, М. Холл, изучавший рефлекторную функцию, и Т. Юнг – врач, физик и египтолог, предложивший теорию цветного зрения, развитую затем Г. Гельмгольцем. Создание физиологической школы в Англии было делом жизни М. Фостера, начавшего свою деятельность в 70-х годах и явившегося вдохновителем систематических физиологических исследований. Он организовал кафедры физиологии в университетах Кембриджа и Лондона, получившие затем мировую известность. Ученик Фостера и Людвига, У. Гаскелл выполнил не потерявшие своего значения до нашего времени исследования по физиологии сердца, описал феномен атриовентрикулярной блокады, изучил автоматию разных отделов сердца, обосновал миогенную теорию ее происхождения и получил новые данные об иннервации сердца.



Уолтер Гаскел. 1847–1914.

Учеником Фостера был также Дж. Ленгли, заложивший основы современных представлений по физиологии вегетативной (автономной, по его терминологии) нервной системы. Из английских физиологов второй половины столетия следует упомянуть А. Уоллера, впервые зарегистрировавшего с помощью капиллярного электрометра электрокардиограмму человека, и Э. Шефера, обнаружившего повышение кровяного давления при введении животному экстракта из надпочечников. В конце столетия начали свои исследования выдающиеся английские физиологи Ч. Шеррингтон, У. Бейлисс, Э. Старлинг, чьи научные достижения относятся в основном к XX столетию.

Среди сочинений на физиологические темы, появившихся в начале XIX в., следует упомянуть двухтомный труд польского ученого Е. Снядецкого «Теория органических существ». Он вышел в 1804–1811 гг. на польском языке, а затем был переведен на немецкий и французский языки. Основой жизни Снядецкий считал обмен веществ. Используя химические знания своего времени и будучи врачом-физиологом, Е. Снядецкий создал учение, согласно которому все жизненные процессы, в том числе и психическая жизнь, осуществляются на основе обмена материи между средой и организмом и в пределах самого организма. Снядецкий считал, что в организме происходит борьба двух противоположных процессов – собственно жизненных процессов – постоянного обновления организма за счет поступления в него питательных веществ – с дезорганизующими жизнь химическими силами. В противоположность витализму Снядецкий трактовал жизнь как естественный процесс.

Развитие физиологии в США в большой мере обязано Г. Боудичу. Этим ученым была создана научная школа, из которой вышли В. Кеннон, У. Хоуэлл, Х. Кушинг. Боудичем в 70-х годах в опытах на сердце был открыт феномен «лестницы», природа которого привлекает внимание физиологов до наших дней, и сформулирован закон «все или ничего».

Во второй половине XIX в. ценные физиологические исследования были проведены и в других странах: в Дании (работы Х. Бора относительно транспорта газов кровью), в Швеции (работы Х. Ловена по иннервации сосудов), в Финляндии (исследования Р. Тигерштедта по физиологии кровообращения и обмену веществ), в Голландии (Ф. Дондерс, Т. Энгельман), в Бельгии (Л. Фредерик).

Достижение физиологии в XIX столетии

Рассматривая развитие физиологии в XIX в., следует указать на разработку двух принципиально важных проблем, привлечших в большей или меньшей степени внимание большинства физиологов. Это, во-первых, проблема целостности организма и механизмов, ее обеспечивающих и устанавливающих взаимодействие органов между собой, и, во-вторых, проблема связи организма со средой и роль внутренней среды организма.

Проблема целостности организма стала ареной борьбы нескольких различных направлений. Представители идеализма в биологии утверждали, что объединение функции отдельных клеток и единство и целостность организма обусловлены нематериальным фактором, управляющим организмом. Эта точка зрения, ведущая свое начало еще от Аристотеля, с предельной ясностью была выражена в середине XIX в. французским анатомом и физиологом А. Мильн-Эдвардсом: «В организме все, как кажется, рассчитано для получения определенного результата, и гармония частей не проистекает от взаимного их влияния, но от подчинения их влиянию одной общей силы, одного задуманного плана ж одной предшествовавшей идеи»²⁵⁰. Подобные же представления, по существу чуждые науке, развивал в конце прошлого столетия немецкий биолог-твиталист Г. Дриш.

Иную точку зрения отстаивали сторонники направления, разработанного немецким патологом Р. Вирховым – основоположником патологической анатомии. Он рассматривал организм как «сумму живых единиц», т. е. клеток, или как «клеточное государство». Последователи Вирхова – Э. Брюкке, М. Ферворн – считали, что каждая клетка многоклеточного организма есть самостоятельный «элементарный организм». Исходя из такового представления об организме, Вирхов и его последователи полагали, что функции организма представляют собой как бы арифметический итог функции клеток. Очень большому количеству новых и ценных фактов из области патологии, которые были получены Вирховым и его учениками, давалась принципиально неверная трактовка. Последователи Вирхова считали, что различные патологические изменения в тканях представляют собой проявления местного заболевания клеток данной ткани, При этом упускалось из виду то, что в действительности не существует чисто местных заболеваний, не оказывающих влияния на весь организм, не вызывающих в нем патологических изменений, и реакций, способствующих выздоровлению. Эти идеи Вирхова встретили критическое отношение выдающихся физиологов – К. Бернара и И.М. Сеченова.

Целлюлярную патологию Вирхова К. Бернар считал недостаточным основанием для построения научной медицины; он полагал, что для врача важнее всего экспериментальные исследования. И.М. Сеченов в тезисах своей докторской диссертации (1860) писал: «Клеточная патология в основе которой лежит физиологическая самостоятельность клетки как принцип, ложна. Учение это есть не более как крайняя ступень развития анатомического направления в патологии... При настоящем состоянии естественных наук, – продолжал Сеченов, на столетие предвосхищая дальнейшее развитие биологии, – единственный возможный принцип патологии есть молекулярный»²⁵¹.

250 А. Мильн-Эдвардс. Введение в общую зоологию или взгляд на стремления природы в строении животного царства. М., 1859, стр. 127.

251 И.М. Сеченов. Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения. СПб., 1860, стр. 1.

Для решения актуальных задач физиологии и медицины первостепенное значение имела общебиологическая проблема взаимоотношения организма и среды. Бернар к этой проблеме подходил с точки зрения важности изучения в первую очередь особенностей внутренней среды организма, «образованной кровью, внутренними органическими и паренхиматозными жидкостями». Впервые высказав в 1857 г. концепцию постоянства внутренней среды как необходимого условия свободной жизни животного, он неоднократно возвращался к этой мысли. Бернар считал, что без знания свойств внутренней среды невозможно воздействовать как на здоровый, так и на больной организм, ибо только в физико-химических условиях внутренней среды следует искать причину внешних явлений жизни.

Если Бернар считал необходимым в первую очередь сосредоточить внимание на значении внутренней среды организма, то Сеченов подчеркивал важность внешней среды. В одной из своих лекций 1861 г. он следующим образом сформулировал свое понимание соотношения организма и среды. «Организм без внешней среды, – говорил Сеченов своим слушателям, – поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Так как без последней существование организма невозможно, то споры о том, что в жизни важнее – среда ли или самое тело, – не имеют ни малейшего смысла»²⁵².

В подходах Бернара и Сеченова к проблеме взаимоотношения организма и среды нет противоречия, как это может показаться на первый взгляд. Рассматривая эту проблему с разных точек зрения, оба они вместе с тем подчеркивали единство организма и среды, тесную связь между внешней и внутренней средой организма. В курсе, прочитанном в 1870 г., Бернар говорил: «В постоянной жизни существо кажется свободным, независимым от внешних космических условий и жизненные проявления, по-видимому, подчиняются только внутренним условиям. Эта кажущаяся видимость, как мы показали, есть только иллюзия, а напротив, именно в механизме постоянной или свободной жизни и обнаруживаются самым характеристическим образом тесные отношения между этими двумя порядками условий... так как, по нашему мнению, жизнь есть результат столкновения между внешним миром и организмом»²⁵³.

При рассмотрении проблемы единства и целостности организма и взаимоотношения организма и внешней среды большинство физиологов XIX в. руководствовались идеей о ведущей и определяющей роли нервной системы в жизнедеятельности высших животных и человека. Такое понимание значения нервной системы развивал, в частности, К. Бернар. Он писал: «Нервная система обладает у всех животных значением, которое возрастает по мере поднятия их на высшую ступень; так что можно сказать, что у человека и у важнейших млекопитающих она является первым источником всех явлений жизни»²⁵⁴. «Все наши органы в своих жизненных проявлениях, нормальных или патологических, зависят от нервной системы»²⁵⁵. Четко сформулированные в приведенных цитатах идеи характерны для возникшего в XIX столетии направления физиологической мысли, названного горячим его сторонником И.П. Павловым *нервизмом*. Идеи нервизма основывались на огромном количестве фактов, собранных на протяжении всего XIX в. В этом столетии было экспериментально показано, как много теряет организм при нарушении и при полном или частичном удалении различных отделов центральной нервной системы (эксперименты П.

252 И.М. Сеченов. Две заключительные лекции о значении так называемых растительных актов в животной жизни (1861). – В кн.: И.М. Сеченов, И.П. Павлов, Н.Е. Введенский. Физиология нервной системы, вып. 1. М., Медгиз, 1952, стр. 140.

253 К. Бернар. Жизненные явления, общие животным и растениям. СПб., 1878, стр. 288.

254 К. Бернар. Лекции по экспериментальной патологии. М.-Л., 1937, стр. 139.

255 Там же, стр. 18.

Флуранса, Ф. Гольца, Г. Мунка и др.), и была подробно изучена нервная регуляция функций внутренних органов. Эти исследования представляли собой крупнейшее достижение физиологии прошлого века. Они оказали большое влияние и на развитие медицины и привели к тому, что многие выдающиеся клиницисты, в том числе С.П. Боткин и А.А. Остроумов, руководствовались принципом нервизма и на его основе объясняли этиологию и патогенез ряда заболеваний и патологических состояний.

Физиология центральной нервной системы.

Идея о рефлексе как основном принципе деятельности животного организма, высказанная Р. Декартом в XVII в., явилась основой творчества многих последующих поколений физиологов, занимавшихся изучением нервной системы. Заметный вклад в изучение рефлекторной концепции внесли в XVIII в. англичанин Р. Уитт (1751) и чех И. Прохаска, предложивший термин «рефлекс» (1784). Однако лишь в XIX в. благодаря широкому применению экспериментального метода исследований становится возможным глубокое изучение рефлекторной деятельности организмов. Первым в этом направлении было открытие Ч. Белла и Ф. Мажанди, показавших, что задние спинномозговые корешки являются чувствительными (по ним нервный импульс входит в спинной мозг), а передние – двигательными (по ним импульс достигает мышц, вызывая их сокращение)²⁵⁶. Тем самым Мажанди, а затем и Мюллер показали дугообразный путь движения импульсов при рефлексах.

В 1826 г. Ч. Белл в докладе в Лондонском Королевском обществе высказал представление о «нервном кольце» и мышечной чувствительности. Он говорил: «Между мозгом и мышцей имеется нервное кольцо: один нерв передает влияние мозга на мышцу; другой проводит ощущение от состояния мышцы к мозгу. Если круг прерван перерезкой двигательного нерва, то движение прекращается; если перерыв осуществлен разделением другого нерва, то угасает ощущение состояния мышцы и не происходит больше регулирование ее деятельности»²⁵⁷.

Значительный этап в изучении рефлекторной деятельности спинного мозга составили исследования М. Холла. В работе 1833 г., представленной в Королевское общество, Холл изложил результаты своих исследований на декапитированной черепахе. В ней Холл дал описание трех компонентов рефлекторной дуги: первый из них – нерв, проводящий возбуждение от периферии к спинному мозгу; второй – это сам спинной мозг, и третий – нерв, выходящий из спинного мозга. Связь этих трех компонентов Холл считал основой рефлекса. Холл ввел в физиологию термин «дуга рефлекса». Он описал ряд рефлексов у разных животных и высказал предположение, что тонус мышц имеет рефлекторную природу.

И. Мюллер развил учение о рефлексах. Он считал характерными их признаками независимость от сознания и постоянство и противопоставлял им произвольные движения, отличающиеся изменчивостью и непостоянством. По мнению Мюллера, рефлексы осуществляются спинным, а произвольные движения – продолговатым мозгом. Основываясь на опытах *Флуранса* с удалением у *птиц* *головного мозга*, Мюллер рассматривал продолговатый мозг как источник дыхательных движений, как седалище влияний воли и способности чувствовать. Он допускал, что некоторые рефлексы – мигание, чихание, кашель, рвота – осуществляются продолговатым мозгом. Мюллер полагал, что, одно и то же возбуждение чувствительного нерва может вызывать и рефлекс и ощущение: если нервный

256 Следует заметить, что в «Трактате о функциях нервной системы» (1784) И. Прохаска писал о существовании чувствительных и двигательных нервов как о давно известном факте. Об этом же писал Ж. Ламарк в «Философии зоологии» (1809).

257 Ch. Bell. Physiologische und pathologische Untersuchungen des Nervensystems. Berlin, 1836, S. 191.

принцип (по современной терминологии, нервный импульс) распространяется от спинного мозга до головного мозга, тогда возникает ощущение и одновременно рефлекторное движение; если же спинной мозг перерезан, тогда ощущение не возникает, а рефлекс вызывается.

Таким образом, М. Холлом и И. Мюллером была создана концепция рефлекса как принципа деятельности спинного мозга. Существенным дополнением этой концепции явилось указание Р. Грейнджера (1837), что переход возбуждения с чувствительного пути на двигательный осуществляется в сером веществе спинного мозга (вскоре было показано, что это происходит благодаря связям между нервными клетками).

Рефлекторная теория деятельности спинного мозга М. Холла и И. Мюллера встретила вскоре много возражений. Активным противником представления о том, что рефлексы не связаны с сознанием, непроизвольны, выступил Э. Пфлюгер, опубликовавший в 1853 г. труд «О сенсорных функциях спинного мозга». Этот исследователь, а до него и некоторые другие физиологи, отметил сложный и удивляющий своей целесообразностью характер рефлексов спинальной лягушки. Особенно отчетливо такой характер спинномозговых рефлексов выявил Пфлюгер, наблюдавший, как спинальная лягушка координированными движениями сбрасывала наложенные на ее кожу кусочки бумаги, смоченные кислотой. Для научного объяснения наблюдавшихся Пфлюгером фактов требовалось изучить механизмы координации рефлекторных реакций и общие законы возникновения выработавшихся в ходе эволюции видов приспособлений организма к среде. До этого во время Пфлюгера еще было далеко. Он объяснил целесообразность спинальных рефлексов тем, что они осуществляются при участии сознания, которое у низших позвоночных связано не только с деятельностью головного, но и спинного мозга. Пфлюгер пришел, таким образом, к утверждению наличия «спинномозговой души».

Учение о координации рефлекторных реакций могло быть создано лишь после того, как были изучены явления торможения в центральной нервной системе. Честь их открытия принадлежит И.М. Сеченову (1862). Он наблюдал, что приложении кристалла соли к разрезу головного мозга лягушки на уровне зрительных чертогов вызывает угнетение спинальных рефлексов. Этот факт был объяснен Сеченовым тем, что в головном мозгу имеются специальные тормозящие центры. Идея Сеченова вызвала оживленную полемику и способствовала быстрому накоплению новых сведений о процессах торможения в центральной нервной системе. Так, М. Шифф, А.А. Герцен и Ф. Гольц нашли, что всякое сильное раздражение центростремительных нервов или нервных центров вызывает торможение эффектов более слабых раздражений. По мнению Гольца, торможение может развиваться в любом отделе центральной нервной системы и не требует допущения существования специальных тормозящих центров. Вместе с тем в те годы появились работы, подтверждавшие точку зрения Сеченова. Так, Л.Н. Симонов в 1866 г. опубликовал работу, содержание которой ясно из ее названия: «Опытное доказательство существования центров, задерживающих рефлексы у млекопитающих животных».

Как это нередко бывало в истории науки, в споре о торможении в нервных центрах обе стороны были правы. Верным оказалось и то, что процессы торможения первично могут возникать в любом отделе центральной нервной системы, и то, что нейроны ретикулярной формации промежуточного и среднего мозга оказывают тормозящее влияние на деятельность спинного мозга.

Изучение торможения, иррадиации и суммации возбуждений в нервных центрах послужило отправным пунктом в построении учения о координации рефлекторных актов, развитого в конце прошлого и в начале нашего столетия Ч. Шеррингтоном и другими исследователями.

Одновременно с исследованием рефлекторной функции центральной нервной системы, но вначале независимо от него, шло в XIX в. изучение головного мозга. Среди физиологов пользовалась общим признанием идея о связи процессов сознания, психической жизни с функциями мозга. Еще в 1822 г. И. Мюллер в своей диссертации выдвинул тезис:

«Psychologus nemo nisi physiologus» («Никто не может быть психологом, не будучи физиологом»).

На протяжении всего столетия разрабатывалась проблема локализации функций в головном мозгу. Впервые она была поставлена – чисто умозрительно – австрийским врачом Ф.И. Галлем, автором четырехтомного труда «Анатомия и физиология нервной системы» (1810–1820). Этот ученый представлял себе, что в головном мозгу имеется 27 расположенных по поверхности участков, являющихся органами, где локализуются различные психические способности, такие, как словесная память, математическое дарование, добродушие, склонность к борьбе, пристрастие и пр. Галль считал, что развитие мозга сопровождается изменением формы черепа. Поэтому по ее изменению можно судить об умственных способностях и дарованиях человека. Учение Галля, получившее название френологии, было, однако, вскоре дискредитировано.

На смену представлению о дробной локализации психических способностей П. Флуранс выдвинул в середине 20-х годов XIX столетия противоположный взгляд, согласно которому все восприятия и волевые акты имеют одинаковое распределение в полушариях; способности восприятия, понимания и воли составляют одну функцию. Этот вывод Флуранс экспериментально обосновал наблюдениями результатов экстирпации головного мозга у птиц. Степень нарушения поведения у животных после операции зависит не от того, какой участок мозга удален, а от количества экстирпированной массы мозга. Таким образом, еще в первой четверти столетия были сформулированы два диаметрально противоположных взгляда по вопросу о локализации функций в полушариях мозга. Борьба между сторонниками такой локализации и ее противниками велась в течение многих десятилетий.

Отрицая локализацию психических способностей, Флуранс вместе с тем считал, что имеются нервные центры регуляции определенных физиологических процессов (например, центр дыхания в продолговатом мозгу). Этот выдающийся физиолог в опытах на животных показал значение мозжечка в поддержании равновесия тела.

Экспериментальное исследование проблемы локализации функций в больших полушариях головного мозга началось с 1870 г., когда берлинский невропатолог Г. Фритч и швейцарский психиатр Э. Гитциг с успехом применили к изучению полушарий головного мозга метод электрического раздражения. Они установили, что при раздражении определенных участков коры больших полушарий собаки происходят сокращения определенных групп скелетных мышц. Тем самым Фритч и Гитциг открыли, двигательную («психомоторную») область коры больших полушарий.

В 70-х годах для изучения локализации функций в коре больших полушарий начали применять и другой метод – экстирпацию отдельных участков мозга у высших животных. Пользуясь таким методом, Д. Феррье и Г. Мунк нашли, что удаление определенных участков мозга влечет за собой нарушение сенсорных функций: зрительных, слуховых и др. Так, при удалении у собаки затылочной области Мунк наблюдал явления, которые он обозначил как «душевную слепоту», а при удалении височных областей – явления, названные «душевной глухотой» («собака видит или слышит, но не понимает»). В эти же годы Ф. Гольц произвел операции удаления всей коры больших полушарий у собак (1876). Были подробно описаны наблюдавшиеся после операции изменения поведения животных. Однако какие физиологические функции теряло животное после удаления больших полушарий, оставалось по существу неясным. Так, Э. Брюкке в своем учебнике физиологии (1875) писал, что после экстирпации головного мозга у кур наблюдается «понижение моральных способностей» и что они «теряют смелость». Немногим больше мог прибавить для объяснения своих наблюдений и Гольц, который после 30-летних исследований с горечью признавал, что «наши знания о функциях мозга не больше сведений о планете Марс».

Наряду с экспериментальными исследованиями существенный вклад в учение о локализации функций в мозговой коре внесли анатомо-клинические наблюдения, в которых

сопоставлялись прижизненные нарушения функций у больных с результатами посмертного исследования головного мозга. Таким методом Брока (1861) открыл моторный центр речи, а Вернике (1874) – сенсорный центр речи, при поражении которых нарушается произнесение слов или их понимание. Так была создана так называемая классическая концепция локализации функций, вызвавшая затем оживленную дискуссию, в особенности по вопросу о возможности локализовать центры, связанные с осуществлением наиболее сложных интеллектуальных процессов. Несмотря на все эти исследования, основные физиологические механизмы деятельности головного мозга оставались совершенно неизвестными.

Попытку проникнуть в познание механизма деятельности головного мозга предпринял немецкий психиатр и невролог В. Гризингер в начале 40-х годов. Он высказал идею о рефлекторном характере деятельности головного мозга. Говоря о том, что головной мозг является органом душевной жизни, Гризингер писал: «Психическая жизнь человека, так же как и животных, начинается в органах чувств и проявляется в движениях. Переход чувственного возбуждения к двигательному совершается по общему плану рефлекторного действия, сопровождаемого чувственным сознанием, или без этого последнего»²⁵⁸.

Идея о рефлекторном механизме деятельности головного мозга получила оригинальное и блестящее развитие и обогатилась новым содержанием в упомянутых выше психофизиологических трудах И.М. Сеченова. Он доказывал значение рефлекторной концепции для понимания функций головного мозга. Сеченов шел путем анализа все более и более сложных процессов, начиная от наиболее простых спинномозговых рефлексов и кончая высшими формами психических реакций. Обосновывая свою концепцию, Сеченов исходил из представления о рефлексе как трехчленном акте, начинающемся с раздражения окончаний центростремительных нервов и заканчивающемся мышечной деятельностью. Средним звеном в каждом рефлексе является деятельность нервных центров, в которых происходит переработка (усиление или угнетение) и переключение возбуждений с центростремительного пути на центробежный. Сеченов доказывал, что начало всякого произвольного и непроизвольного акта таково же, как и начало рефлекса: «*Первоначальная причина всякого поступка лежит всегда во внешнем чувственном возбуждении*, потому что без него никакая мысль невозможна»²⁵⁹. Равным образом, по мнению Сеченова, и последнее звено произвольной и непроизвольной деятельности аналогично концу рефлекса. Таковым является мышечное движение. В необычной для научного трактата образной форме Сеченов говорит об этом: «Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению – к мышечному движению. Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге – везде окончательным фактом является мышечное движение»²⁶⁰.

Среднее звено рефлексов головного мозга сложнее, чем спинномозговых рефлексов. Управление «явлениями сознательной и бессознательной психической жизни», по Сеченову, осуществляется благодаря наличию «трех механизмов... чисто отражательного аппарата, механизма задерживающего и усиливающего рефлексы»²⁶¹.

Это мнение Сеченова было серьезно аргументировано, оно опиралось на открытое им явление центрального торможения, а также на опыты его учеников И.Г. Березина и В.В. Пашутина, доказавшие наличие механизма в головном мозгу лягушки, усиливающего рефлексы.

258 В. Гризингер. Душевные болезни. СПб., 1867, стр. 28.

259 И.М. Сеченов. Избранные произведения, т. 1, стр. 104.

260 Там же, стр. 9.

261 И.М. Сеченов. Избранные произведения, т. 1, стр. 124.

Физиология органов чувств.

В XIX столетии были получены фундаментальные факты из физиологии органов чувств. Особо следует отметить значение классических исследований Г. Гельмгольца, который своими трудами «Руководство по физиологической оптике» (1856) и «Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа для теории музыки» (1862) заложил основы физиологии зрения и слуха. Анализ хода лучей в глазу и рассмотрение глаза как оптического инструмента, выяснение механизма аккомодации (приспособление к видению разноудаленных предметов), исследование астигматизма, разработка трехкомпонентной теории цветного зрения (идея этой теории была высказана ранее М.В. Ломоносовым и затем Юнгом), изобретение офтальмоскопа, ставшего основным методом клинической офтальмологии, измерение размеров слепого пятна и выяснение его происхождения, разработка теории бинокулярного зрения, создание резонаторной теории слуха – таков неполный перечень того, чем обязана Гельмгольцу физиология органов чувств. В области физиологии глаза должно указать еще на работы Ф.Х. Болла (1876) и В. Кюне (1877), открывших зрительный пурпур в палочках сетчатки и положивших начало исследованию фотохимических процессов в глазу, и на теорию цветного зрения Э. Геринга, иначе, чем Гельмголец, объяснившего процессы, происходящие в сетчатке при возникновении различных цветовых ощущений.

Флуранс (1828) показал, что полукружные каналы не являются частью слухового аппарата; им были получены экспериментальные данные о своеобразных нарушениях (маятникообразные движения головы) при их повреждении. Впоследствии Ф. Гольц (1870) высказал мысль, что полукружные каналы являются чувствительным органом, поддерживающим равновесие головы. Вскоре после этого Э. Мах (1873) и И. Врейер (1874) разработали теорию о функциях вестибулярного аппарата, пользующуюся признанием и в наше время, согласно которой рецепторы полукружных каналов реагируют на движение эндолимфы при вращательных движениях головы, а отолиты – на положение головы в пространстве.

Определенные успехи были достигнуты благодаря работам Эрн. Вебера и М. Фрея в изучении тактильной рецепции. Ими были предложены эстезиометры для измерения порогов тактильной чувствительности.

Эрн. Вебером была установлена зависимость между приростом силы раздражения и возникновением ощущения. Математическое выражение этой зависимости было дано Г.Т. Фехнером (закон Вебера-Фехнера).



Эдуард Пфлюгер. 1829–1910.

Характерным для физиологии органов чувств (за исключением вестибулярного аппарата) в XIX в. было то, что ее представления базировались в основном на субъективных показаниях испытуемого. Чисто физиологического, объективного метода определения возбудимости и состояния рецепторных аппаратов не было, эти методы появились лишь в XX в. в связи с развитием электрофизиологии.

Общая физиология нервных и мышечных волокон.

В XIX столетии были заложены основы общей физиологии нервных мышечных волокон. Своими успехами в этой области физиология обязана тому, что в практику экспериментальных исследований вошла методика электрического раздражения посредством постоянного электрического тока или индукционного санного аппарата дю Буа-Реймона. Применение методики электрического раздражения сделало возможным измерение возбудимости, количественным показателем которой стало пороговое напряжение или пороговая сила электрического тока.

Дю Буа-Реймон – первый, подробно изучивший действие электрического тока на возбудимые ткани (1845–1848) – доказывал, что возникновение возбуждения зависит от скорости изменения плотности тока и не зависит от времени протекания тока через ткань (закон дю Буа-Реймона). В 50-х годах Пфлюгер открыл явления физиологического электротона – изменения возбудимости на полюсах постоянного тока – и показал, что возбуждение возникает в момент замыкания постоянного тока на положительном полюсе и в момент размыкания на отрицательном полюсе (полярный закон), иначе говоря, он установил, что раздражающее действие оказывает возникновение катэлектротона или исчезновение

анэлектротона.



Герман Гельмгольц. 1821–1894.

Существенные изменения в понимание установленных дю Буа-Реймоном и Пфлюгером фактов внесли А. Фик, Т. Энгельман и Б.Ф. Вериго. Фик (1863) при исследовании так называемой медленной мышцы моллюска анодонты, а Энгельман (1870) при исследовании также медленной, гладкой мышцы мочеточника кролика нашли, что возбуждение не возникает даже при достаточно большой силе раздражающего тока, если время его протекания через возбудимую ткань короче некоторого минимального интервала. В дальнейшем этот факт, опровергающий представления дю Буа-Реймона, был доказан Гоорвегом (1892) и Вейссом (1901) при исследовании влияния раздражающего тока на различные физиологические объекты. Вериго (1888) обнаружил, что при длительном протекании постоянного тока через нерв возбудимость, повышенная вначале в области катода, падает, а в области анода – повышается.

В 1850 г. Гельмгольц определил скорость проведения возбуждения в нервных волокнах лягушки, а в 1867 г. совместно с Н.И. Бакстом и в нервах человека. В 60-х годах А.И. Бабухин и В. Кюне установили, что возбуждение в нервных волокнах может распространяться в обе стороны от участка раздражения (закон двухстороннего проведения).

Посредством электрического раздражения и графической регистрации мышечных сокращений удалось изучить сократительную функцию мышечных волокон. Был изучен ход сокращения скелетных мышц во времени при одиночных и ритмических раздражениях и измерена скорость распространения волны сокращения (она оказалась значительно меньшей, чем скорость проведения возбуждения по нерву). Точному измерению подвергли силу различных мышц, и при этом было выяснено, что она пропорциональна площади поперечного сечения мышцы, точнее говоря, поперечному сечению совокупности всех

мышечных волокон (Э. Вебер). Изучение суммации сокращений при повторных одиночных раздражениях привело к установлению того факта, что сила (амплитуда) сокращения значительно больше при вызываемом ритмическим раздражением (тетанусе) чем при одиночном сокращении. Для объяснения тетанического сокращения Гельмгольц предложил теорию суперпозиции сокращений, а Н.Е. Введенский создал теорию суммации следовых явлений возбуждения в мышце.

При исследовании влияния ритмических раздражений разной частоты на нервно-мышечный препарат Н.Е. Введенский (1886) установил явления оптимума и пессимума раздражений, которые в дальнейшем были предметом многих исследований.

Принципиально важное значение имели исследования Г. Гельмгольца, Р. Гейденгайна, В.Я. Данилевского и других, показавшие увеличение теплообразования в мышце при ее сокращении. На этом основании было сформулировано представление о химических источниках энергии мышечного сокращения, легшие в основу изучения химических процессов, происходящих в мышце при ее деятельности. В. Июне открыл в мышце характерный для нее белок – миозин. Дю Буа-Реймон показал, что ткань мышцы при длительном ее раздражении приобретает кислую реакцию, а затем Гейденгайн установил, что по мере работы мышцы в ней возрастает количество кислых продуктов. Химические исследования привели к заключению, что причина этого кроется в образовании молочной и угольной кислот. Такие исследования послужили основанием для вывода, что работа мышцы совершается за счет расщепления и окисления органических веществ. Ю. Либих (1842) признавал такими веществами белки, а А. Фик и Вислиценус (1865) на основании исследования обмена веществ при мышечной работе, связанной с восхождением на гору, пришли к выводу, что источниками энергии мышц являются безазотистые вещества, в первую очередь углеводы. Доказательства этому были даны также Фонтом, наблюдавшим, что при интенсивной мышечной работе количество выделенных с мочой азотистых продуктов почти не меняется. Так были созданы первые наброски химической теории мышечного сокращения.

Заслуживает внимания высказывание Л. Траубе, предвосхитившее дальнейшие открытия биохимиков, что белок мышцы играет роль фермента, способствующего окислению углеводов.

Во второй половине XIX столетия возникли теории мышечного утомления. Одна из первых теорий, однако, быстро отвергнутая, принадлежала М. Шиффу, допускавшему, что утомление мышцы, подобно прекращению работы паровой машины, связано с истощением источников энергии – уменьшением запасов топлива. Ранке в 1863 г. производил опыты с введением в сосуды неработавшей мышцы вытяжек из утомленной мышцы и наблюдал при этом в первой из них понижение работоспособности. Аналогичные по существу результаты получал в 1881 г. А. Моссо, наблюдавший, что введение неутомленной собаке крови утомленного животного вызывает симптомы утомления, в том числе одышку и учащение сердцебиений. Подобные данные привели Пфлюгера к идее, что утомление мышцы является результатом накопления в ней каких-то веществ (кислот), препятствующих ее деятельности.

Развитие электрофизиологии.

Труднопереоценимое значение для физиологии нервов, мышц и центральной нервной системы имели электрофизиологические исследования.

Впервые мысль о том, что в животном организме происходят какие-то электрические явления была высказана Л. Гальвани в 1786 г. Основанием для нее служил эксперимент, в котором Гальвани наблюдал сокращение мышцы при приложении к ней и подходящему к ней нерву дуги из двух металлов. Трактровка, данная Гальвани его опыту, была опровергнута А. Вольты, убедительно показавшим, что источником электричества

был контакт двух разных металлов, а не живая ткань, которая в данном случае играет роль влажного проводника. Однако Гальвани вскоре в подтверждение своей идеи произвел опыт наложения седалищного нерва на брюшко икроножной мышцы лягушки и видел, что это нередко сопровождалось сокращением мышцы.

Опыт «сокращения без металлов» явился, по выражению д-ра Буа-Реймона, «истинным основным опытом нервно-мышечной физиологии»; с него по существу начинается история электрофизиологии.

Успехи электрофизиологии на протяжении всей ее истории неразрывно связаны с текущими достижениями физики и техники и усовершенствованиями электроизмерительной и электрорегистрирующей аппаратуры. Всякое новое достижение в этой области немедленно принималось «на вооружение» электрофизиологами. Одним из примеров может служить следующий факт, относящийся к раннему периоду электрофизиологических исследований. Когда Швейггер построил мультипликатор (1820), а Ампер открыл, явление астазии магнитной стрелки (1821), флорентийский физик Нобили (1827), соединив мультипликатор и астатическую пару стрелок с участком туловища и лапкой лягушки, обнаружил наличие электрического тока. Этот ток он назвал «собственным током лягушки». Значительное количество фактов, доказывавших справедливость открытия Гальвани, получил К. Маттеуччи (1837–1840), использовавший в своих опытах как мультипликатор, так и «живой реоскоп», т. е. чувствительную к электрическому раздражению лапку лягушки.

Несмотря на то, что упомянутые здесь исследования, являлись основополагающими, электрофизиология как самостоятельная область исследования оформилась лишь в середине 40-х годов XIX в. благодаря классическим исследованиям Э. д-ра Буа-Реймона. Обладая хорошей подготовкой в области физики, д-р Буа-Реймон значительно усовершенствовал электроизмерительную аппаратуру, провел весьма точные эксперименты и установил ряд закономерностей, характеризующих электрические явления в мышцах и нервах. Им было показано, что поперечный разрез мышцы электроотрицателен по отношению к продольному ее разрезу. Во время сокращения мышцы происходит отрицательное колебание мышечного тока, т. е. ток, отводимый к гальванометру от поперечного и продольного разрезов мышцы ослабевает. По мнению д-ра Буа-Реймона, электрический ток (ток покоя) предсуществует в мышце и выявляется при отведении к гальванометру определенных участков мышцы. Эта точка зрения встретила резкие возражения. Один из ближайших учеников д-ра Буа-Реймона, а впоследствии его противник в теоретическом истолковании электрических явлений в животных тканях, Л. Германн, как уже упоминалось, в 1868 г. выступил против схемы своего учителя и доказывал, что нет токов покоя, а имеются токи повреждения. Из этого следует, что токи в тканях не предсуществуют, а развиваются в момент повреждения и умирания ткани (альтерационная теория).

Отрицательное колебание тока, названное М. Шиффом и Л. Германном током действия, Германн объяснил тем, что возбужденная ткань, подобно поврежденной и умирающей, становится электроотрицательной.

Д-р Буа-Реймон предположил, что отрицательное отклонение тока при возбуждении имеет колебательный характер, который не выявляется вследствие инерционности измерительного прибора. Основанием для такого предположения было то, что лапка лягушки, служившая живым реоскопом в опыте с вторичным сокращением, обнаруживала тетаническое сокращение, когда ее двигательный нерв набрасывался на сокращавшуюся мышцу другой лапки. Доказательство колебательной природы отрицательного отклонения стрелки гальванометра было получено Ю. Бернштейном с помощью остроумного прибора дифференциального реотома, подключавшего мультипликатор к мышце в разное время после нанесения на нее раздражения.



Николай Евгеньевич Введенский. 1852–1922.

Убедительное доказательство возникновения в мышце или нерве колебаний потенциалов при тетанизирующих раздражениях дал Н.Е. Введенский в 1880–1884 гг. с помощью незадолго до того изобретенного телефона. Телефонические исследования сделали возможным изучение предельной частоты возбуждений, которую способны воспроизводить нерв, мышца или нервные центры. Эти факты легли в основу концепции Введенского о лабильности (функциональной подвижности) возбудимых тканей (1892).

После того, как были открыты электрические явления в мышцах и нервах, началось их исследование и в других тканях и органах. Токи в сетчатке глаза открыл д-р Буа-Реймон (1849). Он же обнаружил токи, зависящие от секреции желез в коже лягушки (1857).

В 1856 г. А. Келликер и Г. Мюллер посредством живого реоскопа наблюдали впервые электрические явления в сердце лягушки и теплокровного. Затем в 70-х годах Марей зарегистрировал их у животного с помощью капиллярного электрометра Липпмана, а в 1887 г. А. Уоллер – у человека.

В 70-х годах были выполнены первые исследования, положившие начало электрофизиологии центральной нервной системы. Первые опыты в этой области выполнил Р. Кэтон в 1874–1875 гг., обнаруживший при применении гальванометра д-ра Буа-Реймона электрические токи в головном мозгу. Вскоре, независимо от Кэтона, В.Я. Данилевский (1876) экспериментально показал, что возбуждение больших полушарий сопровождается электрическими явлениями. Через несколько лет И.М. Сеченов опубликовал работу «Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки» (1882). В этой работе он впервые описал весьма важный факт, подтвержденный всеми последующими исследователями, что в продолговатом мозгу наблюдаются периодические электрические колебания при отсутствии каких-либо внешних раздражений. Сеченов назвал их «спонтанными колебаниями», или «спонтанными разрядами», и предположил, что они

связаны с двигательными импульсами, возникающими в продолговатом мозгу. Специальное исследование электрических колебаний в нервных центрах, как уже говорилось, провел ученик Сеченова Введенский с помощью телефона (1882).

Поскольку на основании этих и других исследований было установлено, что возбуждение нервных центров сопровождается электрическими явлениями, то возникла мысль о возможности использовать электрофизиологическую методику для изучения проблемы локализации функций в мозгу. Эту мысль высказали и пытались обосновать своими экспериментами Б.Ф. Вериге (1889) и А. Бек (1890). Вериге, как бы предвидя будущее развитие электрофизиологии головного мозга, писал, что электрофизиологический способ изучения проблемы локализации может иметь «громадное преимущество перед другими ввиду своей полной объективности»²⁶².

Резюмируя, нужно отметить, что, несмотря на примитивную технику исследования, выдающимся ученым того времени удалось создать основы современных знаний в этой области науки.

Физиология кровообращения.

Еще в XVIII в. проблемы гемодинамики рассматривались на основе представлений гидродинамики и гидравлики (Бернулли). В XIX в. эти идеи получили дальнейшее развитие в работе Пуазейля, давшего математическое описание законов движения крови в сосудах (формула Пуазейля), и в большем числе экспериментальных исследований, в которых были определены основные показатели гемодинамики. Важнейшим из этих показателей является величина давления крови в сосудах, для измерения которого К. Людвиг в 1846 г. предложил ртутный манометр и запись кривых давления на кимографе; позднее для этой цели А. Фик применил менее инерционный пружинный манометр. Людвиг измерил величины давления в разных сосудах и обнаружил падение давления крови вдоль сосудистой системы и отрицательное давление в крупных венах. Шово и Марей (1861) определили давление крови в предсердии и желудочке лошади и прямым экспериментом показали, что давление крови в сосудах создается в результате работы сердца. Графическая регистрация давления крови позволила произвести детальный анализ его колебаний в зависимости от разных условий. Людвиг и Эйнбродт обнаружили дыхательные волны кровяного давления, а Траубе (1865) и затем Геринг описали медленные колебания давления (волны Траубе-Геринга).

В XIX столетии в физиологию кровообращения широко вошли измерения различных параметров кровообращения. Были измерены линейная и объемная скорости тока крови. А. Фолькман (в 1837–1843 гг. он был профессором физиологии Дерптского, ныне Тартуского, университета) измерил с помощью изобретенного им гемодрометра линейную скорость кровотока в разных артериях (исследования Фолькмана обобщены в его книге «Гемодинамика в опытах», 1850). Эрн. Вебер определил линейную скорость тока крови в капиллярах. Объемная скорость кровотока в артериях была измерена К. Людвигом с помощью сконструированного им прибора – кровяных часов.

Э. Геринг и Г. Фирордт определили скорость кругооборота крови у разных животных и получили величины, близкие к принятым в настоящее время. Р. Майер произвел первые вычисления работы сердца. А. Фик разработал принцип определения минутного объема кровотока (1870). Методика измерения этого важнейшего гемодинамического показателя, основанная на принципе Фика, и сегодня признается наиболее точной.

Эрн. и В. Веберы определили скорость распространения пульсовой волны, а К. Фирордт, а затем Э. Марей, сконструировавшие сфигмографы для записи артериального пульса, подробно проанализировали пульсовые кривые. Был зарегистрирован также венный

²⁶² Цит. по кн.: В.Я. Данилевский, И.М. Сеченов, Б.Ф. Вериге. Первые отечественные исследования по электроэнцефалографии. М., 1949, стр. 73.

пульс, и дано объяснение его волн.

В XIX столетии, особенно во второй его половине, много было сделано в изучении деятельности сердца. Были разработаны способы регистрации некоторых механических ее проявлений. После того как Лаэннек в 1819 г. ввел в медицинскую практику методику аускультации, были проведены исследования происхождения сердечных тонов. Обширную работу в этом направлении провели К. Людвиг и И. Догель. На том основании, что первый тон может быть слышен при прикладывании стетоскопа к вырезанному из организма или обескровленному сердцу, когда нет движения крови и клапаны не работают, но сердечная мышца еще сокращается, Людвиг и Догель пришли к заключению, что этот тон мышечного происхождения. Второй тон сердца был объяснен захлопыванием полулунных клапанов.

Много споров вызвала среди физиологов прошлого столетия проблема автоматии сердца. В 1844 г. Р. Ремак описал нервные ганглии в сердце коров, овец и свиней и показал, что идущие от них нервные волокна входят в пучки мышечных волокон сердца. На основании своих морфологических находок Ремак высказал мнение, что сердечные сокращения зависят исключительно от нервной системы. Такого же мнения придерживался и А. Фолькман, который в статье, опубликованной в том же номере «Архива анатомии и физиологии», где была помещена работа Ремака, писал, что центральный орган сердцебиений – это ганглии Ремака. Такому мнению о природе автоматической активности сердца вскоре был противопоставлен другой взгляд, выразителем которого был Р. Вагнер. В 1850 г. он писал о том, что автоматия сердца обусловлена процессами, происходящими в самой сердечной мышце. В пользу этого приводился тот факт, что сердце куриного эмбриона начинает сокращаться тогда, когда в нем еще нет нервных клеток и волокон.

В 70-х годах были открыты некоторые характерные особенности возбуждения и сокращения сердца, в частности явления рефрактерности, феномен лестницы, закон «все или ничего» (Бойдич). Мареем были изучены условия возникновения экстрасистол и компенсаторной паузы.

Крупные успехи были достигнуты в XIX столетии в изучении нервной регуляции деятельности сердца.

В 1845 г. братья Эрн. и Эд. Веберы установили тормозящее влияние блуждающего нерва на сердце, а в 1867 г. братья И. и М. Ционы обнаружили, что раздражение симпатических нервов вызывает учащение сердечных сокращений (поэтому эти нервы были названы ускорителями сердца). В 1884 г. И.П. Павлов открыл усиливающее сердечную деятельность действие симпатических нервов и признал эти нервы трофическими, т. е. изменяющими обмен веществ (питание) клеток и тканей.

Павловым и одновременно с ним Гаскеллом было высказано предположение, что центробежные нервы сердца – регуляторы функциональных свойств сердечной, мышцы. Этот взгляд получил дальнейшее развитие в исследованиях Т. Энгельмана. В прямых опытах Энгельман показал, что раздражение сердечных нервов вызывает изменение возбудимости, проводимости и сократимости. В 1896 г. Энгельман предложил известную классификацию нервных влияний на сердце, разделив их на хронотропные (влияния на ритм), инотропные (влияния на силу сокращения), батмотропные (влияния на возбудимость) и дромотропные (влияния на скорость распространения возбуждения по сердцу).

Наряду с открытием центробежных нервов, регулирующих работу сердца, К. Людвиг и И.Ф. Цион обнаружили (1866) центростремительный нерв, раздражение которого вызывает замедление сердечных сокращений и падение артериального давления (нерв получил название депрессора).

И.М. Догель в 1866 г. показал, что у кролика можно вызвать рефлекторную остановку сердечной деятельности путем раздражения хлороформом чувствующих окончаний слизистой носа. Вслед за этим Ф. Гольц описал рефлекторную остановку сердца лягушки при поколачивании по ее брюшным внутренностям. В 1894 г. И.М. Догель опубликовал сравнительно-физиологическое исследование, показавшее, что рефлекторные влияния на сердце существуют и у беспозвоночных животных. У ракообразных рефлекторное угнетение

сердечной деятельности наступало при раздражении любого участка их тела.

В середине XIX столетия была изучена иннервация сосудов: были найдены нервы вазоконстрикторы и вазодилататоры. К. Борнар наблюдал, что перерезка симпатических сосудосуживателей вызывает сильное расширение сосудов. На этом основании был сделан вывод, что сосуды находятся в состоянии тонуса, который обусловлен нервными влияниями.

В 1871 г. Ф.В. Овсянников описал регулирующий кровяное давление сосудодвигательный центр продолговатого мозга. Наконец, многими авторами были открыты различные рефлекторные вазоконстрикторные и вазодилаторные реакции.

Таким образом, в прошлом столетии физиология обогатилась знанием нервной регуляции функций сердечно-сосудистой системы. Что же касается гуморальной регуляции, то в соответствии с уровнем науки того времени она оставалась неизвестной.

Физиология дыхания.

В XIX столетии с помощью разработанных тогда физико-химических и физиологических методов исследования были изучены различные процессы, связанные с функцией дыхания. Много нового было внесено в понимание легочного газообмена, транспорта газов кровью и нервной регуляции дыхания.

В. Мюллер и К. Фирордт определили состав вдыхаемого и выдыхаемого, а К. Фирордт и Э. Пфлюгер – состав альвеолярного воздуха.

Г. Магнус в труде «О наличии кислорода, азота и углекислоты в крови и о теории дыхания» (1837) привел данные, полученные посредством разработанного им прибора, что артериальная кровь содержит больше кислорода, чем венозная, а венозная – больше углекислого газа, чем артериальная. Через 20 лет после этого Р. Майер измерил содержание кислорода в крови и обнаружил фундаментальной важности факт, что связывание кислорода кровью представляет собой химический процесс, зависящий от давления этого газа в окружающей среде. Он установил роль красных кровяных телец в этом процессе и показал, что веществом, связывающим кислород, является гемоглобин, переходящий в оксигемоглобин. Прямое доказательство участия гемоглобина в связывании кислорода дал Ф. Гоппе-Зейлер, которого справедливо считают одним из основоположников физиологической химии. Он получил гемоглобин в кристаллическом состоянии и показал его способность связывать кислород.

Р. Майер и в особенности И.М. Сеченов систематически и детально изучили поглощение и отдачу углекислого газа кровью. Еще в 1859 г. Сеченов сконструировал для этой цели ртутный насос, основанный на принципе возобновляемой торичеллиевой пустоты. Этот прибор в дальнейшем он значительно усовершенствовал. Принцип, положенный в основу сконструированного Сеченовым газоанализатора, использовали в созданных позднее приборах (аппарат Ван-Слайка и др.). Исследования показали во много раз большее поглощение углекислоты плазмой крови, чем водой, что объясняется связыванием углекислоты основаниями плазмы крови. В связи с этим для выяснения условий поглощения и отдачи углекислоты кровью. Сеченов провел обширные исследования поглощения CO_2 солевыми растворами. Сеченовым, а затем Вериге (1892) была обнаружена связь между поглощением в легких кислорода и выделением углекислоты (оксигемоглобин вытесняет угольную кислоту из ее соединения с основаниями).

В XIX столетии были заложены основы современных представлений о регуляции дыхания.

Ж. Легаллуа в 1811 г. показал, что повреждение определенного участка продолговатого мозга ведет к прекращению дыхания. Флуранс уточнил местоположение этого участка продолговатого мозга. Он назвал его «жизненным узлом» (*noeud vital*), поскольку его разрушение влечет за собой смерть животного. В 1885 г. Н.А. Миславскому удалось в точных экспериментах окончательно установить локализацию дыхательного центра в продолговатом

мозгу.

В связи с открытием дыхательного центра возник вопрос о механизме ритмического его возбуждения. М. Холл в 1836 г. предположил, что дыхание является рефлекторным актом. Это предположение Холл в 1850 г. и Ф. Дондерс в 1853 г. развили далее, допустив, что венозная кровь, богатая углекислотой, притекающая к легким, раздражает окончания афферентных волокон блуждающего нерва в легочных альвеолах и тем самым вызывает вдох. Эта мысль основывалась на наблюдениях Кремера (1819) и Траубе (1847), что раздражение или перерезка блуждающих нервов приводит к резкому изменению дыхательных движений.

Нервный механизм регуляции дыхания был уточнен в работе И. Брейера, выполненной в лаборатории Э. Геринга в 1868 г., позволившей сформулировать принцип саморегуляции дыхания. На том основании, что вдвухание воздуха в легкие, растягивающее легочную ткань, вызывает выдох, был сделан следующий вывод: «Каждый вдох, поскольку он растягивает легкие, сам подготавливает свой конец и приводит к выдоху. Начавшийся вдох тем скорее прерывается, чем быстрее он достигает своей цели, т. е. растяжения легких».

Одновременно с изучением нервного механизма дыхания во второй половине XIX столетия было показано, что возбуждение дыхательного центра вызывается изменениями содержания углекислоты и кислорода в крови. При этом возникли противоречивые мнения о том, что является основным возбудителем дыхательного центра: избыток углекислоты или недостаток кислорода в крови. А. Кусмауль и А. Теннер в 1857 г. на основании опытов с зажатием мозговых сосудов, приводящем к учащению дыхания, пришли к заключению, что накопление углекислоты является возбудителем дыхательного центра. Однако И. Розенталь на основании 20-летних исследований, начатых в 1862 г., доказывал, что основное значение в возбуждении дыхания имеет не избыток углекислоты, а недостаток кислорода. Пфлюгер провел систематическое исследование этого вопроса и признал, что оба фактора – и недостаток кислорода и избыток углекислоты в крови – являются возбудителями дыхательного центра, однако первый из них служит более сильным раздражителем. Противоположное мнение высказал Л. Траубе в 1862 г. на основании опытов с гипервентиляцией; при этом содержание кислорода в крови остается нормальным, а содержание углекислоты уменьшено, что вызывает вследствие недостаточного возбуждения дыхательного центра остановку дыхания. Значение углекислоты как основного возбудителя дыхательного центра было убедительно доказано классическим экспериментом Л. Фредерика (1887) с перекрестным кровообращением двух собак. Однако вопрос о роли в регуляции дыхания недостатка кислорода и избытка углекислоты в крови все же не был окончательно решен в XIX столетии. Его разработка была продолжена выдающимися физиологами нашего века Дж. С. Холдейном, Г. Винтерштейном, К. Геймансом и др.

Физиология пищеварения.

До XIX столетия были выполнены лишь отдельные, эпизодические наблюдения над процессами пищеварения. В середине XVII столетия Р. де Грааф вводил в протоки слюнной и поджелудочной желез канюли и собирал выделяемые этими железами пищеварительные соки. Реомюр в начале и Л. Спалланцани в конце XVIII столетия вводили в желудок крупных птиц кусочки губки для собирания и исследования пищеварительного действия желудочного сока. В результате таких опытов Спалланцани пришел к выводу, что пища подвергается в желудке химической обработке.

В начале XIX столетия Ф. Тидеман и Л. Гмелин, чтобы выяснить, как изменяется пища в желудке, кормили животное, а затем через определенное время убивали его и, вскрывая желудок, смотрели, как изменилась съеденная пища.

Начиная с 40-х годов, в практику физиологических исследований вошли разработанные В.А. Басовым, Н. Блондло, Р. Клеменсевичем, Р. Гейденгайном, Л. Тири, Л. Велла и в

особенности И.П. Павловым хирургические методы исследования пищеварительных желез, позволявшие собирать пищеварительные соки и проводить различные эксперименты над животным, находящимся в нормальном состоянии.

Одновременно с этим было изучено действие на различные вещества пищеварительных соков и установлена их ферментативная активность. Так, в 1831 г. Леухс показал, что слюна обладает способностью превращать крахмал в сахар. Т. Шванн в 1836 г. открыл в желудочном соке пепсин, Я. Пуркине и С. Паппенгейм в том же году обнаружили, что поджелудочный сок переваривает белки, а К. Бернар в 1849 г. нашел, что этот сок расщепляет жиры. Пищеварение стали трактовать как химический процесс, в основе которого лежит ферментативный гидролиз.

До конца 80-х годов, практически до начала исследований И.П. Павлова, в изучении секреторной и моторной деятельности пищеварительного тракта было сделано относительно немного. Следует отметить лишь некоторые результаты исследований, проведенных в основном К. Людвигом, К. Бернаром и Р. Гейденгайном. Этими физиологами была изучена секреторная иннервация слюнных желез. На основе полученных им данных Гейденгайн высказал предположение, что существуют два вида секреторных нервов: одни из них (барабанная струна, яacobсонов нерв) являются «секреторными», вызывающими выделение воды и солей, другие (симпатические нервные волокна) – «трофическими», регулирующими образование органических веществ слюны. К. Бернар открыл остающееся загадочным явление паралитической секреции слюнных желез. Он же привел некоторые экспериментальные факты, позволившие ему высказать предположение (ныне являющееся доказанным), что соляная кислота желудочного сока сецернируется обкладочными клетками желудка. Он же открыл явление самопереваривания желудка при травме его или после смерти. Был изучен состав желчи и проведены исследования ее секреции на собаках с фистулой общего желчного протока (Биддер, Шмидт, 1852). Р. Вирхов получил первые данные, указывающие на то, что желчные пигменты образуются из гемоглобина крови. Позднее это было подтверждено И.Р. Тархановым, который вводил в ток крови большие количества раствора гемоглобина и видел увеличение выделения желчных пигментов.

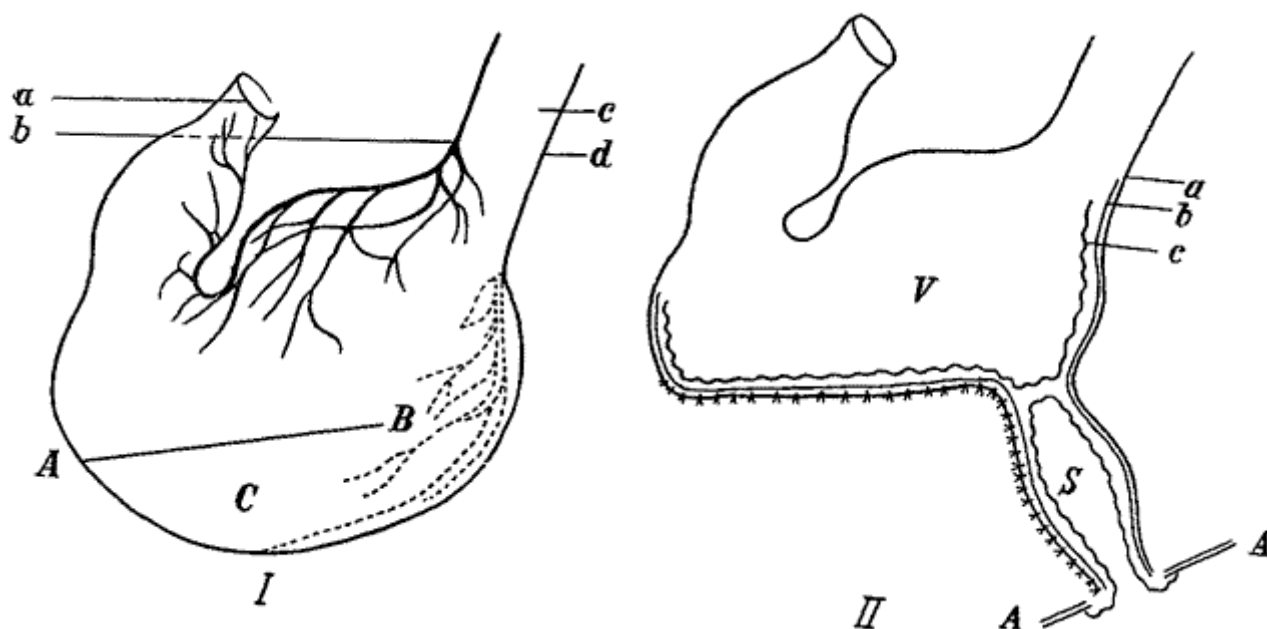


Схема операции изолированного желудочка по И.П. Павлову. 1894.

Таким образом, к концу 80-х годов физиология пищеварения представляла собой

малоизученную область. Механизмы секреторной деятельности желудка, поджелудочной железы, печени и кишечных желез оставались совершенно неясными.

Новый этап в физиологии пищеварения начался с того времени, когда И.П. Павлов приступил к своим классическим исследованиям в этой области. Результаты его работы обобщены им в книге «Лекции о работе главных пищеварительных желез» (1897) и в нескольких последующих публикациях.

Исключительные достижения И.П. Павлова в области физиологии пищеварения обусловлены, прежде всего, новыми методологическими и методическими принципами, внесенными им в физиологию. Павлов разработал и широко применил сложные и вместе с тем весьма совершенные хирургические методы. Он был убежден, что «только развитие оперативного остроумия и искусства в области пищеварительного канала раскроет перед нами всю поразительную красоту химической работы этого органа...»²⁶³.

Еще в 1879 г. И.П. Павлов осуществил операцию наложения постоянной фистулы протока поджелудочной железы у собаки. Для этой цели вырезался и затем вшивался на кожу живота небольшой участок стенки двенадцатиперстной кишки в месте впадения в нее протока поджелудочной железы. После заживления раны можно было собирать поджелудочный сок в любой момент пищеварительного процесса, исследовать его состав и свойства, изучать влияние пищи на секреторную функцию железы. В 1895 г. был разработан метод наложения фистулы протока слюнной железы. Эта методика в дальнейшем использовалась для изучения безусловных и условных слюноотделительных рефлексов. В 1889 г. И.П. Павлов совместно с Е.О. Шумовой-Симановской разработал замечательную методику исследования желудочной секреции путем сочетания фистулы желудка по Басову с операцией перерезки пищевода (эзофаготомией). У оперированной таким образом собаки пища не поступает в желудок и вываливается из перерезанного пищевода. Вместе с тем прием пищи, так называемое «мнимое кормление» вызывает обильную рефлекторную секрецию желудочных желез. Путем двусторонней перерезки блуждающих нервов было установлено, что они являются секреторными нервами желез желудка. Этот факт интересно сопоставить с тем, что за десять лет до того один из самых авторитетных специалистов в области физиологии секреторных процессов Р. Гейденгайн отрицал влияние нервной системы на работу желудочных желез... Крупнейшим методическим достижением И.П. Павлова, демонстрирующим его творческую изобретательность и несравненное хирургическое искусство, была разработка операции изолированного желудка с сохранением нервных связей его с большим желудком. Эта операция позволяла собирать желудочный сок, не загрязненный пищей, в таких условиях, при которых в большом желудке протекало пищеварение, причем сокоотделение из малого желудка было точной, но уменьшенной копией секреции большого желудка. Были разработаны также операции наложения фистул на желчный пузырь и выведения на кожу живота общего желчного протока.

На оперированных животных Павлов и его многочисленные ученики изучили влияние различных условий на деятельность пищеварительных желез, в частности влияние приема различных видов пищи. В ходе исследований было обнаружено большое число фактов, свидетельствовавших о наличии целесообразной приспособленности системы органов пищеварения к внешним условиям. В понимании этих целесообразных приспособлений Павлов руководствовался учением Дарвина и идеей нервизма. В связи с этим особое внимание он обратил на раскрытие нервного механизма секреции пищеварительных желез. В итоге работы Павлова и его учеников функция пищеварения стала одной из наиболее *хорошо* изученных.

Физиология выделительных органов.

Развитие представлений о функциях почек было связано с успехами микроскопической анатомии. Первый значительный шаг в изучении строения почек был сделан Мальпиги; дальнейшее развитие знаний о функции почек связано с исследованием русского врача А.М. Шумлянского. Их работы освещены в главе 7.

В. Боумен имел в своем распоряжении микроскоп, дающий увеличение в 300 раз, что позволило ему впервые дать точное описание нефрона (1842). Боумен сформулировал первую теорию мочеобразования. Он полагал, что в мальпигиевых клубочках выделяется вода и, возможно, некоторые соли; выделение же специфических органических веществ мочи (мочевины, мочевой кислоты и др.) является функцией эпителия мочевых канальцев, из которого их вымывает проходящий здесь водяной ток. Мальпигиевы клубочки, по мнению Боумана, служат для регулирования содержания воды в крови, а следовательно, и во всем организме. Как писал Гейденгайн, «эти взгляды явились у Боумана более в силу художнического прозрения, вытекая из рассмотрения микроскопической картины почек, а не в силу положительных фактов»²⁶⁴. «Положительные факты», позволявшие решить проблему, были получены К. Людвигом и Р. Гейденгайном.



Рудольф Гейденгайн. 1834–1897.

В 1844 г. К. Людвиг дал первый набросок своей теории мочеобразования, которую он в дальнейшем развил и экспериментально обосновал совместно со своими учениками. Согласно теории Людвига, в мальпигиевых клубочках происходит под влиянием высокого давления крови в клубочковых капиллярах фильтрация жидкости, содержащей все вещества,

²⁶⁴ Р. Гейдеггайн. Руководство к физиологии Л. Германа, т. 5, ч. 1, 1886, стр. 402.

входящие в, состав мочи. Протекая далее по канальцам почки, профильтровавшаяся в клубочках жидкость концентрируется, отдавая воду обратно в кровь капилляров канальцев, где давление крови невысоко. Вследствие диффузии воды в кровяное русло жидкость, вытекающая из канальцев, приобретает состав, свойственный готовой моче.

С резкой критикой теории Людвиг выступил Р. Гейденгайн (1873, 1883). Он был принципиальным противником простого физико-химического объяснения сложных физиологических процессов. Он считал, что как во всех прочих железах, так и в почках отделение основывается на активной деятельности особых секреторных клеток. По теории Гейденгайна, вода секретируется эпителием, окружающим капилляры клубочка, а плотные вещества мочи – эпителием канальцев. Что действительно канальцевый эпителий способен секретировать некоторые вещества, было доказано Гейденгайном в опытах с введением в кровь животному краски индиго.

Споры между сторонниками фильтрационной теории Людвиг и секреторной теории Гейденгайна закончились лишь в наше время, когда было установлено, что в процессе мочеобразования имеют место три процесса: фильтрация в клубочках, обратное всасывание и секреция в канальцах.

Значительный вклад в физиологи выделительных органов внес А.О. Ковалевский, выполнивший в конце 80-х и в начале 90-х годов ряд систематических исследований по изучению выделительных органов у беспозвоночных.

Исследования обмена веществ и питания организма.

Успехи, органической химии в XIX столетии сделали возможным всестороннее исследование процессов обмена веществ и питания организма. Был изучен химический состав тканей тела и выяснен состав пищевых веществ, поступающих в организм, и выделяемых им конечных продуктов распада.

Рассматривая достижения физиологии в изучении обмена веществ, в первую очередь укажем на решение вопроса о том, где происходят в организме окислительные процессы.

А.Л. Лавуазье и П.С. Лаплас думали, что биологическое горение происходит в легких, где кислород окисляет углерод, что приводит к образованию углекислого газа, тут же выделяемого. Это мнение поддерживалось в начале XIX столетия физиками Г. Дэви, П. Дюлонгом и С. Дебре. Дэви приводил в качестве довода то, что температура крови левого желудочка якобы выше, чем правого. Дюлонг и Дебре (1823) считали, что $\frac{3}{4}$ или даже $\frac{4}{5}$ всего образуемого организмом тепла продуцируется в легких. И. Мюллер в первом издании своего «Руководства физиологии» (1833) писал, что окислительные процессы происходят в крови легочных капилляров. Доводом в пользу этого большинство физиологов считало то соображение, что огонь ярче горит там, куда поступает ток воздуха, а так как кислород насыщает кровь в легких, то именно здесь – в легочных капиллярах – и должны происходить окислительные процессы. Точка зрения, что окислительные процессы происходят в крови (не легочных, а тканевых капилляров), поддерживалась Людвигом еще в 50-х годах.

Убедительное доказательство тому, что окислительные процессы происходят в тканях, было получено в конце XVIII столетия Л. Спалланцани. Он наблюдал, что ткани только что убитых животных, а также кожа и мышцы, взятые у человека сразу после смерти, поглощают кислород и выделяют углекислый газ. Замечательному наблюдению Спалланцани, как это нередко бывало в истории науки, не было придано должного значения. Лишь по прошествии нескольких десятков лет было признано, что окислительные процессы происходят не исключительно в легких или крови, а во всех тканях тела. Такое мнение высказал Г. Магнус (1837), обнаруживший различия в содержании кислорода и углекислоты в артериальной и венозной крови. Аналогичного взгляда придерживался и К. Бернар, измерявший температуру органов и наблюдавший, что она может быть выше, чем температура притекающей к ним крови (это возможно лишь потому, что окислительные процессы происходят в тканях, а не в

крови). Окончательные доказательства того, что процессы окисления происходят в тканях тела, а не в крови, привел Пфлюгер в 1875–1877 гг. Особенно убедителен эксперимент с так называемыми «солевыми лягушками», проведенный Пфлюгером и студентом Эртманом.

Какие вещества являются субстратом окислительных процессов в организме? Лавуазье и Лаплас (1782–1784) признавали таким веществом углерод. Они основывались на результатах своего опыта, в котором определялось количество тепла, отданного морской свинкой в ледяном калориметре, и измерялось количество выделенного углекислого газа. Рассчитав, сколько углерода содержалось в выделенном морской свинкой углекислом газе, исследователи определили количество тепла, освободившегося при сжигании этого количества углерода. Было найдено, что количество тепла, отданного организмом морской свинки и освободившегося при сжигании углерода, одинаково.

Опыты Лавуазье и Лапласа повторили в 1823 г. Дюлонг и Дебре, использовавшие водяной калориметр. Авторы пришли к заключению, что теплообразование в организме в их опыте на 11 % превышало количество тепла, которое по расчету должно было освободиться, если бы кислород шел на окисление углерода. Отсюда был сделан виталистический вывод, что химическое поведение элементов в организме подчинено влиянию жизненной силы.

Вскоре представление об окисляемых в организме веществах коренным образом изменилось. Ю. Либих показал, что ими являются белки, жиры и углеводы, а не непосредственно углерод, как это думали Лавуазье, Лаплас и др. Либих высказал мысль, что белки имеют значение в организме преимущественно как строительный материал для образования тканей тела, тогда как жиры и углеводы используются исключительно как источники энергии, подвергающиеся окислению до углекислого газа и воды. Поэтому Либих назвал белки пластическими веществами, не отрицая вместе с тем их энергетического значения, а углеводы и жиры – дыхательными пищевыми веществами, или поставщиками тепла.

После того, как было выяснено, какие вещества окисляются в организме, и каковы конечные продукты распада белков, жиров и углеводов, появилась возможность определять полный баланс прихода и расхода питательных веществ и судить об общей интенсивности обмена. Такая работа была впервые проведена дерптскими (тартускими) физиологами Ф. Биддером и А. Шмидтом в 1852 г. Для этой цели они в опытах на кошке исследовали газообмен в камере Реньо и Рейзе и одновременно путем химического анализа определяли состав принятой пищи и выделенных из организма кала и мочи. Впоследствии более детальные исследования баланса обмена веществ разных животных и человека провели К. Фойт, М. Петтенкофер и другие физиологи и патологи. В ходе этих исследований была показана обязательная необходимость белков в питании животных, так как они являются незаменимыми питательными веществами. Полученные данные послужили обоснованием норм питания, установленных впервые Фойтом.

В дальнейшем было выяснено, что об интенсивности обмена веществ, а также о том, какие питательные вещества преимущественно окисляются в организме, можно судить по данным газообмена. Первые указания на это дали опыты Реньо и Рейзе (1840, 1848), которые сконструировали аппаратуру для длительных исследований обмена газов у разных животных (камеры с замкнутой циркуляцией воздуха). Эти исследователи нашли, что соотношение между количеством выделяемого углекислого газа и поглощаемого кислорода (это соотношение Пфлюгер в 1878 г. назвал дыхательным коэффициентом) различно в зависимости от того, какие вещества окисляются в организме.

Во второй половине прошлого века способы исследования газообмена были значительно усовершенствованы К. Фойтом, М. Петтенкофером, В.В. Пашутиным, Н. Цунцем и др. Петтенкофер в 1866 г. построил камеру для определения газообмена у человека; ее размеры были таковы, что испытуемый мог в ней работать, есть и спать. Н. Цунц и А. Гепперт сконструировали переносную аппаратуру для определения газообмена за короткие промежутки времени. Эта аппаратура позволяла исследовать газообмен в клинической практике, а также в условиях трудовой деятельности.

В результате значительного числа исследований, проведенных в конце прошлого века, было изучено, как изменяется газообмен в зависимости от пола, возраста, веса тела, приема пищи и голодания, температуры тела, мышечной работы, сна, зимней спячки и пр. Был изучен также газообмен при равных заболеваниях: диабете, анемии и др. А. Магнус-Леви обнаружил при гипертиреозидизме увеличение газообмена, а при гипотиреозидизме – его понижение.

Исследования газообмена приобрели особенно большое значение после того, как было установлено, что они предоставляют возможность рассчитать общие энергетические затраты организма. Первое весьма приблизительное вычисление количества тепла, освобождающегося в организме человека, произвел Г. Гельмгольц. В своих расчетах он исходил из того, что 75 % тепла освобождается при окислении углерода и водорода, а 25 % – за счет других химических процессов. Гельмгольц подсчитал, что энергетические затраты человека весом в 82 кг. составляют 2700 кал. в сутки. В 90-х годах ученик К. Фойта – М. Рубнер – разработал точные способы расчета энергетических затрат организма по данным газообмена. Он установил, какое количество тепла освобождается в организме при потреблении 1 л. кислорода (калорический эквивалент кислорода) при разном дыхательном коэффициенте, т. е. в зависимости от того, какие вещества преимущественно окисляются в организме. В соответствии с этими данными, зная количество кислорода, поглощенного организмом, и дыхательный коэффициент, можно рассчитать энергетические затраты человека или животного. Этот метод получил название непрямой калориметрии, и его точность была проверена Рубнером посредством прямой калориметрии. Для этого Рубнер построил калориметрическую камеру, позволяющую производить определение тепла, отдаваемого находившимся в камере организмом, и одновременно с этим исследовать газообмен.

Рубнером были установлены некоторые законы энергетики организма: энергетическое правило поверхности, согласно которому обмен энергии пропорционален поверхности тела, и закон изодинамии, по которому питательные вещества могут в энергетическом отношении заменять друг друга в соответствии с их калорическими коэффициентами.

Наряду с исследованиями интенсивности обмена веществ, в XIX столетии были открыты некоторые факты относительно особенностей обмена в разных органах. В этой связи следует остановиться на классических исследованиях К. Бернара (1848–1855) гликогенообразовательной функции печени. Он установил, что притекающий с кровью к печени сахар превращается здесь в гликоген (животный крахмал). Последний может образовываться в печени и из белков. Отложенный в печени гликоген постепенно расщепляется и образующаяся при этом глюкоза поступает в кровь. Это было доказано экспериментами, в которых исследовалось количество сахара в крови воротной и печеночной вен и было обнаружено, что в крови, оттекающей от печени, содержание сахара выше, чем в крови, притекающей к печени. Эти факты, по мнению Бернара, свидетельствовали о том, что печень секретирует сахар в кровь. Эту функцию печени он назвал «внутренней секрецией», считая ее характерной особенностью то, что сахар, образуемый печенью, выделяется не наружу, а в кровь. Бернар полагал, что образование сахара в печени контролируется нервной системой. Доказательством служил опыт с «сахарным уколом», состоящий в том, что укол в дно четвертого желудочка вызывает увеличенное расщепление гликогена в печени, накопление его в крови и выделение с мочой.

* * *

Рассмотрение основных достижений физиологии в XIX столетии позволяет сделать несколько заключений.

В рассматриваемый период эксперимент, дополненный некоторыми относительно простыми инструментальными способами наблюдения и регистрации функций живого

организма, стал основным методом изучения жизнедеятельности. Благодаря этому была создана физиология органов и систем организма.

С помощью различных физических и химических методик была приобретена возможность измерения многих физиологических процессов. Число и мера прочно вошли в обиход физиологических исследований.

Руководящим принципом изучения регуляции функций организма, был принцип нервизма; были достигнуты большие успехи в установлении нервного контроля над деятельностью различных органов.

На протяжении XIX столетия физиологические исследования носили в основном аналитический характер. Был накоплен очень большой фактический материал, который не мог быть обобщен на основе господствовавших в то время механистических воззрений. Синтетическое рассмотрение жизнедеятельности целостного организма и изучение природы основных физиологических процессов стали задачами физиологии XX столетия.

Глава 31

Развитие биогеографии, экологии и биоценологии

Влияние Ч. Дарвина на биогеографию.

Ко времени создания «Происхождения видов» зоогеография и фитогеография уже достигли достаточно высокого уровня и дали Дарвину большое число убедительных фактов и выводов, подтверждающих историческое развитие животных и растений. В основе биогеографических представлений Дарвина лежал принцип монофилетического возникновения видов в известных географических центрах, откуда они расселялись по земному шару под влиянием прогрессивного увеличения численности, а также воздействия различных внешних факторов. При этом растениям и животным приходилось преодолевать разнообразные преграды, которым Дарвин придавал важное значение. В числе способов преодоления преград он обращал особое внимание на так называемые случайные причины и некоторые из них, как, например, возможность расселения с помощью птиц и других животных, исследовал даже экспериментально. В главе 25 уже отмечалось, что Дарвин раскрыл причины возникновения разорванных ареалов и показал огромное значение для дивергенции видов островной и иного рода географической изоляции. Он доказал непрерывность не только процесса расселения видов в пространстве, но и непрерывность исторического развития их во времени. Тем самым под биогеографию был подведен прочный эволюционный, исторический фундамент, и она превратилась из преимущественно эмпирической отрасли знания в подлинную науку. Как подчеркнул немецкий зоолог К. Земпер (1880), до Дарвина зоогеографы довольствовались лишь описанием современного географического распространения животных. После Дарвина перед зоогеографией встала задача – изучать распространение и распределение животных не только в пространстве, но и во времени.

Под плодотворным влиянием идей, выдвинутых Дарвином, заметно возрос общий интерес к проблемам биогеографии, увеличилось число фито- и зоогеографических исследований в различных частях света, стали появляться крупные сводки. При этом специальное внимание уделялось исторической биогеографии, тогда как экологическое ее направление, заложенное в 50-е годы XIX в. трудами чешского зоолога Л. Шмарды, развивалось менее интенсивно. Правильнее при этом говорить не столько о биогеографии в целом, сколько о фитогеографии и зоогеографии как самостоятельных науках, ибо в рассматриваемый период они формировались преимущественно отдельно, хотя и базировались на одних и тех же эволюционных принципах и, в конечном счете

«оплодотворяли» друг друга.

Экспедиционные исследования флоры и фауны, столь важные для развития биогеографии, в значительной мере концентрировались в экваториальной Африке, Южной Америке, Южной Азии, а также в малоизвестной для европейских ученых Средней и Центральной Азии. В них участвовали специалисты самых различных стран, включая Россию. Они внесли выдающийся вклад в накопление и обобщение данных о составе и путях формирования фаун и флор континентов и морей. Характерно, что отечественные ученые не ограничивались изучением территории России, но предпринимали далекие путешествия. Например, зоолог и ботаник Г.И. Лангсдорф участвовал в кругосветном плавании И.Ф. Крузенштерна, ряд лет исследовал Японию, Северо-Западную Америку, Бразилию. Благодаря самоотверженному труду Н.М. Пржевальского были собраны исключительно ценные материалы в Центральной Азии и на Дальнем Востоке. Эти исследования в Монголии были продолжены П. К. Козловым и Г.Е. Грум-Гржимайло. Многие годы отдал изучению природы Новой Гвинеи, Филиппин, Индонезии, Австралии, Микронезии и Меланезии Н.Н. Миклухо-Маклай.

Развитие зоогеографии.

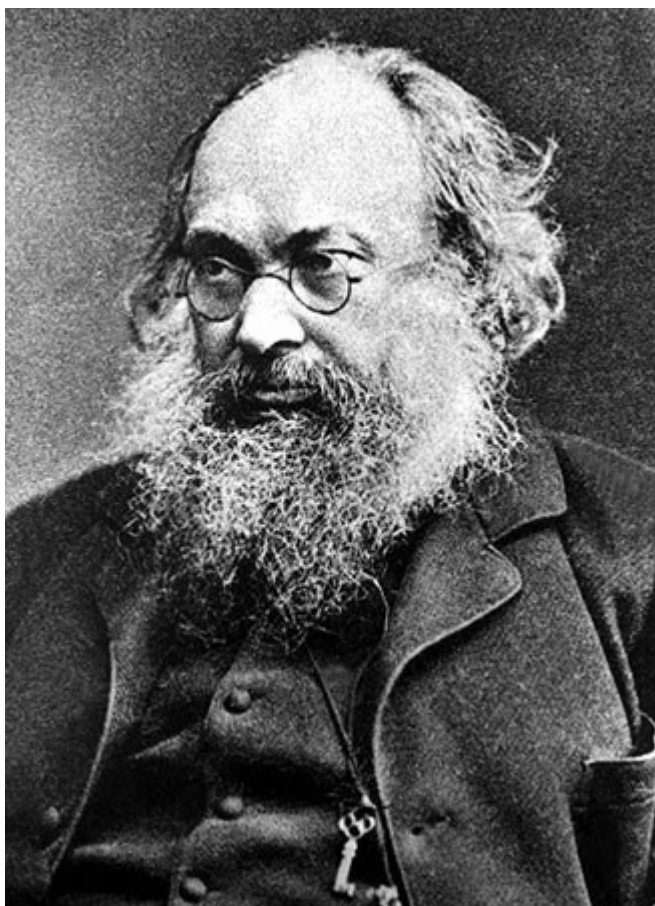
Интенсивное изучение фауны различных стран и континентов привело к накоплению огромного фактического материала, создало новые возможности для теоретического его обобщения, появления капитальных монографий и сводок. Большое внимание при этом уделялось зоогеографическому районированию суши. Английский орнитолог Ф. Склетер еще в 1858 г. на основании изучения особенностей распространения птиц (главным образом воробьиных) предложил разделить сушу на шесть областей: Палеарктическую, Эфиопскую, Индийскую, Австралийскую, Неарктическую, Неотропическую. Птицы, как один из наиболее изученных классов, оказались во многих отношениях весьма удачным объектом для районирования их распространения. К тому же Склетер провел исследование столь тщательно, что его система зоогеографических областей не только была принята современными учеными, но с сравнительно небольшими уточнениями сохранилась до наших дней. Позднее Ф. Склетер (впервые в 1874 г., а затем в 1890 г. совместно с У. Склетером) распространил свою схему на млекопитающих. Вместе с тем он убедился в необходимости детализации этой схемы. Для этого он выделил о-в Мадагаскар в особую Лемурийскую область, а Новую Зеландию – в Пацифическую.

Большое значение для упрочения эволюционных принципов в зоогеографии и формирования исторической, или, как ее иногда называют, генетической, зоогеографии имела книга швейцарского палеонтолога Л. Рютимейера «О происхождении животного мира» (1867), в которой была предпринята попытка классифицировать существующие фауны по времени их возникновения. С этой идеей перекликалось высказанное Т. Гексли в 1868 г. предложение основывать районирование на эволюционном принципе и для этого при выделении зоогеографических областей учитывать основные центры видообразования. Так, для изученного Гексли отряда куриных Австралия явилась центром развития большеногих кур, Неотропическая область – краксов, Палеарктика – тетеревиных, Индийская область – фазановых и т. д. Гексли внес некоторые уточнения в схему Склетера и объединил все области в две большие группы – Арктогею и Нотогею, охватывавшие соответственно северное и южное полушария.



Альфред Уоллес. 1823–1913.

Развитию зоогеографии на основах дарвинизма во многом способствовала деятельность А. Уоллеса, который в 1860 и 1880 гг. опубликовал крупные исследования, посвященные Малайскому архипелагу и двухтомную монографию «Географическое распространение животных» (1876). В последней Уоллес обобщил обширный материал о распространении не только современных, но и вымерших животных до рода включительно. Специальное внимание Уоллес обратил на условия распространения животных, преодоление ими зоогеографических преград. При этом он, вслед за Дарвином, выступал против злоупотребления «континентальными мостами», т. е. совершенно гипотетическими сухопутными соединениями материков, к которым часто произвольно прибегали зоогеографы в поисках объяснения тех или иных «загадочных» особенностей ареалов животных, не считаясь с данными геологии и палеогеографии. Вместе с тем в сочинении Уоллеса, как показали Н.А. Северцов и М.А. Мензбир, имелись некоторые существенные недостатки. Так при анализе факторов распространения животных Уоллес оперировал почти исключительно историческими причинами и недооценивал роль современных условий. В основу районирования суши он положил только териологические данные, а региональной зоогеографией океана почти не интересовался.



Николай Алексеевич Северцов. 1827–1885.

Напротив, русские ученые, следуя идеям Дарвина, не ограничивались чисто историческим подходом, но неизменно учитывали экологические особенности и закономерности их изменения на изучаемой территории. Традиции экологического подхода к проблемам зоогеографии, которые были заложены в отечественной науке еще в первой половине XIX столетия, получили развитие, прежде всего в трудах Н.А. Северцова. Его по справедливости принято считать основоположником отечественной исторической зоогеографии. Однако и в своих зоогеографических работах, исследуя вопросы формирования фаун, он отнюдь не пренебрегал современными условиями, усматривая в них возможность раскрытия путей исторического развития животного мира и реконструкции его среды обитания в далеком прошлом. Принципиально важно, что Северцов, в отличие от большинства зарубежных зоогеографов, оперировал в основном видами, а не более высокими таксономическими категориями. Таким образом, русская зоогеография сразу же приобрела своеобразный, оригинальный характер. Сказанное отчетливо видно на примере труда Северцова «Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных» (1873). Задумав это исследование в чисто экологическом плане, Северцов вскоре пришел к выводу, что «многое в нынешнем распространении животных объясняется не нынешними географическими и физическими условиями, а теми давно минувшими, которые открывает геология»²⁶⁵. Для осуществления намеченного генетического анализа фауны Северцов широко использовал статистический метод, сравнивая количество видов, отчасти родов и других таксономических категорий в различных районах, поясах; сопоставляя число представителей разных по происхождению фаун и т. д. Как эколог, Северцов применил

²⁶⁵ Н.А. Северцов. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. М., Изд-во АН СССР, 1953, стр. 11.

*количественную оценку для характеристики не только зоогеографических, но и экологических явлений. Он писал, что значение «числовых данных, особенно процентных.... при определении отношений среднеазиатской фауны к другим палеарктическим и при указании различий в периодических явлениях птичьей жизни на разных высотах... состоит в том, что они весьма ясно представляют общее выражение влияния местных условий, климатических и топографических, на состав местной фауны, на географическое распространение и жизненные явления животных...»*²⁶⁶ *Описанный методический прием оказался весьма перспективным и получил широкое распространение в трудах последующих зоогеографов.*

Большое принципиальное значение имела мысль Северцова о возможности на основании изучения особенностей современной фауны раскрыть не только пути ее возникновения, но и доказать некоторые палеогеографические и геологические явления, трудно устанавливаемые иными способами. Так, сопоставление ареалов евразийских и североамериканских оленей позволило Северцову обосновать существование в прошлом северного сухопутного соединения между Азией и Америкой. Северцов считал возможным судить о характере фауны птиц ледникового периода, исходя из характера современной высокогорной фауны. Эволюционная направленность всей книги особенно отчетливо проявлялась при рассмотрении проблемы видообразования, например, происхождения горных баранов.

Таким образом, уже в этой работе, посвященной в сущности сравнительно ограниченному району, Северцов затронул ряд коренных вопросов зоогеографии и положил начало этой отрасли отечественной науки.

В той же работе, правда, всего лишь в подстрочном примечании (на стр. 28–29), Северцов бегло остановился на системе районирования всей суши и несколько более подробно Палеарктической области. Схему Склетера и Уоллеса он предложил дополнить Антарктической областью («для южнополярных весьма своеобразных морских птиц»). В пределах Палеарктики Северцов различал: полярную тундру; европейско-сибирскую тайгу, или северную лесную область (правильнее было бы сказать подобласть); средиземноморскую область; среднеазиатскую и, наконец, северо-китайскую области. Бросается в глаза, что некоторые из перечисленных подобластей выделены, исходя из ландшафтно-экологических особенностей.

Эту идею Северцов положил в основу районирования Палеарктики. Свою схему районирования Палеарктики он подробно изложил в работе «О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка» (1877). Эта работа стала основополагающей для отечественной зоогеографии благодаря богатству материала, строгости выводов, а главное – вниманию к теоретическим и методологическим сторонам темы. В основу зоогеографического анализа Северцов положил изучение особенностей распространения видов, использовал данные геологии, истории формирования фауны и пр. В противоположность Уоллесу, Северцов подчеркнул большое значение для зоогеографии современных условий. Северцов писал, что он «принял за основание физико-географическое деление нашего материка, преимущественно по растительности, доставляющей зверям и птицам пищу и убежище»²⁶⁷. Южную границу Палеарктической области Северцов уточнил также исходя из современных условий: за нее он принял северный предел тропических дождей. При характеристике зоогеографических подразделений, по Северцову, следует оперировать не одним только числом видов и статистическим сравнением особенностей их распространения, но дополнять сведениями по экологии, например о сезонной жизни животных. Примечательно, что в специфичности

²⁶⁶ Там же, стр. 89.

²⁶⁷ Н.А. Северцов. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка. – Изв. Русск. геогр. об-ва, 1877; т. 13, вып. 3, 135.

видового состава фауны Северцов усматривал «самую наглядную вывеску особых, благоприятных для них условий борьбы за существование в этой области, не встречающихся в других областях»²⁶⁸. Борьба за существование между аборигенными видами животных, хорошо приспособившимися к местным условиям, и видами, пришедшими извне, может играть роль трудно преодолимой преграды, не менее важной, чем физические препятствия.

Интересные соображения были высказаны Северцовым по поводу границ областей и округов. На суше они нередко бывают весьма неотчетливы и представлены переходными полосами. Поэтому надлежит в первую очередь обращать внимание не столько на установление границ, сколько на выявление центров округов, где их специфические черты выражены в наибольшей степени.

Исходя из совокупности данных, Северцов предложил следующую схему Палеарктики:

А. Северная часть

- I. Полярная полоса**
 - 1. Полярный округ**
- II. Полоса тайги**
 - 2. Североевропейский округ**
 - 3. Урало-сибирский округ**
 - 4. Восточносибирский округ**
- III. Переходная полоса**
 - 5. Среднеевропейский округ**
 - 6. Урало-барабинский округ**
 - 7. Даурский округ**

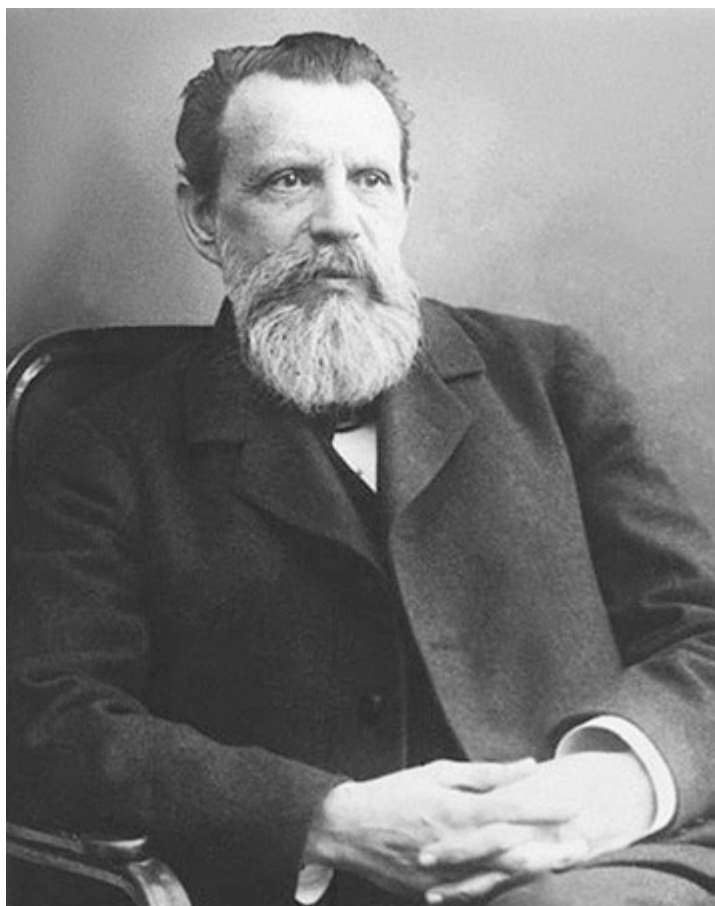
Б. Южная часть

- IV. Юго-западная полоса**
 - 8. Атлантический округ**
 - 9. Средиземноморский округ**
- V. Полоса пустынь**
 - 10. Североафриканский округ**
 - 11. Западноазиатский округ**
 - 12. Среднеазиатский округ**
 - 13. Тибетский округ**
 - 14. Синдский округ**

Таким образом, в своей статье Северцов обосновал важнейшие принципы зоогеографии и нарисовал широкую программу исследований, отнюдь не ограниченную одними вопросами истории формирования фаун. Поэтому нет оснований, как это обычно делают, видеть в Северцове только основоположника отечественной исторической зоогеографии. На самом деле для него скорее был характерен комплексный – и исторический, и экологический – подход, чем он решительно отличался от современных ему ведущих зарубежных зоогеографов.

Гармоничное сочетание принципов и методов исторической и экологической зоогеографии характерно и для книги последователя Северцова М.Н. Богданова «Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины средней и нижней Волги» (1871). Большой вклад в зоогеографическое познание Средней Азии внес А.П. Федченко.

²⁶⁸ *Н.А. Северцов*. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка. – Изв. Русск. геогр. об-ва, 1377, т. 13, вып. 3, стр. 149.



Михаил Александрович Мензбир. 1855–1935.

Зоогеографические идеи Северцова успешно развил его ученик М.А. Мензбир. В 1882 г. в магистерской диссертации «Орнитологическая география Европейской России» он на основе изучения огромных коллекций и обобщения обширной литературы детализировал схему районирования Палеарктики Северцова. Одновременно Мензбир подчеркивал, что в зоогеографических исследованиях надо делать упор не на классификации территорий, а на выяснение качественного своеобразия свойственных им фаунистических комплексов в связи с их происхождением и распространением, на фоне Исторических и современных условий. Осуществление этих задач возможно лишь путем анализа ареалов видов. Эта работа Мензбира интересна также тем, что содержит один из наиболее полных исторических очерков развития зоогеографии как науки.

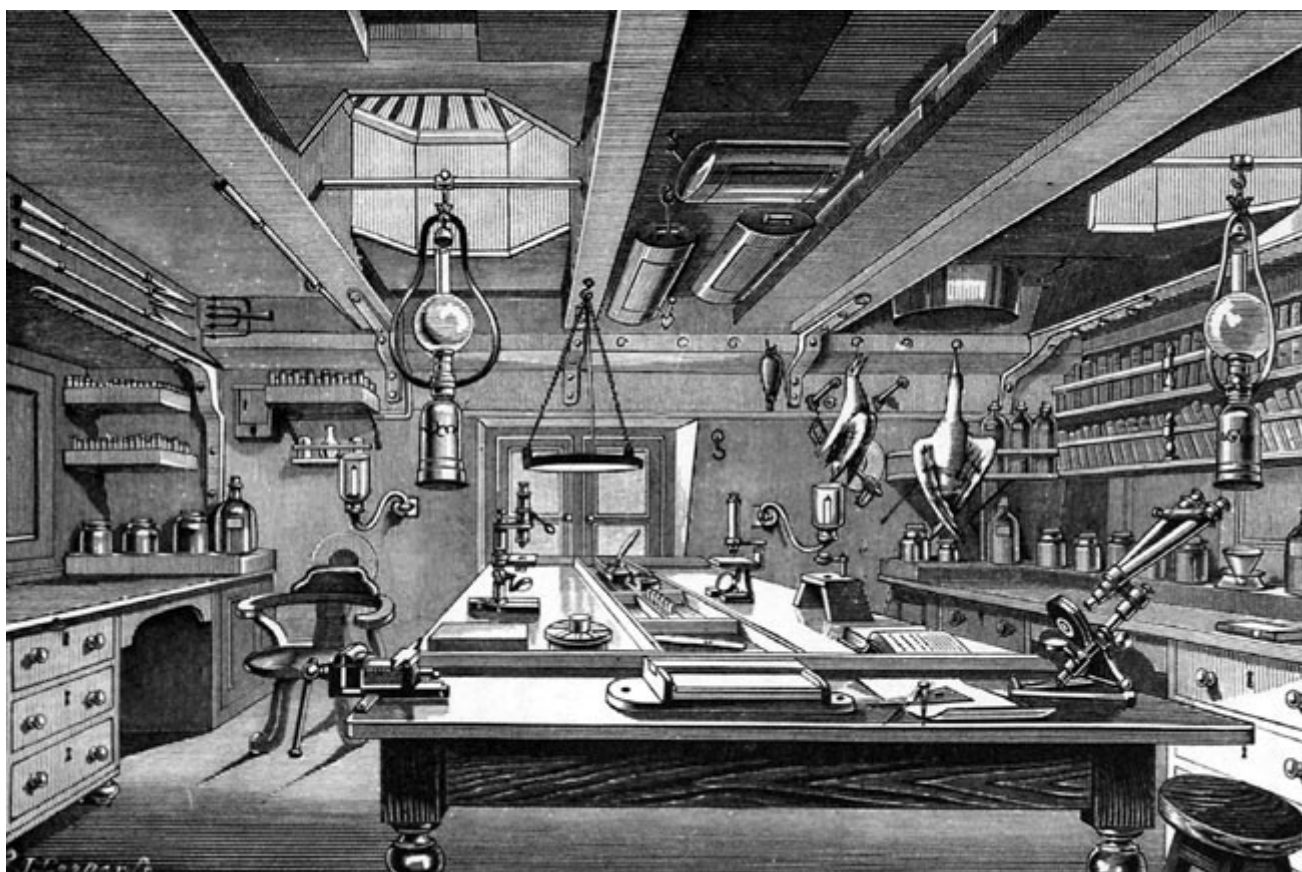
Упрочению экологической трактовки зоогеографических подразделений Палеарктики способствовала выдвинутая известным почвоведом и географом В.В. Докучаевым (1892) идея о природных, или, как теперь говорят, ландшафтно-географических зонах, охватывающих все элементы природы, включая животных.

Примерно в те же годы различные зарубежные авторы продолжали уточнять ранее предложенные схемы зоогеографического районирования суши, основываясь на распространении тех или иных групп животных. Так, А. Гейлприн (1887) предложил объединить Палеарктику и Неарктику в общую Голарктическую область. А. Рейхенов (1888), исходя из распространения семейств птиц, выделил шесть зон и в них девять областей. В. Блейфорд (1890) сохранил только три области – Австралийскую, Южноамериканскую и Арктическую. Дж. Аллен (1878) соединил Восточную и Эфиопскую области в Индо-Африканскую. В противоположность этому Р. Лидекер (1896) выступил со схемой, включающей десять областей и три царства (Арктогея, Неогей, Нотогея). Этим перечнем далеко не исчерпываются все нововведения в области зоогеографического районирования.

Различаясь в деталях, все упомянутые схемы покоились, на статистических отличиях состава фаун областей и их генезиса. Экологические особенности сравниваемых территорий не привлекали должного внимания исследователей. Одно из немногих исключений составили работы американского зоолога Ч. Мерриема (1892, 1899), выдвинувшего применительно к Северной Америке идею о «зонах жизни», границы которых определяются различиями температур. Указанные зоны Меррием уподоблял вертикальным поясам, свойственным горам, что подчеркнул одинаковыми названиями тех и других. Эти последние сохранились в современной американской литературе, но принципы выделения зон жизни, принимавшиеся Мерриемом, во многом оказались, как отметил В. Шелфорд (1934), несостоятельными.

Зоогеографическое изучение морей и пресных водоемов.

Зоогеографическое изучение морей по сравнению с сушей развивалось медленнее, очевидно, в связи со специфическими трудностями исследования их фауны. Тем большую роль сыграли крупные океанографические экспедиции, предпринимавшиеся учеными ряда стран. Среди них особое место занимает плавание зоолога У. Томсона и океанолога Д. Мерри на английском корвете «Челленджер» в 1872–1876 гг. Научные результаты этой экспедиции заняли 50 томов. Они послужили историческим рубежом в становлении морской зоогеографии. Основоположником ее считается немецкий зоолог А. Ортман, опубликовавший в 1896 г. «Основы морской зоогеографии». Эта книга сохранила определенную научную ценность до наших дней.



Лаборатория на судне «Челленджер».



Морская биологическая станция в Севастополе (основана в 1871 г.).



Морская биологическая станция в Неаполе (основана в 1872 г.).

Для познания состава и географического распространения морской фауны много дали экспедиционные исследования различных стран, широко охватившие морские акватории, вплоть до бассейна Северного Ледовитого океана. В частности, в Баренцовом и Карском морях в 1872–1873 гг. работала австрийская экспедиция, в 1875–1876 и 1878 гг. – шведская (под руководством Э. Норденшельда), в 1879–1884 гг. – голландская. Исключительно большое значение имела Мурманская научно-промысловая экспедиция, организованная Н.М. Книповичем и длившаяся с 1899 по 1907 г. Более ранние экспедиции К.М. Бэра, Н.И. Андрусова, К.Ф. Кесслера и других положили начало изучению Балтийского, Черного и Каспийского морей.

Много ценных материалов принесли полустационарные исследования И. Лоренца (1863) в Адриатическом море, В. Гензена (1877) в Северном море, И. Вальтера (1893–1894) и др. Они были существенно углублены со времени организации специальных постоянных морских биологических станций. Первая из них была создана в 1871 г. в Севастополе, затем – в 1872 г. в Неаполе, в 1876 г. – в Ньюпорте (атлантическое побережье США) и т. д.

Зоогеографические исследования охватили и пресные водоемы. Специального упоминания заслуживают работы польского ученого В.И. Дыбовского, который в 1867–1876 гг. изучал своеобразную фауну Байкала и установил ее эндемический характер. В 1868 г. в Московской и Рязанской губерниях приступила к работе первая озерная экспедиция, которая положила начало планомерному изучению пресных вод. В 1890 г. известный гидробиолог Цахариас основал первую пресноводную станцию на оз. Плён в Германии. Спустя год такая же постоянная биологическая станция была открыта на оз. Глубоком под Москвой.

География растений.

Под влиянием идей Дарвина развивалась как в историческом, так и в экологическом направлениях также и фитогеография. Этому способствовала широкая экспедиционная деятельность. В ботанико-географических работах преобладал экологический подход. Первая попытка характеризовать растительные формации мира в связи с климатическими условиями была предпринята в классическом труде немецкого ботаника А. Гризебаха «Растительность земного шара в ее климатическом подразделении» (1872). А. Гризебах разделил сушу на пояса формаций и 24 основные области. Примечательно, что книга датского ботаника Е. Варминга «Ойкологическая география растений» (1896) в сущности представляла не столько сводку по географии, сколько по экологии растений. То же можно сказать и о «Географии растений на физиологической основе» (1898) немецкого ботаника Шимпера, в которой он попытался объяснить особенности строения растений физиологическими причинами.

Напротив, в двухтомном произведении крупнейшего немецкого систематика А. Энглера «Опыт истории развития растительного мира, в особенности флористических областей, с третичного периода» (1879–1882) упор делался, как следует из названия, на эволюцию флористических комплексов. Энглеру принадлежит инициатива в исторической трактовке проблем ботанической географии. Он по праву считается одним из основоположников эволюционной географии растений. Энглер убедительно показал, что причины многих особенностей распространения растений, не объяснимые современными климатическими условиями, кроются в истории развития флоры.

К сочетанию статистического метода с климатическим, чтобы учесть влияние как исторических, так и современных факторов, стремился и другой немецкий ботаник О. Друде. Под статистическим методом он подразумевал изучение состава и происхождения флоры. В 80-90-е годы XIX в. Друде опубликовал ряд работ, посвященных ботанико-географическому районированию земного шара. Он предложил различать 14 областей, в свою очередь подразделенных на большое число провинций. В 1896 г. Энглер и Друде положили начало

изданию серии монографий по растительности отдельных регионов под общим названием «Растительность земного шара».

Успешному развитию ботанической географии в России во многом способствовали широкие флористические исследования, охватившие не только центральные части Европейской территории страны, но и многие далекие окраины. Это сделало возможным переход в середине XIX столетия к ботанико-географическим обобщениям. Важной вехой в формировании данной отрасли отечественной науки послужила работа одного из сотрудников Северцова по экспедиции Академии наук в Среднюю Азию И.Г. Борщова. В труде «Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края» (1865) Борщов дал географический и экологический анализы флоры этого края и впервые в русской ботанической литературе привел карты ареалов ряда видов растений.



Андрей Николаевич Бекетов. 1825–1902.

Основоположником отечественной ботанической географии был А.Н. Бекетов, руководствовавшийся в своих исследованиях историческим методом. Его перу принадлежит первый обзорный «Фитогеографический очерк Европейской России» (1884). Бекетов подходил к анализу растительности с эволюционной и экологической точек зрения. В 1896 г. он опубликовал первый на русском языке оригинальный курс ботанической географии. В нем был освещен широкий круг вопросов, включая характеристику флоры ботанико-географических областей, историю расселения растений, анализ влияния на них условий произрастания. Издание учебника Бекетова имело большое значение для популяризации ботанической географии среди студентов и специалистов и упрочения идей дарвинизма в этой важной отрасли ботаники.

Руководствуясь принципами и методами эволюционной географии растений Энглера, Д.И. Литвинов (1890 и др.) попытался выяснить некоторые особенности флоры европейской

части страны на основе изучения ее третичной и более поздней истории. Специальное внимание Литвинов (1891) уделил дискуссионной проблеме третичных реликтов и реликтовых сообществ.

Для развития теории ботанической географии много сделал ученик и последователь Бекетова А.Н. Краснов. Он считал воздействие внешних условий на организмы основным фактором формирования и эволюции растительного покрова, и рассматривал его в историческом аспекте. В экологических представлениях Краснова сказывались некоторые элементы ламаркистской трактовки. Тем не менее, его вклад в отечественную фитогеографию был очень велик. В частности, надо отметить его фундаментальный труд «География растения» (1899).

Экологические воззрения Дарвина и Геккеля.

Если труды Дарвина оказали столь выдающееся влияние на развитие зоогеографии и ботанической географии, то еще большую роль они сыграли в судьбе той новой отрасли биологии, которую вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» Геккель назвал экологией.

В сущности, вся эволюционная теория Дарвина была тесно связана с экологией; его труды насыщены экологическими фактами и обобщениями, а некоторые работы (например, исследование роли дождевых, червей в образовании почвы, биологии насекомоядных растений и др.) были специально посвящены вопросам экологии.

Основные идеи теории Ч. Дарвина относительно подробно изложены в главе 25, поэтому отметим здесь лишь те, которые имели самое непосредственное отношение к экологии, определили ее развитие.

Наиболее важным для экологии было обоснование исключительной роли взаимодействия разновидностей и видов между собой в связи с условиями их существования. По мнению Дарвина, физические условия, в частности, температура и другие климатические факторы, становятся ведущими лишь в наиболее неблагоприятных для жизни ландшафтах, например на Крайнем Севере, в пустынях и т. д.

К числу кардинальных проблем экологии, исследованных Дарвином, в первую очередь принадлежит борьба за существование. В связи с нею Дарвин установил необычайно высокую потенциальную способность организмов к увеличению численности и вплотную подошел к проблеме динамики численности видов, в частности массовых размножений мышевидных грызунов.

Важным для теории экологии был и вывод Дарвина о несравненно большей остроте борьбы за существование в пределах вида и между близкими формами, чем между разными видами. Глубоко и разносторонне анализируя биотические отношения, Дарвин раскрыл зависимость между животными и растениями. В отдельных случаях Дарвин прибегал к экспериментам, например, желая выяснить роль птиц в расселении растений или стремясь установить масштабы почвообразующей деятельности дождевых червей. При этом Дарвин не ограничивался описанием явлений, но сопровождал их количественной оценкой.

Дарвин не прошел мимо влияния образа жизни, условий существования и взаимодействия видов на их морфологию. Достаточно сослаться на его исследования насекомоядных растений, растений и их опылителей, не считая множества отдельных примеров, вроде биологического ряда пластинчатоклювых, различающихся по питанию и строению ротового аппарата.

В «Происхождении видов» содержатся глубокие мысли по теории акклиматизации. Дарвин доказал, что аборигенные виды вовсе не всегда наилучшим образом приспособлены к местным условиям. В ряде случаев интродуцированные формы могут оказаться значительно более жизнеспособными.

Уже этот беглый и далеко не полный перечень показывает, насколько обширен круг

экологических проблем, затронутых в сочинениях Дарвина.

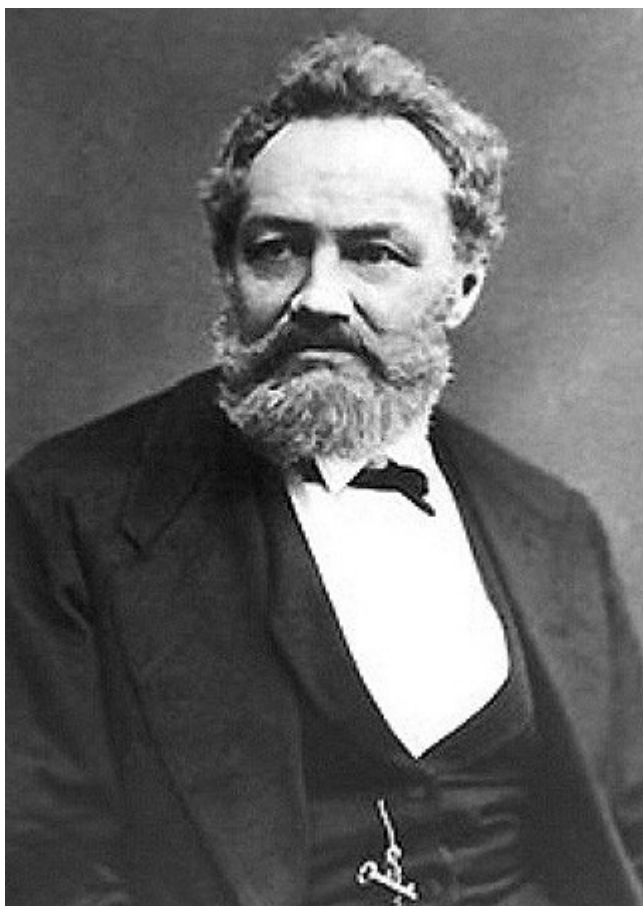
Спустя семь лет после публикации «Происхождения видов» Геккель в своей «Всеобщей морфологии» (1866) предложил назвать весь круг вопросов, который связан с проблемой борьбы за существование и влияния на животных комплекса физических и биотических условий, новым термином «экология» (от греческого слова *oikos*, т. е. жилище, местопребывание, убежище). Геккель дал развернутую характеристику этой отрасли биологии, целиком исходя из идей Дарвина, и затем неоднократно возвращался к определению содержания экологии в позднейших произведениях. В программной речи «О пути развития и задаче зоологии», произнесенной в 1869 г., Геккель сказал: «Под экологией мы подразумеваем науку об экономии, домашнем быте животных организмов. Она исследует общие отношения животных как к их неорганической, так и к их органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим животным и растениям, с которыми они вступают в прямые или не прямые контакты, или, одним словом, все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование»²⁶⁹.

Вслед за Дарвином, Геккель подчеркивал преобладающую роль биотических отношений сравнительно с действием неорганических факторов. Он обращал внимание на место животных в общей «экономии природы» и на несоответствие числа зародышей количеству взрослых особей. Геккель показал также значение различий экологических требований отдельных видов для богатства их группировок. Иными словами, Геккель отмечал оба аспекта, экологии – и видовой, и биоценологический.

Экология животных после Дарвина (вторая половина XIX века).

Широкое распространение учения Дарвина и, в частности, его экологических представлений способствовало усилению интереса к проблеме взаимодействия между организмами и влияния на них среды обитания. Развитие указанных исследований стимулировало выделение экологии в особую отрасль биологии и появление специального названия этой отрасли. Наконец, экологические исследования привлекли к себе внимание в связи с успешным решением ряда практически важных задач.

²⁶⁹ E. Haeckel. Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. – Jena. Zeitschr. für Naturwissenschaften, 1870, t. 5, 365.



Александр Федорович Миддендорф. 1815–1894.

Экология животных в рассматриваемый период развивалась в разных направлениях. Во-первых, продолжалось накопление данных об образе жизни («естественной истории») отдельных видов, прежде всего из числа имеющих хозяйственное или иное практическое значение. Одновременно на основе анализа подобного рода наблюдений возникали некоторые частные и более широкие теоретические обобщения. Так, А.Ф. Миддендорф (1869) во время путешествий на север и восток Сибири установил много новых интересных фактов о сезонных миграциях птиц, зимней спячке зверей, их приспособлениях к перенесению суровых условий, изучил отдельные проявления взаимодействия животных и растений, вроде сопряженного распространения ряда видов млекопитающих и птиц с некоторыми древесными породами, служащими им источником пищи и кровом. Миддендорф принадлежал к тем зоологам, которые отчетливо понимали настоятельную необходимость экологического изучения животных. Вместе с тем он предостерегал от упрощенного толкования зависимости животных от климатических условий, чем нередко грешили ученые в период становления экологии. Наконец, он указывал на необходимость накопления точно установленных фактов для создания теоретических обобщений.

Важные исследования в области экологии в этот период были выполнены М.Н. Богдановым. Он развивал экологические принципы и в своем курсе зоологии, который читал в Петербургском университете, а также в многочисленных научно-популярных статьях и книгах, посвященных преимущественно промыслово-охотничьим зверям и птицам. Благодаря этому к экологическим воззрениям приобщались молодые биологи, а также широкие круги читающей публики, любители природы, охотники и пр.

Познанию экологии животных, в частности охотничье-промысловых видов, способствовали многочисленные описания их образа жизни, а также наблюдения, содержащиеся в отчетах путешественников. Большинство таких материалов касалось

отдельных видов или фактов, но порой они характеризовали и некоторые более общие явления, например, динамику численности животных. Так, У. Хэдсон (1892) описал массовое размножение мышевидных грызунов на Ла-Плате, вызвавшие его причины и предложил называть подобные явления «волнами жизни». В конце столетия изучение колебаний численности охотничьих зверей и птиц началось и в России, для чего использовались данные пушной торговли, анкетные сведения, которые анализировались с помощью графиков и путем картирования (Туркин, 1894).

Естественно, что ученые больше всего занимались вопросами, имевшими практическое значение. К их числу относились: проблема массовых размножений вредителей сельского хозяйства и борьбы с ними; причины падения уловов рыбы; возможности повышения производительности пушного промысла; методы борьбы с переносчиками заболеваний и пр. Нередко эти исследования принимали весьма широкие масштабы. Их результаты не ограничивались только практическими рекомендациями, но одновременно много давали для развития экологии как науки. Не случайно, американский зоолог С. Форбс (1895) в одной из своих работ о сельскохозяйственных вредителях счел необходимым привести развернутое определение экологии (вполне адекватное формулировке Геккеля) и подчеркнуть ее огромное теоретическое и прикладное значение. По Форбсу, «это очень обширный, сложный и важный предмет. Однако обширность и значение его мы увидим лишь тогда, когда поймем, что к нему относится все учение Дарвина, с одной стороны, и что все сельское хозяйство зависит от него, с другой. Он включает действительно широкую сферу активной жизни и все формы материи и энергии в их влиянии тем или иным путем на живых существ»²⁷⁰.

Среди исследований, имевших практическую направленность и в то же время весьма существенных для экологии, следует отметить исследования А.А. Силантьева (1894, 1898 и др.). Силантьев находился под сильным влиянием идей Докучаева о тесном взаимодействии и непрерывном развитии всех элементов природы, включая животный мир. Он принял деятельное участие в комплексных исследованиях, организованных Докучаевым в связи с работами по ползающему лесоразведению на юге России. Силантьев сосредоточил внимание на изучении экологии вредных грызунов и насекомых, причин их массового появления и т. д. Решение перечисленных практических вопросов привело Силантьева к интересным теоретическим выводам и методическим предложениям, не утратившим значения до наших дней. В частности в 90-е годы XIX в. он выдвинул задачу прогнозирования численности вредителей, впервые поставил вопрос о необходимости количественных учетов животных и т. д. Силантьев фактически положил начало развитию промысловой и лесной экологии животных.

Массовые размножения вредных насекомых и огромный ущерб, наносимый ими сельскому хозяйству, естественно, привлекли к себе внимание энтомологов, приложивших много усилий для решения возникших перед ними задач.

В процессе изучения образа жизни наиболее опасных вредных насекомых и разработки мер борьбы с ними энтомологи неизбежно должны были принимать во внимание влияние условий обитания в разных частях ареала вида и его взаимодействие с другими организмами, т. е. встать на экологические позиции. В результате их исследования обогатили экологию большим новым фактическим материалом, а нередко и важными теоретическими обобщениями. В частности, глубокому изучению подверглась роль хищников и паразитов, с тем, что бы с их помощью препятствовать размножению вредных насекомых. И.И. Мечников энергично пропагандировал идею использования в этих целях микроорганизмов.

Биологический метод борьбы с вредителями начал применяться с конца XVIII в. В 70–80 годах XIX в. такие эксперименты получили дальнейшее развитие. В 1898 г. К. Рейли осуществил перевозку божьих коровок из Австралии в Калифорнию. Благодаря этим экспериментам накапливался материал о взаимоотношениях различных видов между собою.

В 80-е годы в связи с началом изучения почвообразующей роли животных, а затем

зарождением почвенной зоологии, стало выясняться их взаимодействие с почвой.

Во второй половине столетия значительного уровня достигли исследования, посвященные роли животных в процессе распространения заболеваний человека и животных. Успех этих исследований был связан с широким внедрением экспериментального метода и быстрым использованием полученных данных в медицинской и ветеринарной практике. Это способствовало изучению образа жизни, стадий развития, размножения и распространения большого числа малоизученных видов. В 1865 г. И.И. Мечников установил явление чередования поколений у нематод, профессор Казанского университета Н.М. Мельников в 1869 г. открыл наличие промежуточных хозяев у одного из видов цепней; известный путешественник А.П. Федченко (18/1) изучил в экологическом плане жизненный цикл ришты. Значительный вклад в изучение многих систематических групп внесли своими исследованиями немецкие паразитологи Г.Ф. Кюхенмейстер, К. Фогт, Р. Лейкарт, итальянец Б. Грасси, англичанин П. Мансон и др.

Падение уловов рыбы, наступившее сперва в Западной Европе, а затем и в России, вызвало повышенный интерес ученых к причинам сокращения промысла и закономерностям естественных флуктуаций численности. Многие отрицали возможность истощения запасов морских рыб в результате чрезмерного вылова; что же касается колебаний численности, то были выявлены факторы, сопряженные с плодовитостью, смертностью молоди, климатическими условиями, обеспеченностью кормом и т. п.

Среди отечественных зоологов в этом направлении много сделал профессор Петербургского университета К.Ф. Кесслер. Он исследовал фауну и промысел рыб Онежского озера, Финского залива, южных морей России и опубликовал ряд научных трудов. Формулирование основных положений теории динамики стада рыб и принципов рационального рыболовства связано с именами К.М. Бэра и Н.Я. Данилевского. Они организовали рыбохозяйственную экспедицию, которая работала с 1851 по 1870 г. на огромном пространстве от Каспийского и Черного морей до Северного Ледовитого океана, включая многие крупнейшие озера. Результаты экспедиции были изложены в девяти томах под общим заглавием «Исследования о состоянии рыболовства в России» (1860–1875). Бэр установил зависимость обилия рыбы от кормовых ресурсов водоемов, показал связь плодовитости и смертности, правильно раскрыл причины естественных колебаний численности. Крупный вклад в прикладную ихтиологию внесли О.А. Гримм, Н.А. Бородин, Н.М. Книпович и др.

Началось изучение в экологическом направлении фауны Черного моря. А.А. Остроумов проследил влияние солености и морских течений на распространение животных. Русские ученые не ограничивались исследованием отечественных морей, но распространили свою деятельность на Средиземное море, Атлантический и Тихий океаны.

Важное значение для экологии имела разработка метода количественной оценки численности водных организмов и их динамики. Большая заслуга в этом принадлежит немецкому гидробиологу В. Гензену, который в 70-х годах впервые произвел точную количественную оценку состояния и воспроизводства рыбных запасов и влияния на них промысла в Кильской бухте. В 1887 г. он же опубликовал работу «Об определении планктона, или носимого морем материала из животных и растений», в которой раскрыл характер биологических связей между морскими организмами и положил начало количественного определения продуктивности моря. В дальнейшем выдвинутые им принципы были распространены на пресные водоемы (Апштейн, 1896; Скориков, 1871), а затем связаны с исследованием физико-химических свойств водной среды, которые, как выяснилось, обуславливают различия состава и количества планктона (Брандт, 1899).

Углубленному экологическому и биоценологическому изучению водных организмов очень помогало сочетание экспедиционных исследований с детальными стационарными на морских и пресноводных биологических станциях.

В связи с усиливавшимся загрязнением внутренних водоемов, что вызывало тревогу уже во второй половине прошлого столетия, должен быть отмечен важный вывод, к которому

пришли О. Мюллер и Ф. Кон (1869 1870), о громадной роли растений и животных гидробионтов в процессе самоочищения воды.

Таким образом, мы видим, что в формировании экологии животных наряду со специальными экологическими исследованиями важную роль сыграли исследования, проводившиеся в рамках ранее существовавших отраслей биологии. Так, собственно, всегда бывает, когда формируется новая наука. Но в данном случае мы сталкиваемся с одной особенностью, которая связана с предметом экологии. В силу общебиологического значения этой науки уже на стадии ее становления, а в отдельных отраслях биологии даже раньше, складывался экологический подход в различных отраслях биологии – в морфологии, биогеографии, паразитологии, гидробиологии, энтомологии, ихтиологии и т. д. Его следует отличать от экологии, как науки. Но поскольку экологический подход в некоторых отраслях биологии сыграл важную роль в формировании экологии как самостоятельной науки, мы затронули такие исследования.

В результате взаимодействия с другими отраслями биологии выделялась и уточнялась проблематика и методы экологии. Как и другие науки, она приобрела, однако, самостоятельный характер, когда были разработаны ее теоретические основы. В общих чертах они сложились во второй половине XIX в. под влиянием практических потребностей и на базе того фактического материала, который был накоплен к тому времени.

Одним из важных обобщений последарвиновского периода, сыгравших исключительную роль в развитии экологии в наше время, была формулировка понятия популяции и определение присущих популяциям особенностей. Элементы этой концепции встречались в работах ряда ученых сравнительно давно, но они не шли дальше фрагментарных мыслей и наблюдений. Дарвин сформулировал их уже в более отчетливой форме, в частности, когда писал о динамике численности мелких грызунов, насекомых и связанных с ними хищных и насекомоядных животных. О ритме колебаний численности растений и животных говорил Г. Спенсер (1863).

В связи с изучением взаимоотношений между вредными насекомыми и их паразитами Белловуа и Лорен (1897) даже попытались сформулировать основные моменты математической интерпретации биологического контроля величины популяции, предложив довольно простое уравнение устойчивого ее состояния. Известный вклад в познание экологических популяций внесли специалисты по биометрии В. Уэлдон (1898) и другие, исследовавшие их преимущественно с точки зрения морфологического единства.

Пристальное внимание ученых в рассматриваемый период привлекали межвидовые группировки и взаимоотношения организмов. Так, М.Н. Богданов (1871) считал, что в первую очередь надо исследовать комплексы животных и растений, приуроченные к сравнительно небольшим участкам местности. Он писал, что каждый из них «представляет особую группировку как растений, так насекомых и других мелких животных, группировку, в свою очередь, колеблющуюся под влиянием изменений в условиях среды, а эти растения и мелкие, низшие формы животных составляют пищу высших форм и регулируют явления их жизни; поэтому, чтобы понять множество мелких обыденных явлений в жизни этих последних, необходимо изучить периодические явления в жизни растений и низших животных в связи с условиями среды»²⁷¹. Из приведенных слов видно, что Богданов вплотную подошел к представлению об органическом сообществе.

В 1874 г. в Германии появилась двухтомная книга Г. Йегера, содержащая характеристику распределения группировок животных по местообитаниям и ландшафтными зонам этой страны.

Фундаментальное значение имело формулирование немецким гидробиологом К. Мебиусом (1877), изучившим устричные отмели Северного моря, понятия «биоценоз». Мебиус исходил из теоретических представлений Дарвина и Геккеля о борьбе за

²⁷¹ М.Н. Богданов. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины средней и нижней Волги. – Труды Об-ва естествоисп. при Казанск. ун-те, 1871, т. 1, 189.

существование, влекущей за собой огромную диспропорцию между числом личинок и взрослых особей, тесное взаимодействие между самими устрицами и между ними и их врагами и конкурентами. Одновременно Мебиус подчеркивал зависимость существования моллюсков от характера грунта и физико-химических особенностей прибрежных частей моря. Конечный вывод Мебиуса, что устричная банка есть органическое сообщество, или биоценоз, возникший в процессе эволюционного развития под действием естественного отбора, имел принципиальное значение. С этим исследованием перекликалась работа С. Форбса (1887), рассматривавшего озеро с его населением как своего рода «микрокосм».

Поскольку объектами экологического изучения стали не только отдельные виды, но и их комплексы, ботаники К. Шретер и О. Кирхнер (1896, 1902) предложили различать соответственно ауто- и синэкологию что восприняли и зоологи.

Для зарубежной экологии уже во второй половине XIX столетия было характерно использование экспериментального подхода и сочетание методов экологии и физиологии. Таким образом, экспериментальное направление в экологии, приобретшее первостепенное значение в настоящее время, начало складываться уже на ранних этапах формирования экологии как науки. Упомянем, например, исследование В. Кюне (1864) о влиянии кислорода на подвижность амебы; опыты А. Кука (1895) над выживанием пустынных улиток; многочисленные эксперименты по воздействию на животных солености воды, света, температуры и других факторов среды. Важно, что при этом дело не ограничивалось отдельными опытами, но предпринимались серьезные попытки обобщить накопленные факты. Таковой была книга немецкого ученого К. Земпера «Естественные условия существования животных» (1880). Земпер различал физиологию органов и физиологию организмов; последняя, по его мнению, должна изучать взаимные отношения, которые регулируют баланс между требованиями какого-либо вида и естественными, внешними условиями его существования в широком смысле этого понятия. Земпер последовательно рассмотрел влияние на животных питания, света, температуры, воды, воздуха. Он специально остановился на явлении монофагии и приспособлениях к ней; разработал основные принципы закономерности, которая позднее получила название «пирамиды чисел», показал первостепенное значение колебаний и крайних пределов температур; экспериментально исследовал роль жизненного пространства в существовании организмов и т. д. К сожалению, это интересное сочинение осталось незавершенным. Сходное назначение имела капитальная сводка американского зоолога Ч. Девенпорта (1897–1899). Хотя она называлась «Экспериментальная морфология», но фактически освещала весьма широкий круг реакций организмов на воздействие физико-химических факторов.

Экология растений.

Существенно иным, чем в экологии животных, было положение в области изучения экологии растений и растительных сообществ. Прежде всего, эти два направления достаточно рано разделились на самостоятельные дисциплины, тогда как в зоологии до сих пор составляют единое целое. Однако даже теперь многие ботаники по-разному называют упомянутые отрасли и по-разному понимают их объем и взаимное соотношение. Нередко они рассматриваются как разделы геоботаники, трактуемой в широком смысле слова.

Экология растений одновременно зародилась в двух ботанических дисциплинах – фитогеографии и физиологии. Еще в додарвиновский период было накоплено много фактов о зависимости растений от условий произрастания и даже появились первые сводки. Учение Дарвина стимулировало экологическое изучение растительных организмов. Сошлемся, например, на труды крупнейших физиологов того времени немецких ученых Ю. Сакса (1865), а позднее и Г. Клебса, изучавших жизненные процессы растений в зависимости от света, температуры и прочих внешних условий. Правда, их взгляды страдали механицизмом, а трактовка некоторых реакций отличалась чрезмерной схематизацией, но, тем не менее,

деятельность названных ученых сыграла в экологии растений безусловно положительную роль.

В этот же период появились первые для нашей страны специальные экологические экспериментальные и полевые исследования профессора Казанского университета Н.Ф. Леваковского о влиянии теплоты, света, влажности и почвы на морфологию и развитие растений, в особенности на корневую систему. Идею о влиянии условий обитания на организацию и жизнедеятельность растений положил в основу морфологии А.Н. Бекетов. Он разработал стройную классификацию приспособлений растений к среде, главным образом к температуре и свету.

Пропаганде экологических воззрений, весьма способствовала энергичная деятельность К.А. Тимирязева, направленная на защиту и развитие эволюционной теории Дарвина. В значительной мере по экологической основе начал в 70-х годах свои опыты И.В. Мичурин.

Огромное влияние на формирование экологии растений оказала сводка Е. Варминга, опубликованная в 1895 г. и дважды переиздававшаяся на русском языке под названиями «Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ» (1901) и «Распределение растений в зависимости от внешних условий» (1902). В ней содержалась характеристика роли всех основных физико-химических и биотических факторов в жизни растений, классификация жизненных форм и описание главнейших растительных группировок. Варминг первым ввел термин «экология» в ботаническую литературу.

Фитоценология.

В более широких масштабах во второй половине XIX в. развивалась геоботаника. Одной из причин, способствовавших ее росту, была необходимость решить ряд актуальных задач лесоведения, лесоразведения, луговодства, освоения новых земель и пр. К тому же в литературе было накоплено много геоботанических описаний отдельных районов и выработались известные навыки полевого изучения растительных группировок.



Василий Васильевич Докучаев. 1846–1903.

Основы фитоценологических представлений заложил А. Гризебах. Будучи последователем Гумбольдта, он продолжал детальную разработку системы жизненных форм. Гризебах впервые определил формацию, как основную единицу растительности. Он же в 1866 г. первым предложил термин «геоботаника». Однако Гризебах вкладывал в него значительно более широкое содержание, чем это принято в настоящее время, объединяя вместе экологию растений, ботаническую географию, фитоценологию в современном их понимании. В двухтомном труде «Растительность земного шара» (1872) Гризебах сделал первую попытку описания растительного покрова Земли в связи с климатическими особенностями, а вместе с тем основываясь на жизненных формах и растительных формациях.

Австрийский ботаник И. Лоренц в начале 60-х годов предложил называть группировки растений растительными сообществами (Pflanzengesellschaft), и этот термин получил признание в мировой литературе. Ценным нововведением Лоренца была «культур-географическая», т. е. геоботаническая карта обследованного района Австрии. В те же годы другой австрийский ботаник А. Кернер попытался раскрыть взаимные отношения растений в растительных сообществах. Он был одним из первых исследователей фитоценозов. В качестве основной единицы растительного покрова Кернер принимал формацию, обладающую закономерной структурой, в частности ярусностью. Он изучал фенологические смены характера формаций на протяжении вегетационного периода. По мнению Кернера, изучение формаций должно быть предметом специальной отрасли ботаники, которую он назвал «Pflanzenphysiognomie».

Идею о необходимости детального изучения растительного покрова и существа взаимоотношений между растениями, образующими естественные группировки, а также между последними и почвенно-климатической средой, настойчиво развивал с самого начала

60-х годов А.Н. Бекетов.

Одной из первых геоботанических работ в России было уже упоминавшееся сочинение И.Г. Борщова (1865), где мы находим зачаток современного представления о растительной формации, называемой автором частной, или областной, флорой. Вскоре появилась известная работа Ф.И. Рупрехта «Геоботанические исследования о черноземе» (1866). В ней мы встречаем термин «геоботаника» применительно к учению о взаимодействии растительного покрова со средой, правда, в ином, чем теперь, понимании, а именно преимущественно в историческом аспекте.

В 60-70-х годах был опубликован ряд статей, в которых с фитоценологической точки зрения освещались вопросы луговодства, смены степной и лесной растительности и т. д. Они принадлежали перу агрономов, лесоводов и других практических деятелей и порой оставались малоизвестными современным ученым, но живо свидетельствовали об актуальности подобных вопросов.

Возникновение геоботаники как науки следует отнести к концу 80-х – началу 90-х годов, когда крупные отечественные ботаники – С.И. Коржинский, И.К. Пачоский, П.Н. Крылов подчеркнули необходимость изучения не только флоры, но и группировок растений. Для этого требовалось раскрытие сущности взаимодействия между растениями или, как тогда говорили, их «общественных» или «социальных» отношений.

Конец XIX в. ознаменовался созданием капитальных трудов, появление которых говорило о том, что геоботаника достигла значительной творческой зрелости. Вместе с тем, они демонстрировали тесную связь геоботаники с исходной для нее наукой – фитогеографией.

Поскольку интересы геоботаников во все большей мере переключались на фитоценологические проблемы, именно в данном направлении уточнялись предмет, методы, понятия этой прогрессирующей науки. Так, А.Н. Краснов (1888) под геоботаникой подразумевал учение о зависимости между растительными группировками и жизнью и историей почв. На неразрывную связь растительности со всем естественно-историческим комплексом постоянно указывал В.В. Докучаев. Материалистические идеи в его классических трудах «Русский чернозем» (1885), «Наши степи прежде и теперь» (1892), «К учению о зонах природы» (1899) и другие оказали исключительно глубокое и многообразное воздействие на формирование отечественной геоботаники. Они внесли в нее идеи всеобщей связи элементов природы, непрерывного развития естественных комплексов, их зональности и т. д. Чрезвычайно важным было неизменное стремление Докучаева к сочетанию научных исследований с решением насущных нужд сельского хозяйства.

Большое значение для геоботаники в России имели также работы почвоведом П.А. Костычева, посвященные биологическим основам почвообразования и вопросам смены растительности черноземных степей, как, например, «Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства» (1886), «Связь между почвами и некоторыми растительными формациями» (1890).

Развитию динамического направления в фитоценологии дали толчок исследования финского ученого Р. Хульта, который в середине 80-х годов впервые описал процесс смены растительности по мере заселения ею голого субстрата и формирования на нем сообщества. Этим было положено начало учению об экологических сукцессиях. Определенный вклад в него внес также американский ботаник Г. Каульс. Он был основателем «физиографического» направления в американской геоботанике, зародившегося в результате изучения смены растительности в связи с изменениями рельефа песчаных дюн озера Мичиган под воздействием воды и ветра.

Один из основоположников отечественной фитоценологии И.К. Пачоский в 1891 г. предложил рассматривать исследования растительных сообществ в качестве особой науки – «флорологии», которая призвана заниматься происхождением, жизнью, структурой, развитием и распространением растительных формаций. Согласно Пачоскому, растительность в процессе эволюции проходит через серию стадий, более или менее полную

в зависимости от сложившихся условий. В 1896 г. Пачоский, а несколько позднее Крылов (1898) стали называть науку о растительных сообществах «фитосоциологией», что никак нельзя признать удачным. Однако это антропоморфическое название получило довольно широкое распространение. У нас в стране оно применялось до 30-х годов XX столетия, а за рубежом используется до сих пор. Этот термин располагал к неправомерному перенесению в учение о растительных сообществах социальных закономерностей человеческого общества.

Как известно, специфической особенностью растительных группировок является наличие определенных связей между слагающими их компонентами. Этим связям уделял много внимания крупный отечественный ботаник С.И. Коржинский. Он усматривал в них одно из проявлений борьбы за существование и распространял последнюю даже на взаимоотношения между целыми формациями, как, например, лесом и степью на юге страны, причем в таком жизненном соревновании лес якобы должен всегда побеждать, поскольку принадлежит к более сильным формациям.

Представления Коржинского вызвали возражения со стороны многих ботаников, в частности А.Н. Бекетова (1896), отрицавшего борьбу между формациями и подчеркивавшего роль почвенно-климатических условий и степени приспособленности к ним различных видов растений. Полезной была рекомендация Бекетова заменить термин «формация» понятием «сообщество», предложенным в начале 60-х годов Лоренцем и Кернером.

Проблема леса и степи относилась в 90-х годах к наиболее животрепещущим. В ее обсуждении участвовали многие крупнейшие геоботаники (Г.И. Танфильев, П.Н. Крылов, Г.Н. Высоцкий и др.). Причина подобной заинтересованности крылась не только в теоретическом значении вопроса, но и в практическом его аспекте, поскольку научная общественность была серьезно озабочена состоянием сельского хозяйства в степной зоне и борьбой с засухой.

Полевые геоботанические исследования потребовали выработки известных критериев для достаточно точной оценки роли отдельных видов в растительных сообществах. Хульт предложил для этой цели цифровую шкалу, но несравненно более удачной оказалась система О. Друде (1890), который использовал словесные латинские обозначения – *sociales*, *gregariae*, *sociosae* и др., впервые предложенные в 1823 г. Скоу.

Полевая геоботаника нуждалась также в картировании сообществ. Его принципы разработал в конце XIX столетия французский ботаник М. Флао. В Швейцарии в те же годы К. Шретер обобщил имевшийся методический опыт и составил первые программы экологических и геоботанических исследований.

К концу XIX в. геоботанические исследования сильно расширились и усложнились. Возникли первые геоботанические школы. Одну из них возглавлял Друде, имевший много последователей в различных странах.

В России быстрое развитие геоботаники стимулировалось необходимостью сельскохозяйственной оценки новых земель на юге азиатской части страны, куда переселялась масса крестьян из европейской России. Эти исследования позволили расширить знания о строении и динамике степных и луговых растительных сообществ. Большое значение для развития прикладной и теоретической геоботаники имело также детальное изучение естественных лесных насаждений и разработка способов разведения лесов на юге в целях борьбы с засухами. Важную роль в этом сыграла экспедиция, организованная в начале 90-х годов В.В. Докучаевым. Специалисты в области лесоведения – А.Ф. Рудзкий, М.К. Турский, Д.М. Кравчинский и другие – заложили основы научного ведения лесного хозяйства, в частности учения о типах леса, чем способствовали развитию лесной геоботаники.

Деятельное участие в решении хозяйственных задач, связанных с использованием растительных сообществ, принимали и геоботаники других стран мира.

Итак, к концу XIX в. экология животных, экология растений и фитоценология сформировались в самостоятельные отрасли биологии. Вместе с этим в арсенал зоологических и ботанических исследований прочно вошел экологический подход. В XX в. он нашел широкое распространение в физиологии, а ближе к его середине в связи с успехами популяционной экологии и в генетике.

Глава 32

Развитие эмбриологии растений

Крупные успехи эмбриологии растений во второй половине XIX в. были в значительной степени связаны с прогрессом в изучении клетки, с появлением эволюционной теории Дарвина, совершенствованием микроскопа и микроскопической техники. Учение Дарвина об эволюции органического мира, условия для восприятия которого в ботанике были уже подготовлены исследованиями Гофмейстера, стало теоретической основой эмбриологии растений и научных поисков ботаников-эмбриологов.

В последней четверти XIX в. было выяснено в общих чертах строение и развитие семязачатка, зародышевого мешка, пыльника и пыльцы. Был установлен факт прорастания пыльцы на рыльце пестика, образование пыльцевой трубки и ее прохождение по тканям столбика до семязачатка. Получил окончательное подтверждение и взгляд на оплодотворение как на соединение мужских и женских половых элементов. Однако оставалось неизвестным, каким образом осуществляется это соединение у семенных растений. Поэтому в конце XIX в. внимание ботаников в основном было сосредоточено на углублении исследований механизма оплодотворения, на изучении морфологической стороны этого процесса. Параллельно большое внимание было обращено на условия, необходимые для осуществления оплодотворения, на получение новых, более детальных данных относительно развития, строения и функций половых органов покрытосеменных растений.

Ч. Дарвин и раскрытие значения перекрестного опыления.

Для изучения процессов опыления и оплодотворения растений большое значение имели специальные труды Дарвина в этой области. Дарвин занимался наблюдениями и ставил опыты для выяснения механизма опыления и оплодотворения у растений, главным образом у орхидей. Он изучил структуру цветка, процесс опыления и разнообразные приспособления к нему у 150 видов, относящихся к 60 родам семейства орхидных. Он широко использовал экспериментальный и сравнительно-морфологический методы исследования.

В результате проделанной работы Дарвин установил, «что ни одно органическое существо не ограничивается самооплодотворением в бесконечном ряду поколений, но что, напротив, скрещивание с другой особью время от времени – быть может, через длинные промежутки времени – является необходимым»²⁷². У покрытосеменных растений, как впервые обнаружил Дарвин, перекрестное опыление распространено гораздо шире, чем самоопыление. Многолетние опыты и наблюдения Дарвина показали, что перекрестное опыление обыкновенно оказывает на растения благоприятное действие, а самоопыление часто бывает вредным. Дарвин считал, что самоопыление является не основным, а вынужденным средством воспроизведения растениями семян при отсутствии условий для перекрестного опыления. Он установил, что семена, полученные в результате перекрестного опыления, крупнее, лучше прорастают, дают более жизнеспособное, сильное, рослое и

плодовитое потомство, чем семена, полученные от самоопыления. Благодаря этому перекрестное опыление закрепилось естественным отбором в растительном мире и стало господствующим.

Дарвину удалось показать большое разнообразие приспособлений, выработанных у растений в ходе эволюции для устранения самоопыления. К числу этих приспособлений относится, в частности, особое устройство венчиков и тычинок, например у представителей орхидных, двудомность, диогогамия, гетеростилия, автостерильность. В то же время, в результате естественного отбора у растений закрепился ряд удивительных приспособлений для перекрестного опыления: у энтомофильных растений – форма и размеры цветка, окраска его лепестков, аромат, образование нектара; у анемофильных растений – большие качающиеся пыльники, неслипаемость и легкость пыльцы, большие и перистые рыльца. Цветки самоопыляющихся растений, таких как фиалка, кислица, яснотка, звездчатка, недотрога, сердечник, земляной орех и другие, наоборот, часто лишены запаха, имеют невзрачный вид и не открываются. Проанализировав историю происхождения этих приспособлений, Дарвин пришел к выводу о вторичности самоопыления и первичности перекрестного опыления. Он отметил, что приспособления, обеспечивающие перекрестное опыление, были приобретены растениями в процессе эволюции раньше, чем приспособления для самоопыления.

Дарвин вскрыл и причины положительного эффекта перекрестного опыления. По его представлениям, этот эффект определяется разнокачественностью половых элементов родительских растений, развивающихся в разных условиях внешней среды. Отрицательное же действие самоопыления вызывается отсутствием «подобной дифференциации половых элементов». Дарвин неоднократно отмечал, что изменение среды оказывает могущественное действие на половые элементы растений. Он говорил, что воспитание материнских и отцовских растений в различных условиях внешней среды благоприятствует получению жизнеспособного и плодovитого потомства.

С эволюционных позиций подходил Дарвин и к решению вопроса о происхождении и сущности пола у растений. Важное значение полового процесса у растений Дарвин усматривал в соединении отличающихся друг от друга половых клеток отцовского и материнского растений, подвергавшихся «на протяжении предыдущих поколений» воздействию различных внешних условий. Появление половой дифференциации у растений сыграло, по его мнению, большую роль в истории всего органического мира. Много внимания уделил Дарвин и вопросу об эволюции форм размножения в мире растений.

Проблеме опыления и оплодотворения у покрытосеменных растений Дарвин посвятил три монографии – «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми» (1862), «Действие перекрестного опыления и самоопыления» (1876), «Различные формы цветков у растений одного и того же вида» (1877), а также несколько небольших статей. В этих работах Дарвин детализировал представления о поле растений и привел данные, имеющие важное значение для теории естественного отбора. Его труды обратили внимание ботаников на фактически забытую со времен Шпренгеля проблему биологии цветка и оплодотворения растений. Вслед за Дарвином многие исследователи занялись изучением структуры цветков и поиском у них приспособлений к перекрестному опылению. Возникла новая отрасль ботаники – *биология цветка*.

Ф. Гильдебранд, изучавший биологию цветка, опубликовал в 1867 г. книгу «Распределение полов у растений», в которой полностью присоединился к взгляду Дарвина на биологическую роль и широкое распространение в растительном мире перекрестного опыления. Ф. Мюллер, один из создателей биогенетического закона, в 70-е годы выявил ряд интересных приспособлений к опылению у цветков тропических растений.

Идеи Дарвина по вопросам опыления и оплодотворения у растений встретили горячую поддержку и получили дальнейшее развитие в России. А.Н. Бекетов изучал протерандрию у зонтичных. А.Ф. Баталин, которого знал и ценил Дарвин, провел большую серию работ по исследованию способов опыления и описал явления диогогамии и клейстогамии.

Одновременно изучением биологии цветения в России занимались С.М. Розанов, И.П. Бородин, Я.Я. Вальц, В.И. Беляев и др. С пропагандой дарвиновских идей о значении перекрестного оплодотворения выступили С.А. Рачинский, И.П. Бородин, К.А. Тимирязев.

Однако наряду с ботаниками, давшими высокую оценку трудам Дарвина по биологии цветка и оплодотворению растений, Бэтсон, Вейсман, Гебель, Тревиранус, Генсло, Бюрк и другие подвергли критике дарвиновские выводы. В значительной степени эта критика была, обусловлена той дискуссией, которая развернулась во второй половине XIX в. вокруг проблемы наследственности. Следует, однако, заметить, что в ходе этой дискуссии наряду с ошибочными концепциями, извращавшими правильные представления о сущности полового процесса у растений, обсуждались новые интересные теории и соображения.

Изучение зародышевого мешка и пыльцевых зерен. Выяснение Э. Страсбургером и И.Н. Горожанкиным механизма оплодотворения.

Для дальнейшего развития эмбриологии растений многое сделали Э. Страсбургер, И.Н. Горожанкин, В.И. Беляев, С.Г. Навашин, Л. Гиньяр и другие, с именами которых связаны новые важные открытия в этой области ботаники.

Э. Страсбургер подтвердил генетическую связь папоротникообразных с голосеменными и покрытосеменными растениями, установленную еще Гофмейстером, и показал, что корпскулы (яйцеклетки) голосеменных соответствуют архегониям папоротникообразных. При изучении развития зародышевого мешка покрытосеменных растений Страсбургер выяснил ряд новых деталей в строении этого органа, ускользнувших от внимания предыдущих исследователей (Амичи, Гартига, Гофмейстера). Данные Страсбургера лежат в основе современных представлений о строении зародышевого мешка покрытосеменных.



Эдуард Страсбургер. 1844–1912.

Страсбургер нарисовал следующую картину возникновения и развития зародышевого мешка. Одна из клеток нуцеллуса семязпочки (какая именно, Страсбургер обнаружить не смог) дифференцируется как материнская. Затем она делится два раза и образует ряд из четырех, расположенных друг над другом, клеток. Три верхних, клетки вскоре отмирают, а самая нижняя увеличивается и становится исходной клеткой зародышевого мешка. Ядро этой клетки делится трижды, в результате чего образуются две группы по четыре ядра в каждой. Одна группа располагается у микропилярного, другая у халазального концов зародышевого мешка. Из ядер первой группы, как нашел Страсбургер, возникает яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки, двух синергид и верхнего ядра. Из ядер другой группы возникают три антиподы и нижнее ядро. Страсбургер впервые установил, что нижнее и верхнее ядра, впоследствии названные Гиньяром полярными, сливаются и возникает одно вторичное ядро зародышевого мешка.

Страсбургер интересовался также вопросом о строении пыльцы покрытосеменных. К тому времени было уже известно, что в зрелой пылинке некоторых покрытосеменных растений имеются два ядра. Но представления о строении и назначении этих ядер были самыми неопределенными. Страсбургер установил, что одно из двух ядер пылинки – меньшее, лежит первоначально в маленькой линзовидной клетке, вблизи пыльцевой оболочки. Большее же ядро располагается в остальной части протоплазмы клетки пылинки. Однако в вопросе о дальнейшей судьбе этих клеток Страсбургер сделал ошибочные выводы. Во-первых, он считал, что по мере развития пылинки оболочка маленькой линзовидной клетки растворяется и оба ядра свободно располагаются в плазме пыльцевого зерна. Во-вторых, он признал меньшую клетку пыльцевого зерна за вегетативную, уподобив ее редуцированному заростку папоротникообразных и голосеменных. Большую же принял за генеративную. На самом деле меньшая клетка является генеративной, а большая – вегетативной, дающей пыльцевую трубку.

В 1875–1876 гг. Страсбургер описал процесс оплодотворения у голосеменных. Он был сторонником представления о диффузном характере оплодотворения, и это представление легло в основу его теории. Подобно Гофмейстеру, Страсбургер считал, что оплодотворение у голосеменных осуществляется через замкнутый конец пыльцевой трубки. По его мнению, половые ядра, содержащиеся в пыльцевой трубке, к моменту оплодотворения якобы растворяются, а образовавшееся ядерное вещество диффундирует через оболочки трубки и корпскулы (яйцеклетки) в плазму последней. Здесь ядерное вещество, по утверждению Страсбургера, уплотняется, восстанавливаясь в форменные элементы – семенные ядра. Вслед за тем одно из них сливается с ядром корпскулы. Продукт слияния – зародышевое ядро перемещается на дно корпскулы, делится и дает начало зародышу. Это неправильное толкование механизма оплодотворения в течение нескольких лет держалось в литературе.



Иван Николаевич Горожанкин. 1848–1904.

Ошибочность воззрений Страсбургера на оплодотворение у голосеменных была установлена в 1880 г. работами профессора Московского университета И.Н. Горожанкина, описавшего истинную картину оплодотворения голосеменных растений. На основании тщательного микроскопического изучения полового процесса у хвойных Горожанкин пришел к выводу, что оплодотворение осуществляется не диффузным путем, через замкнутый конец пыльцевой трубки, как это утверждал Страсбургер, а так же, как и у тайнобрачных, т. е. путем непосредственного слияния протоплазм. Горожанкин показал, что мужские половые ядра, или «спермагены» (по современной терминологии спермин), не растворяются в пыльцевой трубке, а через отверстия в ее оболочке проникают в яйцеклетку архегония, где и сливаются с ее ядром.

Окончательное подтверждение истинности подобного механизма оплодотворения у хвойных Горожанкин представил спустя три года. В 1883 г., работая в Германии в лаборатории известного миколога де Бари, Горожанкин смог, наконец, при изучении процесса оплодотворения у сосны наблюдать непосредственный переход половых ядер из пыльцевых трубок в яйцеклетку. Ему удалось получить микроскопический препарат, на котором часть мужского ядра помещалась еще в трубке, а другая часть – в протоплазме яйцеклетки архегония. Таким образом, проблема оплодотворения у семенных растений была выведена из тупика.

Эмбриологические работы Горожанкина, составившие эпоху в истории изучения полового процесса у высших растений, заставили Страсбургера пересмотреть свои прежние воззрения на оплодотворение. Руководствуясь новыми данными об оплодотворении у хвойных и используя более совершенную, чем в ранних работах, технику микроскопирования, он провел тщательные исследования процесса оплодотворения у подбельника и некоторых других цветковых растений и в 1884 г. полностью подтвердил

выводы Горожанкина. Подобно Горожанкину, Страсбургер отчетливо наблюдал у покрытосеменных растений проникновение мужских половых ядер из пыльцевой трубки в зародышевый мешок и последующее слияние одного из них с ядром яйцеклетки. Отказавшись от представления о диффузном характере оплодотворения, Страсбургер исправил некоторые из своих старых ошибок и в отношении строения мужского гаметофита покрытосеменных. Он убедился, в частности, в том, что маленькая линзовидная клетка в пыльцевом зерне покрытосеменных является генеративной, а более крупная – вегетативной. Кроме того, он установил обязательное присутствие в пыльцевой трубке трех ядер: одного вегетативного и двух генеративных, возникающих в результате деления генеративного ядра у одних растений еще в пыльнике, а у других в пыльцевой трубке.

Дальнейшие исследования процесса оплодотворения. Работы В.И. Беляева, М. Трейба, С.Г. Навашина и других.

После классических исследований И.Н. Горожанкина открытия в эмбриологии растений следовали одно за другим. В 1891 г. В.И. Беляев, изучая процесс оплодотворения у хвойных, сделал сенсационное открытие. Он установил, что яйцеклетку хвойных оплодотворяет не большая клетка пыльцевого зерна, как это думали раньше, а маленькая. На этом основании Беляев пришел к выводу, что большая клетка пыльцевого зерна хвойных, дающая пыльцевую трубку, является гомологом клетки стенки антеридия разнотелых папоротникообразных, а маленькая клетка – гомологом его внутренних сперматогенных клеток. Таким образом, приведя несомненные доказательства родственной связи между высшими споровыми и голосеменными растениями в отношении строения и развития мужского полового поколения, В.И. Беляев окончательно подтвердил воззрения Гофмейстера на единство растительного мира.



Ценные исследования провел В.И. Беляев и по изучению сперматозоидов у высших споровых и голосеменных растений. В противовес утверждениям Страсбургера и Гиньяра он показал, что сперматозоид является не голым ядром, а настоящей клеткой с ядром и протоплазмой.

В 1891 г. в эмбриологии растений произошло еще одно важное событие. Ботаник М. Трейб опроверг общепринятое тогда мнение, что пыльцевая трубка всегда внедряется в семязпочку покрытосеменных через микропиле. Он нашел, что у экзотического семейства казуариновых пыльцевые трубки проникают в семязпочку через халазу. Основываясь на этом, как казалось в те времена, необычном явлении, Трейб предложил даже новую систему покрытосеменных растений. Он разбил покрытосеменные на два класса: халазогамных с казуариновыми в качестве единственных представителей и порогамных. Предложение Трейба встретило сочувственный прием у некоторой части ботаников, и было принято известным систематиком А. Энглером. Однако вскоре была доказана необоснованность подобного деления покрытосеменных на классы. С.Г. Навашин показал, что в способах внедрения пыльцевых трубок в зародышевый мешок покрытосеменных нет единообразия и поэтому выделение казуариновых в отдельный класс не оправдано. Навашин обнаружил халазогамию у березы, лещины, грецкого ореха, граба, а у вяза установил существование переходной формы между порогамией и халазогамией, называемой теперь мезогамией.

Вслед за Трейбом и Навашиным изучением способов прохождения пыльцевых трубок в тканях пестика стали заниматься и другие исследователи. Главное же внимание по-прежнему привлекала проблема оплодотворения у покрытосеменных растений. Гиньяр исследовал половой процесс у цереуоа и лилии и наблюдал у них слияние яйцеклетки с одним из мужских половых ядер пыльцевой трубки. Кроме того, он выяснил особенности строения и развития пыльца, семязпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у ряда представителей цветковых. Однако многие детали самого акта оплодотворения оставались недостаточно выясненными. Все еще представляла собой загадку судьба второго мужского ядра пыльцевой трубки. Разрешен этот вопрос был уже на пороге XX в. благодаря классическим исследованиям Навашина.

Открытие С.Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных.

В противовес данным Шахта, Гофмейстера, Страсбургера, Гиньяра Навашин установил, что в процессе оплодотворения покрытосеменных растений из пыльцевой трубки в зародышевый мешок проникает не одно, а оба мужских половых ядра. Одно из этих ядер сливается с яйцеклеткой, другое же копулирует со вторичным ядром зародышевого мешка.

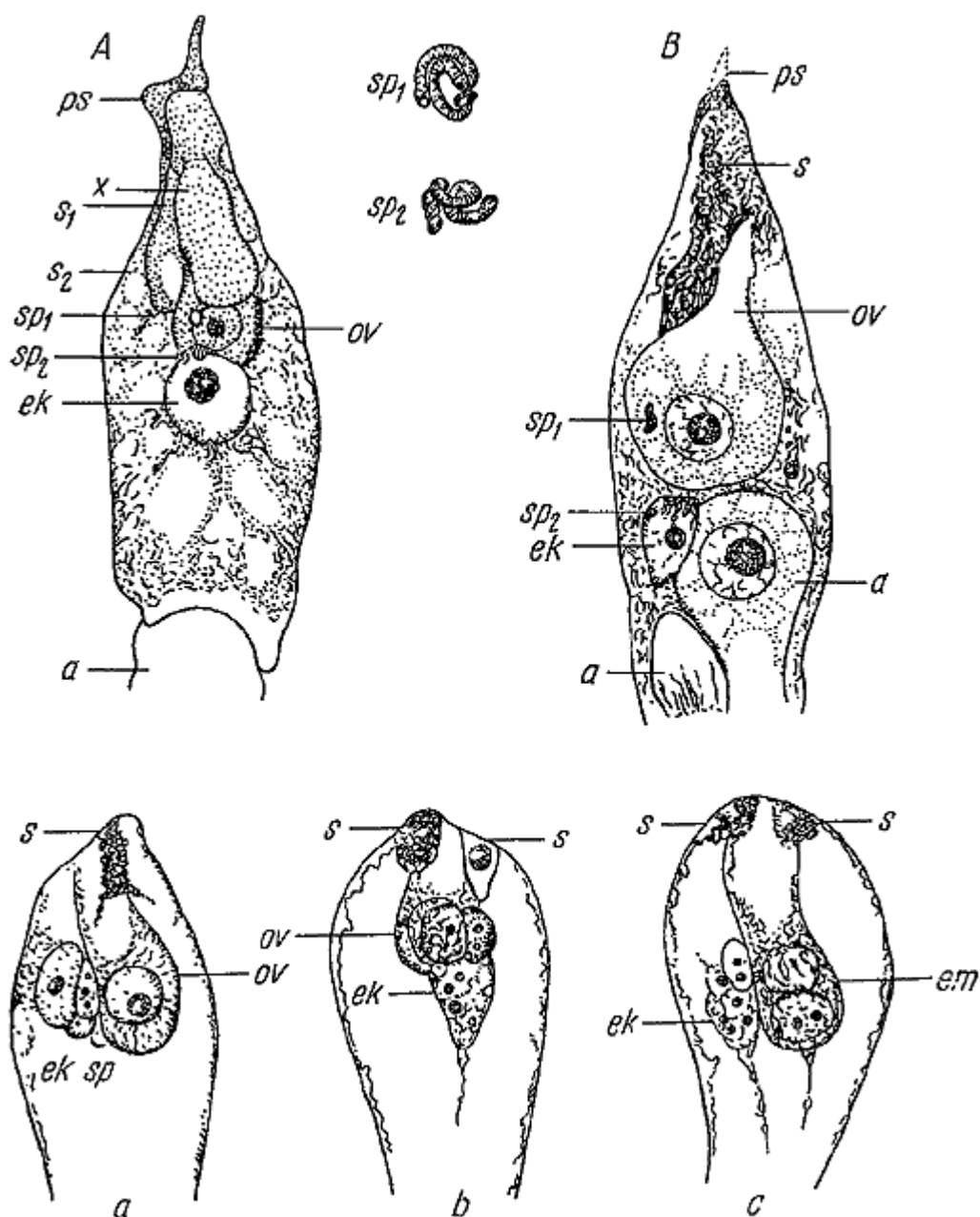


Сергей Гаврилович Навашин. 1857–1930.

Таким образом, в одном и том же зародышевом мешке одновременно совершаются два акта оплодотворения. В результате первого образуется зародыш будущего растения, а в результате второго – питательная ткань – эндосперм.

Рядом точных эмбриологических исследований на различных представителях покрытосеменных (лилейных, лютиковых, сложноцветных) Навашин убедительно показал, что эндосперм, как и зародыш, является продуктом полового процесса. Это необычное, свойственное лишь покрытосеменным растениям, явление он назвал двойным оплодотворением. О своем открытии он сообщил в августе 1898 г. на проходившем в Киеве X съезде русских естествоиспытателей и врачей, а в ноябре того же года опубликовал на эту тему небольшую статью в «Известиях Петербургской Академии наук».

Мысль о существовании двойного оплодотворения возникла у Навашина еще в 1895 г. в процессе работы над изучением халазогамии у грецкого ореха. Окончательное же подтверждение и оформление в стройную теорию эта мысль получила при исследовании оплодотворения у лилии *Fritillaria*. Позднее Навашин описал двойное оплодотворение и у других цветковых растений, систематически далеко отстоящих друг от друга – у представителей лютиковых, сложноцветных, орехоцветных, – доказав тем самым общность этого явления для всех покрытосеменных. Двойное оплодотворение и стало их отличительным признаком, отделившим покрытосеменные от голосеменных. Открытие двойного оплодотворения внесло ясность не только в вопрос происхождения эндосперма, но и разъяснило загадочность такого явления, как ксенип у кукурузы.



Двойное оплодотворение у растений Рисунки С.Г. Навашина.

Работы Навашина по оплодотворению покрытосеменных растений были встречены ботаниками всего мира с огромным интересом. В.И. Беляев, А.С. Фаминцын и М.С. Воронин оценивали открытие С.Г. Навашина как крупный вклад в науку, изменивший господствовавшие до того взгляды на оплодотворение у растений. Страсбургер назвал открытие двойного оплодотворения сюрпризом, делающим честь проницательности и наблюдательности исследователя, сделавшего это открытие.

После Навашина, с 1899 г. двойное оплодотворение у Leguminosae и некоторых других видов покрытосеменных стал усиленно изучать Гиньяр, а за ним и другие эмбриологи. Работы Гиньяра иллюстрировались хорошими рисунками. Вместе с тем в своей первой публикации о двойном оплодотворении в апреле 1899 г. он не упомянул об аналогичных исследованиях Навашина и претендовал на приоритет в этом открытии.

К выяснению факта двойного оплодотворения действительно близко подошли В.М. Арнольди, Гиньяр, Страсбургер, Мотье. Более того, некоторые из этих исследователей даже

располагали микроскопическими препаратами с очень ясными картинками двойного оплодотворения. Но им не удалось сделать из них правильные выводы. Только после опубликования работ Навашина они поняли все значение и своеобразие оплодотворения покрытосеменных растений. Таким образом, заслуга в открытии двойного оплодотворения у покрытосеменных всецело принадлежит Навашину.

Открытие Навашиным двойного оплодотворения сразу же поставило вопрос, в чем состоит сущность этого своеобразного явления. Сам Навашин, как уже отмечалось, рассматривал процесс слияния спермы с центральным ядром зародышевого мешка как половой акт, вполне равноценный оплодотворению яйцеклетки и сравнивал это явление с полиэмбрионией. Гиньяр и Страсбургер развивали иной взгляд. Гиньяр утверждал, что процесс слияния второго спермина со вторичным ядром зародышевого мешка не является половым. Страсбургер расценивал это явление как вегетативное оплодотворение и только оплодотворение яйцеклетки принимал за генеративное.

Дискуссии о сущности двойного оплодотворения продолжались и в начале XX в. В ходе этих дискуссий, а главное благодаря новым исследованиям, выводы Навашина получили полное подтверждение и дальнейшее развитие.

Глава 33

Начало перестройки морфологии и систематики растений на эволюционной основе

Вторая половина XIX в. была переломным этапом в развитии систематики растений и примыкающих к ней дисциплин – флористики, географии и морфологии растений. Благодаря осознанию роли исторического принципа как основы систематики растений последняя смогла занять одно из центральных мест среди ботанических наук. Разработанные в этот период филогенетические системы растительных групп, принципы фитогеографического анализа и флористические схемы послужили основой для последующего плодотворного развития систематики. Наибольшую роль в этом отношении сыграли «Сравнительные исследования прорастания у высших споровых» В. Гофмейстера (1851), «Происхождение видов» Дарвина (1859) и отчасти его специальные ботанические работы.

Поиски свидетельств филогенетического единства растительного мира.

Построение филогенетических систем растений было бы невозможно, если бы сравнительно-морфологические исследования Гофмейстера не внесли порядка в кажущийся хаос растительных типов. Так, только в результате исследований Гофмейстера была выделена группа архегониальных растений. Глубокая общность жизненного цикла таких, казалось бы, различных организмов, как мохообразные, папоротникообразные и хвойные, опрокинула сложившиеся представления и подготовила почву для филогенетической систематики растений. Устанавливаются связи между тайнобрачными и явнобрачными, границы между крупными группами растительного мира стираются. В «Общей морфологии растений» (1868) Гофмейстер сделал попытку дать сравнительной морфологии растений причинное обоснование. Установив основные гомологии между жизненными циклами высших растений, он, как писал К.А. Тимирязев, не только доказал вероятность представления о единстве растительного мира, но и предсказал, у каких растений могут быть обнаружены его убедительные доказательства. Это был «первый пример научного пророчества в области морфологии, блистательно оправдавшегося уже много лет после его смерти»²⁷³.

²⁷³ К.А. Тимирязев. Соч., т. 8, стр. 228. Под пророчеством Гофмейстера Тимирязев имел в виду его предположение о существовании у голосеменных подвижных сперматозоидов, которые и были открыты почти полвека спустя у представителей саговниковых (в 1893 г. – Хиразе, в 1898 г. – Икено, в 1901 г. – Уэббер).

Учение В. Гофмейстера о чередовании поколений было углублено в последующие годы Л. Челаковским в его представлении об «антитетичности» поколений (гаметофита и спорофита) у высших растений, Ф. Бауэром, И.Н. Горожанкиным, В.И. Беляевым и другими. В области анатомии вегетативных органов заслуживает упоминания теория «гистогенов» Ганштейна. Ганштейн выделил в верхушечной зоне стебля (а также корня) три гистогенных слоя («гистогена»): дерматоген, перилему и плерому, которые дают начало соответственно эпидермису, коре и центральному цилиндру. Несмотря на позднейшие критические замечания де Бари и других авторов, следует признать, что она сыграла значительную стимулирующую роль в исследовании гистогенеза у растений в индивидуальном и филогенетическом развитии.

Дальнейшим шагом в развитии анатомии была стелярная теория, созданная французским ботаником Ф. Ван-Тигемом в 70-е годы XIX в. Ван-Тигему удалось показать, что центральный цилиндр (стель) является для сосудистых растений универсальным элементом стебля и корня, но у представителей различных таксонов стелярная структура весьма различна.

У Ван-Тигема не хватало доказательств единства всех стелярных форм как видоизменений одной и той же морфологической структуры. Эти доказательства были даны в 1897 г. профессором Гарвардского университета Э. Джеффри, который показал, что имеются только два типа центрального цилиндра – сифонотель и прототель, причем первый произошел от второго. Все остальные типы Ван-Тигема, утверждал Джеффри, являются только видоизменениями сифонотели. Предположение Джеффри получило всеобщее признание и привело к важным последствиям для систематики растений. В частности, по стелярным признакам были выделены такие получившие сейчас всеобщее признание таксоны, как *Pterospida* и *Lycopsida*.

Немаловажным фактором, способствовавшим прогрессу систематики, было накопление сведений о флористическом и таксономическом составе растительного покрова Земли. Если в начале XIX в. было известно около 25 тыс. видов растений, то к 70-м годам число описанных видов превысило 125 тыс., а к концу XIX в. – 180 тыс. Особенно интенсивно изучались низшие и архегонияльные («тайнобрачные») растения. Большое влияние на прогресс эволюционной систематики растений оказали также успехи палеоботаники, в частности, описание семенных папоротников и беннеттитов. Эти открытия вели к обогащению представлений о филогенезе растений; все яснее вырисовывалась цель филогенетической систематики – представить ныне существующие и вымершие таксоны как результат единого процесса, объясняющего все установленные связи и гомологии.

Разработка систематики низших растений.

В. Гофмейстер и Ч. Дарвин в своих трудах обсуждали главным образом вопросы эволюции высших растений. В конце XIX – начале XX в. эволюционное направление проникло и в систематику низших растений, которая начала развиваться позже и потому несколько отстала как в отношении построения общей системы (на уровне типов и отделов), так и в решении проблем видовой и внутривидовой классификации. Основными признаками таксономической характеристики низших растений стали в это время особенности их жизненного цикла. В связи с этим в истории микологии, например, весь этот период фигурирует как «онтогенетический».

Онтогенетическое направление в микологии дало существенные результаты для таксономии и филогенетики. Здесь надо отметить работы Л. Тюляна и особенно А. де Бари, изучившего весь цикл развития у переноспоровых грибов и однохозяйственных полных ржавчинников. Он заложил также основу для изучения эволюции паразитических грибов, доказав, что они являются организмами, а не продуктами перерождения ткани

растения-хозяина. На основе этих исследований, а также изучения развития сумчатых грибов де Бари впервые смог наметить этапы филогенеза грибов. Большой его заслугой явилось также выделение миксомицетов из грибов (1858). Собственно грибы де Бари выводил из зеленых водорослей через *Perenosporaceae*, от которых идет основной филогенетический ряд грибов *Perenosporaceae* – *Erysiphaceae* – *Rhyncomycetea*. Схема О. Брефельда, созданная в 80-х годах, является видоизменением представлений де Бари.

Брефельд считал, что грибы произошли из зеленых водорослей в результате утраты последними хлорофилла. Основу системы грибов, по Брефельду, составляют зигомицеты, от которых произошли, с одной стороны, базидиальные грибы, с другой, путем редукции числа спор в спорангии (до стадии сумки) – аскомицеты. Происхождение базидиомицетов связано с превращением спорангия зигомицетов в конидию, а конидиеносцев – в базидии. Подтверждение своих воззрений Брефельд видел в существовании дрожжей, головневых грибов и некоторых неопределенных в систематическом отношении аскомицетов. Эти формы рассматривались Брефельдом как переходные к типичным аскомицетам и базидиомицетам от их общих предков. Более поздние системы грибов, относящиеся к концу XIX – началу XX в., были построены преимущественно на основе взглядов де Бари с учетом классификации Брефельда.

Де Бари и Брефельд рассматривали грибы как монофилетическую группу, истоки которой следует искать среди зеленых водорослей. Представление о монофилетизме грибов получило в дальнейшем широкое распространение, и было развито, в частности, такими советскими ботаниками, как Л.И. Курсанов и А.А. Ячевский. Однако в конце XIX – начале XX в. высказывались предположения о полифилетическом происхождении грибов от зеленых и красных водорослей (Ф. Кон, Я. Лотси, Ю. Сакс). В дальнейшем в результате установления биохимического единства и онтогенетических гомологий между различными грибами монофилетические представления одержали верх.

В конце XIX в. появились исследования и по внутривидовой систематике грибов (И. Эрикссон). Целью этих исследований было установление у грибов так называемых «биологических форм» и биотипов.

Большое значение для частной микологии имела вышедшая первым изданием в 1882–1931 гг. 25-томная сводка итальянского миколога П. Саккардо «Совокупность всех известных до сих пор грибов», построенная, однако, по искусственной системе.

В альгологии, как и в микологии, в конце XIX – начале XX в.; на первый план для построения системы и выяснения филогенеза выдвинулось изучение жизненных циклов. В то же время, внимание ряда альгологов было направлено на разработку видовой и внутривидовой систематики водорослей. Их исследования способствовали преодолению необоснованно преувеличенных представлений А. Хансгирга о полиморфизме водорослей. Правда, наблюдения Р. Шода в начале XX в. показали значительный полиморфизм зеленых водорослей, заключающийся в наличии обособленных наследственных форм внутри традиционных видов. Однако эти формы, будучи константными, вполне укладываются в общие таксономические схемы; кроме того, они свойственны в основном водорослям, лишенным полового процесса.

К началу XX в. благодаря накоплению фактических данных в области таксономии как многоклеточных, так и микроскопических водорослей стало ясно, что многочисленные типы и отделы водорослей не составляют непрерывного филогенетического ряда и в то же время находятся в более или менее отдаленном родстве с различными группами жгутиковых. К признанию полифилетизма водорослей склонялся, в частности А. Энглер. Большое значение для развития таксономической альгологии имел вышедший в 1897 г. второй том первой части «Естественных семейств растений» А. Энглера и К. Прантля, куда были включены сделанные крупнейшими специалистами того времени обработки водорослей, в том числе ископаемых. В этом издании за водорослями еще было сохранено таксономическое единство: они считались подотделом отдела *Euthallophyta*, куда наряду с ними входили грибы. В позднейших системах группа *Euphyceae* (*Algae*) была окончательно расформирована. У

Энглера она включала классы *Conjugatae*, *Chlorophyceae*, *Characeae*, *Phaeophyceae*, *Dictyotales*. В пределах этих классов выделялись эволюционные ряды. Многие из них к настоящему времени, конечно, устарели, но заслугой Энглера и его сотрудников остается то, что они всюду, где это было возможно, включали в эволюционные ряды ископаемые формы, давая таким образом широкую картину исторического развития водорослей.

Среди отечественных ученых, внесших в конце XIX – начале XX в. ценный вклад в филогению и систематику низших растений, следует упомянуть В.А. Траншеля (систематика ржавчинных грибов), Ф.В. Бухгольца, А.А. Ячевского и других микологов; Л.С. Ценковского, А.С. Фаминцына, В.М. Арнольди, а также К.С. Мережковского, разрабатывавшего принципы филогенетической систематики диатомовых.

Первые попытки создания филогенетических систем в трудах Э. Краузе и Ю. Сакса.

В систематике низших растений во второй половине XIX – начале XX в. два процесса – проникновение эволюционного учения и построение первых классификационных схем – протекали в сущности одновременно. Дофилогенетических классификаций многих групп просто не существовало, поскольку эти группы не были известны. Наоборот, филогенетикам, перестраивавшим на эволюционных началах систему высших и особенно цветковых растений, пришлось иметь дело уже с готовыми многочисленными и детальными классификациями, разработанными в додарвинский период. Многие группировки в этих классификациях допускали эволюционное истолкование, и благодаря этому дофилогенетические системы высших растений послужили отправным пунктом для развития филогенетической систематики.

Первой сознательной попыткой перестроить таксономию цветковых растений на эволюционных началах была система Э. Краузе (1866). Краузе, исходя из морфологических критериев и стремясь применить эволюционное учение к морфологии и систематике растений, выделил следующие, по его мнению, филогенетические ряды: 1) пальмы и злаки; 2) кувшинки; 3) ароидные; 4) лилейные; 5) тыквенные; 6) цельнолистные; 7) лавровые; 8) перистолистные; 9) однопокровные; 10) щавелевые; 11) гвоздичные; 12) многоцветковые; 13–17) «побочные ряды, выводимые из типа перечисленных групп»; 18) крестоцветные.

Эта система примечательна тем, что она была первой филогенетической (по замыслу) классификацией растений, если не считать системы Ламарка. «Ботаническая систематика» Краузе вышла в том же году, что и «Всеобщая морфология» Геккеля. Появление этих работ знаменовало начало перестройки всей морфологии и систематики организмов на эволюционных началах.

Однако по своему конкретному содержанию система Краузе оказалась довольно неудачной. Предложенные им «ряды» никак не были связаны друг с другом, их порядок был произволен. Эта система не получила распространения, так как явилась в значительной мере искусственной и не была преемственно связана с разработанными к тому времени дофилогенетическими системами растений.

Вскоре после классификации Краузе появилась система растительного мира, разработанная немецким ботаником Ю. Саксом (1868). Он выделил среди растительного мира пять груши, а именно: слоевцовые (грибы и водоросли, кроме харовых), харовые водоросли, мохообразные (включая печеночники; «сосудистые тайнобрачные» и «явнобрачные»). Эти группы, за исключением второй и третьей, были разнородными и искусственными, а потому в дальнейшем развитии систематики не сохранились. Выделение харовых основывалось у Сакса на предположении о происхождении мхов от этих водорослей – гипотезе, от которой, впрочем, он отказался уже в 70-х годах. Заслугой Сакса является то, что в классификации архегонияльных растений он сумел оценить значение гетероспории как диагностического признака высших таксонов. Созданная в этот же период классификация английских ботаников Д. Бенгема и Дж. Гукера приближалась к декандолевской, хотя она

отчасти была обоснована филогенетически.

Филогенетические системы конца XIX века. Разработка эколого-географического критерия.

Одной из систем, основанных на эволюционном принципе, была система А. Эйхлера (1883), являвшаяся видоизменением дофилогенетического построения А. Брауна, но с тем существенным различием, что *Eleutheropexhaiae* (раздельнолепестные), называемые у Эйхлера *Choripetalae*, были поставлены перед *Sympetalae* (сростнолепестными). Благодаря этому взгляд на большое число свободных (несросшихся) частей цветка как признак «совершенства», или эволюционного прогресса, был в значительной степени поколеблен.



Адольф Энглер. 1844–1930.

Выдающееся значение для развития филогенетической систематики и географии растений имела деятельность А. Энглера, преемника А. Эйхлера на посту директора Берлинского ботанического сада. По своим воззрениям Энглер был убежденным эволюционистом. Его система явилась переработкой системы Эйхлера и была положена в основу самого полного до настоящего времени описания (до родов) систематического состава растительного мира – уже упомянутого многотомного труда «Естественные семейства растений» (1-е издание, 1887–1907), в составлении которого принимали участие крупнейшие ботаники мира.

Устаревшее эйхлеровское название *Phanerogamae* Энглер заменил на *Embryophyta* *Siphonogama* (оплодотворение при помощи пыльцевой трубки) и разделил их на два подотдела: *Gymnospermae* и *Angiospermae*. Система покрытосеменных имела следующий

вид: I класс. Monocotyledoneae; II класс. Dicotyledoneae с подклассами: 1. Archichlamydeae («безлепестные» вместе с «раздельнолепестными» в понимании А. Брауна); 2. Metachlamydeae Sympetalae. Помимо Embryophyta Siphonogama Энглер выделил еще три низших отдела: Muxothallophyta, Euthallophyta и Embryophyta zoidiogama. В дальнейшем система Энглера подвергалась усовершенствованию и усложнению; так, было увеличено число отделов.

Эта система была принята многими исследователями и быстро распространилась среди ботаников Германии, России и других европейских стран. Исключение составляла Великобритания, где долгое время осталась общепринятой система А. Эйхлера. Классификация Энглера до сих пор не утратила значения. Подвергнутая значительной переработке, она легла, в частности, в основу «Флоры СССР» и других современных флористических изданий. Наиболее уязвимое место в системе Энглера – помещение в начале двудольных «безлепестных» как наиболее примитивной группы, против чего и была направлена позднейшая критика.

В своих работах по филогенетической систематике и эволюционной географии растений Энглер широко привлекал палеонтологические данные, в частности, впервые включил в Gymnospermae вымершие группы Cordaitales и Bennettitales. Работы Энглера заложили основу для последующего исторического и эволюционного изучения растительного покрова.

Развитие филогенетики и систематики растений как низших, так и высших многим обязано также Ф. Ван-Тигему. С его именем связано установление классической «триады» органов (корень, стебель и лист), различающихся по прохождению проводящих тканей, модификации и комбинации которых лежат в основе филогенеза. Эта концепция имела в свое время положительное значение. В 30-е годы XX в. ее заменила теломная теория. В своей системе (1898) Ван-Тигем разделил растительный мир по признаку наличия или отсутствия заростка на Adiodeae и Diodeae; первые в свою очередь были разбиты на Atomieae и Tomieae (последние включают мхи и красные водоросли). Diodeae состоят из Exoprothalliaetae (папоротникообразные, заростки которых ведут самостоятельный образ жизни) и Endoprothalliaetae (голосеменные и покрытосеменные). Так, в основу классификации Ван-Тигем положил филогенетический принцип в сочетании с онтогенетическим. В этой схеме получила отражение его гипотеза о происхождении растений от красных водорослей.

Однако в системе этого автора были недостатки, главный из которых состоял в объединении голосеменных с покрытосеменными. Этот недостаток был устранен И.Н. Горожанкиным и затем Н.И. Кузнецовым (1914), которые показали, что голосеменные характеризуются большей общностью с архегониальными растениями, чем с покрытосеменными.

В работах датского ботаника Е. Варминга в 90-х годах также были поставлены вопросы филогенетической систематики покрытосеменных. Его система представляла собой усовершенствование системы Эйхлера-Энглера. Растительный мир Варминг делит на пять рядов: Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta, Gymnospermae и Angiospermae. Эти ряды приблизительно соответствовали последовательным уровням филогенетического прогресса. Однодольные Варминг поместил перед двудольными, а последние разделил на подклассы Choripetalae и Sympetalae. Преимуществом системы Варминга перед системой Энглера было то, что два последних ряда в ней не были объединены под общим названием Embryophyta; принципиальное различие этих рядов стало особенно ясно после открытия С.Г. Навашиным двойного оплодотворения. Однако важнейшие вопросы классификации покрытосеменных у Варминга решены в том же традиционном духе, что и у Энглера: в начало системы двудольных поставлены порядки Saliciflorae, Querciflorae, Juglandiflorae и Urticiflorae, т. е. «однопокровные»; явно искусственной оказалась группа «сростнолепестных» (Sympetalae).

Вармингу (см. главу 31) принадлежат также большие заслуги в развитии эволюционно-экологического направления в географии растений.

Ряд кардинальных вопросов филогенетики высших растений был исследован в этот

период отечественными ботаниками. Напомним об открытиях и исследованиях В.И. Беляева, И.Н. Горожанкина, С.Г. Навашина, имевших большое значение для прогресса в этой области. Следует отметить также работы А.Н. Бекетова. Еще до ознакомления с теорией Дарвина, в 1858–1860 гг. он высказал несколько важных соображений относительно формообразующего влияния среды, изменчивости и эволюции. Бекетов, намного опережая свое время, одним из первых глубоко поставил вопрос о морфологии растений как науке, призванной раскрыть причинную обусловленность и развитие форм. Ему принадлежали важные идеи и обобщения в области географии растений. Он первым поставил под сомнение самостоятельность класса лишайников. В своих трудах по систематике двудольных (Dicotyledonae) Бекетов следовал Бентаму и Гукеру. Преимуществом классификации А.Н. Бекетова было то, что он не поместил среди покрытосеменных голосеменные, которые у Бентама и Гукера располагались между двудольными и однодольными. Бекетов значительно переработал также систему однодольных Бентама и Гукера, разбив их на четыре филогенетических ряда в зависимости от наличия или отсутствия эндосперма и над- или подпестичности цветка. В отличие от этих авторов, у которых система однодольных завершалась злаками, Бекетов считал наиболее высокоразвитыми в пределах однодольных орхидные, что совпадает с современными представлениями.

Если А.Н. Бекетов исходил из классификации Бентама и Гукера, то другой отечественный ботаник Н.Н. Кауфман опирался, как позднее А. Эйхлер и А. Энглер, на систему А. Брауна. По Кауфману метаморфоз – это эволюционный процесс. В своих лекциях Кауфман одним из первых выступил против понимания «расчлененности» (максимального числа свободных частей цветка) как свидетельства высокой организации. В этом вопросе он явился предшественником Г. Галлира и Ч. Бесси.

Открытие двойного оплодотворения С.Г. Навашиным означало новый довод в пользу монофилетического происхождения покрытосеменных и естественности этого таксона, оно привело к новой постановке вопроса о происхождении цветковых растений. В последние годы XIX в. С.И. Коржинский разработал новый географо-морфологический метод филогенетической таксономии. Он показал, что изучение географического распространения вида дает полную картину его происхождения и развития. Наиболее реальной единицей систематики он считал расу, а вид трактовал как «вполне сформировавшуюся расу».

Позднейшие системы растений.

Важную роль в развитии филогенетики растений сыграла деятельность американского ботаника А. Грея, доставившего Ч. Дарвину немало материала, прежде всего из области систематики покрытосеменных и ботанической географии Северной Америки. Личным другом и горячим последователем Дарвина был также английский таксономист и географ растений Дж. Д. Гукер. Его упомянутая выше система растений (совместно с Бентамом, в «Genera plantarum», 1862–1883) послужила прототипом позднейших филогенетических систем Г. Галлира, Ч. Бесси и др. В частности, Бесси (1897) делил однодольные на те же семь серий, что Бентам и Гукер, но располагал их соответственно предполагаемым эволюционным связям. В системе Галлира (1903) последовательности расположения подклассов или надпорядков «раздельнолепестные – спайнолепестные – однопокровные», принятой у Бентама и Гукера, соответствует помещение многоплодниковых в начале системы двудольных и отнесение «однопокровных» к различным эволюционным ветвям.

С системы Галлира начинается новый этап в развитии филогенетической систематики растений. Для морфологии растений это также был новый этап, так как открытия последних лет XIX – начала XX в. (двойное оплодотворение, описание беннеттитов и т. д.) заставили по-новому взглянуть на основные проблемы филогении растений и отбросить многие классификационные и морфогенетические схемы второй половины XIX в.

Глава 34

Оформление физиологии растений в самостоятельную науку

Благодаря внедрению эксперимента в изучение жизни растений к середине XIX в. были выработаны основные приемы количественного учета газового обмена растения, выяснены значение листьев и корней, как органов питания, необходимость для поддержания жизни растений минеральных и азотсодержащих соединений, наличие дыхания, сходного с дыханием животных; положено начало разработки правильного объяснения поглощения, передвижения и выделения воды и растворенных веществ клетками растительных тканей, изучения ростовых движений и других процессов жизнедеятельности растений. Все это сделало возможным окончательное оформление физиологии растений во второй половине XIX в. в самостоятельную науку.

Интенсивное развитие фитофизиологии в этот период и выделение ее из ботаники было обусловлено рядом причин и прежде всего запросами сельского хозяйства. Быстрый рост городского населения и переход к товарному производству в период капитализма требовали интенсификации сельского хозяйства; назрела необходимость использования в этих целях специальных научных знаний не только по общему земледелию, почвоведению и агрономической химии, но и по физиологии растений. Знание основ питания, размножения, распространения и приспособления растений к неблагоприятным условиям и других жизненных процессов стало настоятельной потребностью сельскохозяйственной практики.

Формированию физиологии растений в самостоятельную науку в большой степени способствовали успехи физики и химии. Первоначально фитофизиологи стремились раскрыть сложные законы жизни растений лишь путем сведения их к более простым уже изученным физико-химическим процессам.

Развитие эксперимента в биологии расширяло сферу исследований процессов жизнедеятельности растений и вызывало появление новых. Дисциплин – физической, биологической и агрономической химии, в свою очередь способствовавших превращению физиологии растений в самостоятельную науку. Использование новейших физических и химических методов исследования имело существенное значение для успешного решения таких проблем, как оптические свойства растительных пигментов, осмотические явления, транспирация, воздушное и минеральное питание, рост и движение растений.

Продукты и схемы процесса фотосинтеза.

Особенно успешной была разработка ряда вопросов, связанных с воздушным питанием растений. Значительный вклад в изучение углеродного питания растений в процессе фотосинтеза был сделан Ю. Саксом, широко использовавшим экспериментальный метод для изучения различных проблем физиологии растений.



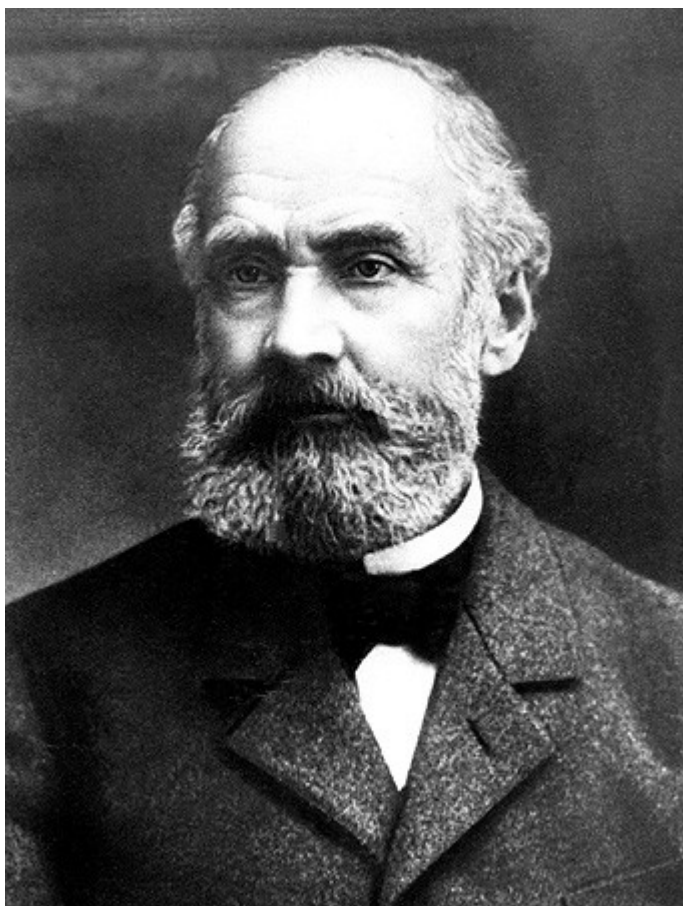
Юлиус Сакс. 1832–1897.

Сакс настойчиво и последовательно проводил мысль о необходимости изучения не только результатов тех или иных процессов в растениях, но их назначения и причин.

Для исследования воздушного питания растений Сакс использовал метод водных культур и убедительно показал, что растения, выращенные на питательных растворах, лишенных углеродных соединений, успешно синтезировали органические вещества, черпая углерод из воздуха. Этот процесс усвоения растением углекислого газа атмосферы под воздействием солнечного света он назвал ассимиляцией и одним из первых в начале 60-х годов провел изучение продуктов этой ассимиляции. Посредством разработанного им метода йодной пробы (или «реакции Сакса») он наглядно показал, что первым продуктом ассимиляции углерода является крахмал, накапливающийся в зеленых пластидах высших растений. Аналогичное явление при помощи того же метода наблюдал в 1866 г. А.С. Фаминцын у зеленых водорослей. Этот крахмал Сакс назвал первичным в отличие от вторичного крахмала, откладывающегося в растении в виде запасного вещества.

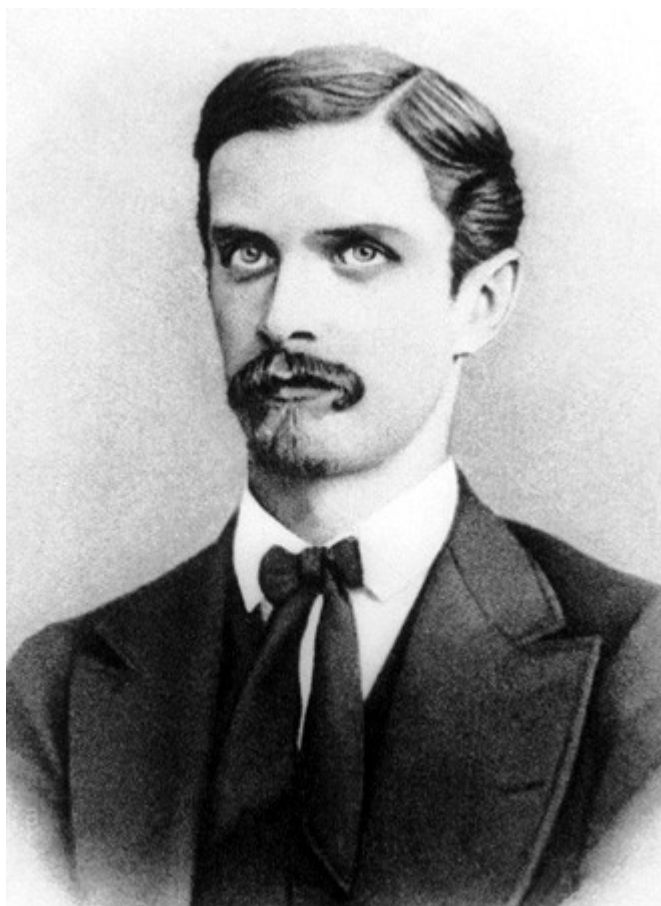
В дальнейшем уточнении вопроса о первичном продукте ассимиляции занимались многие исследователи. Шимпер (1875), например, полагал, что таким продуктом является глюкоза, а Бем (1883) и А. Мейер (1885, 1888) – фруктоза, или фруктовый сахар. В 1887 г. ученик Фаминцына В. Храповицкий показал, что в процессе фотосинтеза в пластидах листа образуется не только крахмал, но и белковые вещества, а В.В. Сапожников (1889, 1894) доказал правильность этого положения количественными методами. Однако должным образом эти работы были оценены лишь спустя более полувека. Исследования же Винклера (1892), Г. Брауна и Д. Мориса (1893) на многие десятилетия утвердили в науке представление, что сахар является исходным продуктом всех метаболических изменений, происходящих в зеленых листьях: будучи первичным продуктом ассимиляции углерода, он выполняет роль временного запасного вещества в хлоропластах. При высокой концентрации

сахар полимеризуется в крахмал, а при передвижении по растению последний гидролизуется на глюкозу и фруктозу.



Андрей Сергеевич Фаминцын. 1835–1918.

Более простые продукты фотосинтеза обнаружить не удавалось, поэтому предположения о составе веществ, образующихся на первых этапах ассимиляции двуокиси углерода и воды, носили сугубо гипотетический характер. К числу таковых относится формальдегидная гипотеза А. Байера (1870), согласно которой первым продуктом фотосинтеза, возникающим при взаимодействии воды и углекислого газа, является формальдегид. Несмотря на более чем полувековой успех у широкого круга ученых, ее несостоятельность была полностью доказана в 40-х годах XX в. Исходя из этой гипотезы, Байер построил в 1870 г. первую схему механизма фотосинтеза. В следующем году схема была существенно дополнена К.А. Тимирязевым, который ввел в нее в качестве одного из действенных компонентов хлорофилл. «Рабочая гипотеза» Тимирязева, как называл ее сам автор, была единственной на протяжении четверти века, хотя многие зарубежные ученые склонны были видеть в ней лишь повторение схемы Байера, что не соответствует действительности.



Климент Аркадьевич Тимирязев. 1843–1920.

В 1896 г. А.Н. Бах предложил схему фотосинтеза, в которой процесс ассимиляции углекислоты рассматривался не как результат отщепления кислорода от молекулы углекислоты, а как сопряженный окислительно-восстановительный процесс, происходящий за счет водорода и гидроксила воды. Таким образом, Бах утверждал водное происхождение фотосинтетического кислорода, следовательно, в его схеме получили отражение непризнанные широким кругом ученых предположения Ю. Либиха (1843), А.И. Ходнева (1847), Ж. Буссенго (1858), М. Бертло (1864) и других о выделении кислорода при фотосинтезе за счет воды, а не углекислого газа, предположения, которым суждено было ждать своего окончательного подтверждения целый век. Недостаток схемы Баха состоял в том, что в ней не получила никакого отражения роль хлорофилла в процессе фотосинтеза.

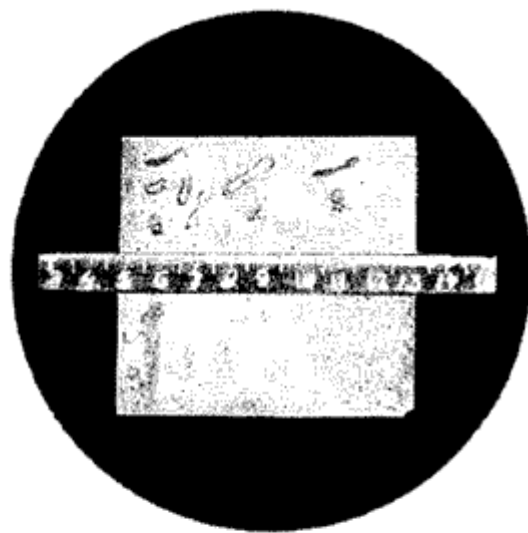
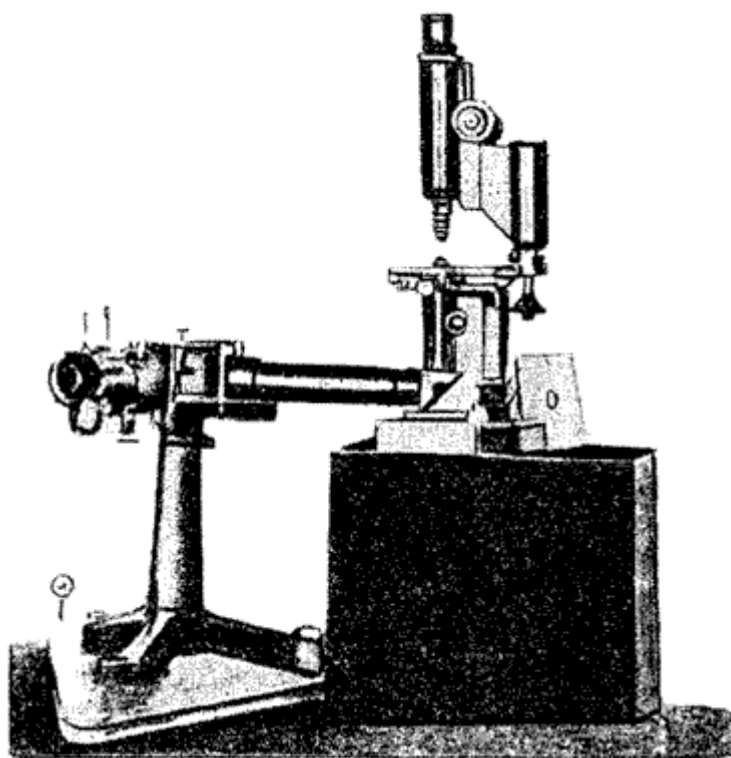
Пигменты растений.

Между тем во второй половине XIX в. исследователи уже не сомневались в тесной зависимости фотосинтеза от зеленого пигмента растений, а поэтому исследования хлорофилла стали проводиться значительно шире, что привело к существенному изменению представлений о пигментном составе листовой вытяжки. Было доказано, что получаемая из листьев зеленая вытяжка содержит не один пигмент. В 1860 г. французский химик Э. Фреми разделил ее на две части – голубовато-зеленую и желтую. Первую часть он считал истинным хлорофиллом, а вторую – ксантофиллом. В 1864 г. английский физик Д.Г. Стокс в свою очередь показал, что хлорофилловая вытяжка зеленых растений представляет собой смесь не двух, а четырех пигментов – двух зеленых и двух желтых. Такие же данные позднее получил англичанин Г.К. Сорби (1878), но их наблюдения не были должным образом оценены

современниками. Выводы Стокса и Сорби о существовании в хлорофилловой вытяжке двух желтых пигментов подтвердились исследованиями А. Арно, который в 1885–1887 гг. обнаружил в листьях желтый пигмент со свойствами, соответствующими свойствам уже известного пигмента корней моркови – каротина. К концу века Г. Молиш (1894–1896) извлек из водорослей ранее неизвестные пигменты – фикоциан и фикоэритрин. В 1882 г. И.П. Бородин получил твердый кристаллический хлорофилл, изучением которого в дальнейшем занимались русские исследователи Н.А. Монтеверде (1890, 1893) и М.С. Цвет (1901).

Широкое распространение получили исследования оптических свойств хлорофилла, начатые в 1852 г. Стоксом. Этому способствовал открытый в 1859 г. Г.Р. Кирхгофом и Р.В. Бунзеном метод спектрального анализа, успешно использованный для изучения хлорофилла и его производных Тимирязевым (1869, 1871). Объектом изучения оптических свойств стали все растительные пигменты. Это позволило окончательно доказать неоднородность состава листовой вытяжки и изучить ее компоненты.

Тимирязев же первый связал изучение роли света в процессе фотосинтеза с изучением оптических свойств хлорофилла. При этом он показал преимущества применения спектрального анализа по сравнению с методом цветных фильтров при изучении не только пигментов растений, но и происходящих в них физиологических процессов. Тимирязев опроверг господствовавшее до 70-х годов представление об определяющей роли в фотосинтезе желтых лучей спектра. Если Сакс (1964) объяснял высокую интенсивность разложения углекислоты в желтой части спектра ее максимальной яркостью, то Тимирязев (1869, 1871, 1875) доказал, что максимум фотосинтеза соответствует не световой, а температурной напряженности, с которой в то время связывали энергетическую способность лучей. При этом он вскрыл, что причина ошибочности выводов предшественников – несовершенство их методики. Тимирязев (1871), Е. Ломмель (1871) и Н. Мюллер (1872) обнаружили максимум поглощения не только в красных, но и в синих лучах спектра и высказали мысль о более полном использовании при фотосинтезе именно тех лучей, которые поглощаются хлорофиллом.



Первый микроспектроскоп К.А. Тимирязева. 1871.

В 1881 г. Энгельман посредством разработанного им бактериального метода экспериментально доказал существование второго максимума фотосинтеза в сине-фиолетовой части спектра. В 1871 г. Тимирязев высказал предположение об окислительно-восстановительном характере превращений хлорофилла при фотосинтезе. Опираясь на открытие Г. Фогелем (1873) хроматических сенсibilизаторов, он в 1875–1885 гг. развил представление о хлорофилле как химическом и физическом сенсibilизаторе, доказав затем (1885–1886) экспериментально способность хлорофилла претерпевать химические превращения, характерные для сенсibilизаторов фотохимических процессов.

Основываясь на химических и оптических исследованиях хлорофилла и гемоглобина и их производных, Э. Шунк и Л. Мархлевский (1897) высказали некоторые доводы в пользу химической близости состава пигментов крови и листьев, которую предугадывал еще в 1871 г. Тимирязев. На основании этих доводов и собственных исследований М. Ненцкий в том же 1897 г. развил представление о генетической связи хлорофилла и гемоглобина, а в 1900–1902 гг. экспериментально доказал, что основой молекул обоих пигментов являются гомологи пиррола.

Предметом многочисленных исследований был вопрос об условиях образования хлорофилла. Сакс (1859) отметил, что при умеренной освещенности распад и восстановление пигмента идут непрерывно, а Фаминцын (1866) установил, что этот синтез возможен и при искусственном освещении. Ряд исследований показал, что на биосинтез хлорофилла оказывает влияние температура, наличие в клетках кислорода и сахара. Многие эксперименты и наблюдения свидетельствовали и о том, что для нормального зеленения растений необходимы соединения, содержащие железо; их отсутствие в источниках питания вызывало у растений хлороз – развитие бесхлорофильных листьев, неспособных к фотосинтезу. Природа же хлороза в XIX в. не была раскрыта. Ученые неправильно полагали, что железо необходимо растению потому, что оно входит в состав хлорофилла так же, как в гемоглобин крови. Роль железа при синтезе зеленого пигмента была выяснена лишь в следующем столетии.

О существовании исходного бесцветного предшественника хлорофилла высказывались Бем (1859), Сакс (1862), Прингсгейм (1874) и Визнер (1877), но первые опыты по его выявлению и изучению спектральных свойств протофиллина предпринял Тимирязев в 1885–1889 гг. Другой русский физиолог Н.А. Монтеверде, продолживший исследование предшественника хлорофилла, – назвал его протохлорофиллом.

Фотосинтез и различные факторы среды.

Во второй половине XIX в. были получены данные о зависимости фотосинтеза от различных условий внешней среды (интенсивности света, концентрации углекислого газа и кислорода воздуха, влажности, температуры и прочих факторов), которые затем были положены в основу эколого-физиологических исследований фотосинтеза. Хотя многие исследователи отмечали, что в природе эти факторы действуют одновременно, однако до XX в. изучение их воздействия на фотосинтез происходило в значительной мере изолированно. Исследования сводились в основном к выяснению оптимальных условий (освещенности, температуры, оводненности, концентрации углекислого газа и кислорода) для фотосинтеза. Одновременно определялись минимальные и максимальные величины названных факторов, в пределах которых может протекать этот процесс. Многое в этом направлении сделали Буссенго (1868), Фаминцын (1880), Крейслер (1885), Тимирязев (1889), Жюммель (1892) и другие. В конце XIX в. исследователей стал интересовать вопрос о влиянии на фотосинтез таких внешних факторов, как различные атмосферные газы и химические соединения, и внутренних факторов – содержание хлорофилла листа и

накопление ассимилятов. Вместе с тем многие исследователи отмечали связь фотосинтеза с другими процессами жизнедеятельности растений – ростом и клеточным делением (Фаминцын, 1886), дыханием (Бородин, 1876), транспирацией (Тимирязев, 1893) и другими – и пытались вскрыть ее закономерности.

Во второй половине XIX в. развернулись исследования роли фотосинтеза в цепи энергетических превращений на Земле. Вслед за Тимирязевым (1875), высказавшим положение о применимости закона сохранения энергии к фотосинтезу, его ученик Ф.Н. Крашенинников (1901) опытным путем доказал справедливость этого положения, показав посредством энергетического анализа, что поглощенный растением свет преобразуется в теплотворную способность ассимилятов.

Первым, кто обратил особое внимание на значение зеленого растения в космическом круговороте энергии и веществ, был К.А. Тимирязев. Он отметил неразрывную связь между энергией солнца и зеленым растением, улавливающим часть этой энергии и накапливающим ее в молекулах органических веществ. В крунианской лекции «Космическая роль растения» (1903) он убедительно показал, как солнечная энергия «запасается растениями впрок». Лишь небольшая группа бактерий представляет исключение, так как, подобно зеленым растениям, может синтезировать органические вещества из тех же неорганических веществ, но не при помощи света, а за счет энергии химических реакций. Заслуга открытия таких микроорганизмов, названных хемосинтетиками, принадлежит С.Н. Виноградскому (1889, 1890).

Почвенное питание растений.

Не менее интенсивно развивались исследования по почвенному питанию растений, стимулированные работами Ю. Либиха и Ж. Буссенго. Окончательное доказательство ими первостепенной важности для жизни растений минерального питания сыграло большую роль в дальнейшем развитии земледелия и разработке основ агрохимии.

Успешное развитие учения о минеральном питании растений в значительной степени объясняется тем, что лабораторные исследования этой проблемы тесно сочетались с полевыми опытами. Первые скромные шаги, предпринятые в этом направлении Буссенго во Франции, Шпренгелем в Германии и Лоузом и Джильбертом в Англии, стимулировали исследования в этой области и в других странах. Стали создаваться опытные станции не только на личные средства, но и как государственные учреждения. Первая такая станция была организована в Меккерне (Германия) в 1852 г., а в следующем 1853 г. по общественной подписке в Ротгамстеде (Англия) была построена новая лаборатория и передана Лоузу для продолжения его успешных опытов. В 1867–1869 гг. в четырех губерниях России под руководством Д.И. Менделеева проводилось изучение действия 24-х видов удобрений при различной обработке почвы. С 70-х годов полевые опыты с удобрениями получили широкое распространение в Германии, США и других странах. Проводились они преимущественно на специальных опытных станциях, общее число которых к концу XIX в. превысило 80.

Полевые опыты стали все теснее сочетаться с лабораторными исследованиями потребностей растений в минеральных веществах. В середине XIX в. в Германии зародился и стал широко внедряться как на опытных станциях, так и в институтских лабораториях вегетационный метод – испытание действий удобрений на отдельных растениях, выращиваемых в небольших сосудах со строго определенным составом питательного раствора. При разработке вегетационного метода было предложено пользоваться тремя способами, или культурами. О первом из них уже упоминалось в главе 19, когда в качестве субстрата Сальм-Хорстмар (1849) использовал специально обработанный песок или дробленый кварц и положил начало постановке песчаных культур. В 70-80-е годы этот способ успешно использовал и совершенствовал Г. Гельригель. Второй способ вегетационного метода – почвенные культуры – был предложен в те же годы П. Вагнером,

который помещал в сосуды совершенно истощенную или совсем неплодородную почву. Однако наибольший успех в дальнейшем выпал на долю третьего способа – водных культур, прообраз которых можно усмотреть в опытах 1699 г. Вудворда в Англии. Спустя полтора века Ю. Сакс (1860) использовал этот способ вначале для наблюдения за ростом корня, а затем и для изучения питания растений.

Сакс значительно обогатил и уточнил результаты Сальм-Хорстмара. Им было установлено, что приемом «фракционированных растворов», т. е. растворов отдельных солей, представляемых растению поочередно, не следует пользоваться, так как такие растворы действуют на растения отравляюще. В смеси же их действие нейтрализуется. Это явилось основой для развитой позже Ж. Лебом (1901) теории ионного антагонизма.

Над разработкой оптимального состава питательного раствора для водных культур трудились Ю. Сакс, И. Кноп, Ф. Ноббе и другие исследователи. Рецепт Кнопа оказался самым удачным и был назван его именем.

Методы выращивания растений на нейтральном твердом субстрате и в водных культурах позволили разработать всеобъемлющий вегетационный метод, без которого невозможно было бы изучение физиологии минерального и азотного питания растений. Эти исследования проводились в летнее время в специальных вегетационных домиках. Первые такие постройки были осуществлены немецким агрохимиком Ф. Ноббе (1869) по его планам на Тарандской опытной станции, а затем Г. Гель ригелем (1870) на опытной станции в Бернбурге. В России первый вегетационный домик был построен К.А. Тимирязевым в 1872 г. в Петровской (ныне Тимирязевской) сельскохозяйственной академии и сыграл большую роль центра агрохимических исследований в нашей стране.

Использование вегетационного метода уже к 70-м годам позволило установить необходимость для нормального развития растений таких зольных элементов, как фосфор, сера, калий, кальций, магний, железо, кремний, марганец и цинк, а также азот, водород и хлор. Для некоторых из них были определены соединения, в составе которых они могут быть усвоены растением. Гораздо труднее было установить, какие элементы не нужны растению. Физиологов растений, однако, интересовал не столько сам факт необходимости растению тех или иных химических элементов, сколько их влияние на различные жизненные процессы растений. Не один десяток исследователей провели серии опытов в этом направлении. Почти все они исходили из предположения, что каждый из химических элементов имеет определенную лишь ему свойственную функцию, которая не может быть выполнена другим элементом. Нередко результаты этих исследований были противоречивы, и единого мнения о физиологическом значении того или иного элемента не было. Тем более не было сколько-нибудь четкого представления о механизме поступления элементов и их роли в обмене веществ растения. Решение комплекса этих вопросов принадлежало будущему.

Азотное питание растений.

К рассматриваемому периоду относится окончательное выяснение вопроса об источниках азота в питании растений, начатое еще в первой половине XIX в. опытами Буссенго, Лоуза и Джильберта. Согласно Буссенго, растения получают азот не только из аммиака, как думали многие, но и из нитратов. Однако позднее сравнительные исследования действия нитратов и аммиачных соединений в водных культурах показали преимущества первых и даже вредность последних, а открытие микробиологического процесса нитрификации способствовало утверждению мнения, что аммиачные соединения не являются непосредственным источником азота для растений, а лишь материалом для образования в почве нитратов посредством микроорганизмов. Хотя опыты Т. Шлезинга (1874), Мюнца (1889) и Мазе (1898) свидетельствовали о способности растений усваивать

минеральный азот не только в нитратной, но при небольшой концентрации и в аммонийной форме, окончательно вопрос был решен исследованиями Д.Н. Прянишникова (1895, 1899). В «Учении об удобрении» (1900) Прянишников доказал, что при определенных условиях растения могут усваивать аммиачный и аммонийный азот не хуже, чем азот нитратов. Тем самым был открыт путь для использования аммиачных удобрений.

В то же время известный французский химик М. Бертло выступил против представления об абсолютной невозможности использования растениями молекулярного азота воздуха, утверждая, что азот может поступать в них через почвенные соединения. Первоначально он усматривал причину образования этих азотных соединений в электрическом напряжении между почвой и воздухом, а затем – в деятельности неких почвенных бактерий. Опыты Бертло были подхвачены французскими химиками. Одни – сторонники Бертло – считали, что азот воздуха фиксируется микроорганизмами почвы, другие полагали, что эту функцию выполняют низшие растения – водоросли и мхи, находящиеся на поверхности почвы на свету и при наличии воздуха. Их пытался примирить П.С. Коссович (1894), связывавший усвоение атмосферного азота с деятельностью симбиотических форм зеленых водорослей и бактерий.

В 1866 г. М.С. Воронин впервые обнаружил в корневых клубеньках бобовых микроорганизмы. Это открытие могло бы способствовать решению загадки фиксации азота растениями, если бы оно не встретило резкого возражения со стороны многих ученых. Лишь через два десятка лет Гельригель и Вильфарт (1886–1887) подтвердили это открытие и показали, что на стерильных почвах бобовые могут черпать азот лишь из удобрений, а при добавлении к ним вытяжки из обычных почв на корнях развиваются клубеньки с микроорганизмами и растения больше не нуждаются в азотных удобрениях. В том же году М. Бейеринк выделил чистую культуру *Bacillusradicicola* из корневых клубеньков бобовых, а польский микробиолог Пражмовский описал процесс зарождения и развития клубеньков на корнях бобовых растений, дав название их возбудителям *Bacteriumradicicola Beijerinckii*. В 1890–1892 гг. П.С. Коссович провел тонкие эксперименты, доказавшие, что бобовые связывают азот посредством корневых клубеньков. Наконец, Т. Шлезинг и Лоран (1890, 1892) опытным путем подсчитали, что вес азота, усвоенного растением из воздуха, примерно, равен приросту его в бобовых растениях. Несмотря на это, некоторые немецкие ученые, в частности Франк (1892), продолжали отрицать связь клубеньковых бактерий с усвоением азота воздуха, считая образование клубеньков результатом деятельности паразитического гриба. Проблема была решена исследованиями С.Н. Виноградского (1893), показавшего, что молекулярный азот воздуха способны фиксировать нитчатые бактерии *Clostridium pasteurianum*, культура которых была получена им тогда же (подробнее см. главу 35). В 1901 г. Бейеринк обнаружил, что усваивать атмосферный азот могут также *Azotobacter* и синезеленые водоросли *Anabaena* и *Nostoc*.

Способность некоторых растений питаться животной пищей в XIX в. подвергалась основательным сомнениям, хотя факты о захватывании мелких насекомых такими растениями, как венерина мухоловка росянка и другие, описывались еще в XVI в. Летом 1860 г., отдыхая близ Хартфилда, Ч. Дарвин обратил внимание на то, какое большое количество насекомых улавливают росянки, в изобилии произраставшие там. Он выкопал несколько из них и стал вести дома специальные наблюдения над ними, поставив своей целью раскрыть, по возможности, природу их движений и причину обильного улавливания насекомых. Опыты, наблюдения и размышления над результатами заняли пятнадцать лет, пока в 1875 г. не вышла в свет книга Ч. Дарвина «Насекомоядные растения». С большой тщательностью автор описал и сравнил различные способы ловли и переваривания насекомых разными видами насекомоядных растений. Он открыл, что при надлежащем раздражении растение выделяет жидкость, содержащую кислоту и фермент и напоминающую по составу пищеварительный сок животных, и с ее помощью извлекает из животной пищи азотсодержащие вещества, необходимые для каждого растения, но малодоступные для болотистых растений. Эти факты свидетельствовали об отсутствии

резкой грани между животным и растительным миром.

Новые научные данные позволили приступить к внедрению знаний о минеральном питании растений в практику сельского хозяйства и решать вопрос об удобрениях на научной основе, что не замедлило дать положительные результаты уже в те годы. Достаточно отметить, что Германия, где в середине прошлого века особенно много занимались этим вопросом, начиная с 1847, г. в течение нескольких десятилетий не знала ни одного неурожая, грозившего населению голодом. Наоборот, урожаи из года в год повышались.

В XIX в. были проведены первые работы по внекорневому питанию растений. Опыты Е. и А. Гри (1847, 1857), Сакса (1861), Рейнша (1871), Т. Шлезинга (1874), Коха и Мейера (1873) показали, что листья растений могут усваивать различные соединения азота, фосфора и калия, усиливая при этом синтез органического вещества. Наиболее обстоятельные исследования по внекорневому питанию растений путем введения через листья растворов минеральных солей провел Буссенго (1878).

Изучение минерального питания растений в прошлом веке велось почти оторванно от изучения других процессов обмена веществ. Господство упрощенных представлений о проницаемости протоплазматической мембраны, когда всей протоплазме отводилась пассивная роль, исключало исследования зависимости поглощения веществ от жизнедеятельности клетки. Корневое питание связывалось лишь с транспирацией, поскольку вода является растворителем питательных веществ почвы.

Осмоз и передвижение растительных соков.

Изучение водного режима растений в XIX в. было менее успешным по сравнению с изучением воздушного и минерального питания. Оно касалось преимущественно поступления и передвижения воды в растениях и транспирации. Результаты экспериментов способствовали усилению интереса к физическим закономерностям поступления воды в корни и дальнейшего ее перемещения, в частности к изучению осмотических свойств растительных клеток, которое в 1826–1828 гг. начал Дютроше.

В 1862 г. Грехем обнаружил явление диосмоса, а М. Траубе (1867–1874) изучил его на так называемых «искусственных клетках». В 1877 г. была опубликована работа В. Пфеффера «Осмотические исследования», в которой излагались основные положения о роли осмоса в жизнедеятельности клетки. Это исследование положило начало разработки мембранной теории клеточной проницаемости. В. Пфеффер показал, в частности, что не оболочка клетки, как предполагалось раньше, а протоплазма, точнее, ее слои, прилегающие к оболочке и вакуолям, обеспечивают полупроницаемость клетки. Им же была разработана гипотеза о механизме проникновения различных веществ через «протоплазматические мембраны», локализованные на поверхности протопласта. Особое внимание Пфеффер обращал на большую роль полупроницаемой мембраны в обмене веществ, в частности, на регуляцию их поступления и выделения из клетки. Работу Пфеффера дополняли одновременные и последующие исследования Г. де Фризом (1878, 1888) осмотических сил, вызывающих изменение объема клеток. Явление отставания протоплазмы от оболочки при действии гипертоническими растворами, наблюдавшиеся еще К. Негели (1846), Г. Модем (1846) и Н. Прингсгеймом, Г. де Фриз назвал плазмолизом.

Усиление внимания к изучению осмотических явлений клетки заставило пересмотреть некоторые устаревшие к тому времени представления о проникновении питательных растворов в растение и их передвижении. Так, Сакс (1865) признал, что поглощение воды корнями и дальнейшее ее передвижение объясняется не наличием в них особых насыщающих клеток – спонгиол, а осмотическими свойствами всех клеток. Он считал, что

при тургорном состоянии на клеточные мембраны действует сильное гидростатическое давление, в результате чего и происходит фильтрация растворов. Хотя эта гипотеза «фильтрации под давлением» в дальнейшем оказалась тоже несостоятельной, она позволила Саксу приступить к более глубокому изучению явления, названного им корневым давлением. Корневое давление стало объектом исследований многих ботаников (Гофмейстер, 1862; Баранецкий, 1873; Брозиг, 1876; Детмер, 1877; Вилер, 1893), установивших периодичность его изменений в различное время.

Признавая, что корневое давление может обеспечить подъем питательных растворов у травянистых растений, Сакс отрицал его действие по поднятию воды на большую высоту у деревьев. Эту способность перемещения восходящего тока воды по пустотелым сосудам – трахеям и трахеидам – он приписывал только силе испарения. Если сторонники механистических воззрений на процессы, протекающие в растениях, считали, что поднятие воды по сосудам осуществляется так же, как поднятие жидкостей по капиллярам, то Сакс обратил внимание на те особенности, которые были обусловлены спецификой физиологии растений. И хотя сама гипотеза Сакса не оправдала себя в дальнейшем, его мысль об активной выработке растениями своих функций была, несомненно, прогрессивной.

Развив предположение Ф. Унгера (1858) о возможности прохождения потока воды через стенки Клеток благодаря их способности к набуханию (имбибиции), Сакс разработал имбибиционную теорию. Согласно этой теории, вода передвигается в растениях не в полостях сосудов, заполненных воздухом, а в их стенках, способных к впитыванию, набуханию и засасыванию воды при потере ее в процессе транспирации. Гипотеза Сакса принималась ботаниками около 20 лет. Обнаружение Гофмейстером (1857) в сосудах растений так называемых «цепочек Жамена» (смеси воды с пузырьками воздуха), подтвержденное позднее Хенелем и Бемом (1878), побудило искать новые объяснения механизма передвижения восходящего тока питательных растворов.

В 1883–1884 гг. Вестермайер дал одно из них: причина поступления воды в сосуды ксилемы и ее поднятия заключается в насасывающем действии живых клеток. Он считал, например, что клетки паренхимы стебля и сердцевинных лучей получают воду посредством эндосмоса из примыкающих к ним клеток и инфильтруют ее в ксилему; также происходит первоначальная инфильтрация воды в сосуды корня, а так как эта инфильтрация прерывиста – вода и воздух проходят в трахеи поочередно, то и образуются «цепочки Жамена». Его поддерживали Годлевский (1888), Янзе (1887) и Швенденер (1892). Допущение активного нагнетания воды в ксилему путем пульсации клеток древесины отбрасывало эти исследования к давним представлениям Грю (1682) о живых клетках, которые, пульсируя, подобно миллионам сердец, гонят воду по сосудам. Кроме того, оно упрочивало пошатнувшиеся позиции витализма в физиологии растений.

В то же время наблюдения Страсбургера (1891) свидетельствовали о том, что в убитых тканях стеблей вода могла подниматься выше безжизненных участков на 10–12 м. Начался горячий, длившийся до конца столетия спор между исследователями, связывающими поднятие воды с деятельностью живых клеток, и их противниками. Он породил ряд работ физического характера, оказавших положительное влияние на дальнейшее решение этой проблемы. В 1894–1895 гг. Диксон и Джоуль в Ирландии и Аскенази в Германии выдвинули независимо друг от друга теорию сцепления воды, которая объясняла движение воды вверх сцеплением между собой ее частиц под действием насасывающей силы – транспирирующих листьев.

В 1897 г. Е.Ф. Вотчал на основании многочисленных опытов, проводимых с применением тончайших физических методов и автоматической записи изменений давления в проводящих воду элементах древесины, убедительно опроверг представление о существовании в них каких бы то ни было промежуточных двигателей. К сожалению, эта важная работа Вотчала своевременно не получила известности за пределами России и

развиваемые в ней представления получили признание лишь спустя 10–15 лет в связи с работами английского исследователя Г. Диксона.

Скорость движения воды в растении впервые достаточно удовлетворительно была исследована Макнабом (1871) посредством спектроскопических определений скорости распространения слабого водного раствора лития, в который опускалось растение. Аналогичные определения проводили затем Поритцер (1877) и Сакс (1878).

Транспирация растений.

Начало экспериментальных исследований транспирации растений относится к первой четверти XVIII в., однако научный подход к объяснению этого явления наметился лишь в середине XIX в. Обнаружение определяющей зависимости транспирации от устьиц привлекло особое внимание к изучению транспирационного аппарата растений.

Первое исследование движения устьиц провел Г. Моль (1856), который показал, что величина устьичных отверстий определяется тургором замыкающих клеток и зависит от света, тепла и влажности воздуха. Он же обратил внимание на присутствие в замыкающих клетках хлоропластов, синтезирующих осмотические вещества, и таким образом влияющих на работу устьиц и на транспирацию. В этом же направлении вел исследования Унгер (1857), опубликовавший в 1862 г. большую работу о транспирации. С. Швенденер (1883) высказал мысль, что устьица обеспечивают не только испарение, но и усвоение CO₂. Представление об активной роли замыкающих, а не прилегающих к ним эпидермальных клеток, как это считал Дейтгеб (1886), окончательно утвердил сын Чарлза Дарвина Ф. Дарвин (1898). Действие различных лучей спектра на работу устьиц первым исследовал Коль (1895). Он установил, что красные и синие лучи, т. е. лучи, поглощенные хлорофиллом, вызывают открывание устьиц.

Кроме устьичной транспирации в 1878 г. была обнаружена еще и кутикулярная (Хенель). Определения количеств испаряемой воды (Габерландт, 1877; Хенель, 1879, 1880) показали, что эта величина различна в зависимости от природы самого растения и условий его произрастания.

Многое для изучения природы транспирации в 50-е годы сделал Ю. Сакс. В противоположность Шлейдену Сакс подошел к изучению испарения у растений не как к физическому, а как к физиологическому процессу, имеющему важное биологическое значение для жизни растений. Так, он обнаружил, что испарение с поверхности листа происходит менее интенсивно, чем с такой же поверхности воды. Сакс в еще большей степени, чем его предшественники, связал действие испарения с поглощающей деятельностью корневой системы. Он показал, что транспирация может измениться в зависимости от температуры и характера почв, в которых находятся корни растений.

Опыты П.Я. Крутицкого (1875), Бюргерштейна (1876) и Веска (1880) еще более расширили знания об испарении срезанных ветвей и листьев, находящихся на растении, о зависимости испарения от состава и концентрации растворов, поглощаемых корнями растений. Проводилось много определений потребления воды культурными растениями. Из внешних факторов изучали в основном влияние на транспирацию влажности воздуха и ветра. Утверждения об усилении испарения под действием света без учета теплового излучения или влияния на устьица, как отметил Тимирязев (1892), оказались несостоятельными. Все эти исследования велись преимущественно в лабораторных условиях и не касались проблемы засухоустойчивости растений, которая в силу благоприятных климатических условий не была актуальной для Западной Европы.

Необходимость всестороннего изучения данной проблемы с особой остротой встала перед русскими физиологами растений в связи с сильной засухой 1891 г., широко охватившей юг России и приведшей к гибели от голода многих тысяч людей. Почвоведы В.В. Докучаев

(1892), П.А. Костычев (1893) и А.А. Измаильский (1893) предложили ряд приемов для лучшего сохранения влаги в почве, а К.А. Тимирязев (1892) первый из ботаников обратил внимание на биологические основы засухоустойчивости растений. Он показал, что лишь небольшая часть воды, поступающей в растение, используется им для синтеза органических веществ («организационная вода»), а большая ее часть («расхожая вода») испаряется. Вслед за французским агрохимиком Т. Шлезингом Тимирязев окончательно доказал, что интенсивность испарения не влияет на количество питательных растворов и минеральных веществ, поступающих в растения из почвы. Рассматривая взаимодействие между транспирацией и фотосинтезом, Тимирязев впервые высказал суждение об антагонистическом характере этих процессов: полезное для растений снижение, расходования воды путем замыкания устьиц влечет за собой прекращение фотосинтеза, и наоборот, при фотосинтезе усиливается испарение необходимой растению воды. Более широко развернулись исследования водного режима растений в XX в.

Дыхание и брожение.

Изучение ассимиляционных процессов, протекающих в растении, велось одновременно с разносторонними исследованиями диссимиляционных процессов и прежде всего дыхания и брожения. Не касаясь развития представлений относительно биохимической сущности и микробиологической природы этих явлений, о чем будет речь в следующей главе, назовем лишь физиологические аспекты этих проблем.

Во второй половине XIX в. впервые появляются специальные сообщения о дыхании растений. В 1850–1851 гг. фармацевт Гарро установил разобщенность процессов дыхания и фотосинтеза, показав затем непрерывность первого из них и наличие его во всех частях растительного организма. Это способствовало утверждению мнения об идентичности процессов дыхания растений и животных. Оба они рассматривались как медленное сгорание внутри тканей с выделением тепла. Однако в последней четверти XIX в. становилось все более очевидным несоответствие явлений дыхания и сгорания вначале в отношении животных, а затем и растений. Лишь спустя полвека окончательно было доказано, что при дыхании растений кислород не окисляет непосредственно молекулы органических веществ, а вступает в реакцию после ряда анаэробных превращений этих соединений (цикл Кребса).

Большое число исследований было посвящено изучению влияния на дыхание количества и качества света, концентрации кислорода и углекислого газа, температуры и других факторов. Изучая действие света на дыхание, И.П. Бородин (1876) заложил основу разработанного позднее В.И. Палладиным (1886–1896) учения о различии между дышащим субстратом и дыхательным материалом. Палладии (1893) впервые отметил различную интенсивность дыхания у зеленых и этиолированных листьев и объяснил это наличием в клетках первых большего количества не только сахаров, но белков и нуклеопротеидов. Это наблюдение еще раз подтверждало предположение А.Е. Зайкевича (1877) о связи дыхания с углеводным питанием и являлось как бы иллюстрацией к обстоятельному труду А.С. Фаминцына «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883), в котором дыхание рассматривалось как процесс, тесным образом связанный с углеродным (воздушным) и минеральным (почвенным) питанием растений.

Исследования дыхательного коэффициента, проведенные Боннье и Манженом (1886) и Палладиным (1886, 1894), показали, что его величина может быть равна единице, а также быть меньше или больше ее... Наблюдая изменение интенсивности дыхания в прорастающих семенах, Бородин (1875), А. Мейер (1875) и Л.А. Ришави (1877) проследили эту зависимость графически, установив так называемую большую кривую дыхания растений, очень сходную с открытой незадолго до того Саксом большой кривой роста.

В 1872 г. Л. Пастер обнаружил у растений явление анаэробного дыхания, которое протекало в бескислородной среде с образованием спирта и углекислого газа. Дальнейшее

исследование этого типа дыхания (Мюнц, 1876, 1878; Трефельд, 1876; Де-Лука, 1878) показало, что оно широко распространено в растительном мире. Как и нормальное дыхание, оно способно изменяться под воздействием внешних условий (Детмер, 1892; Палладии, 1892, 1894; Худяков, 1894).

Рост растений.

Во второй половине XIX в. были проведены интересные исследования в области роста, раздражимости и движения растений. Объектами изучения роста были семена, побеги, корни, стебли, листья и растение в целом. В 1872 г. Сакс сконструировал самопишущий прибор для фиксирования скорости роста – ауксонометр, усовершенствованный в 1876 г. О.В. Баранецким. С помощью этого прибора Сакс дал графическое изображение скорости прироста растений в ходе вегетации, и полученная S-образная кривая была названа им большим периодом роста. Баранецкий (1879) изучал суточную периодичность роста и обнаружил, что у одних растений максимальный прирост происходит ночью или ранним утром, а у других – днем или вечером. По мнению Баранецкого, этот ритм связан с определенным ритмом биохимических процессов в листьях и в конусе роста, а эти процессы в свою очередь зависят от периодичности смены дня и ночи.

Рост растений в прошлом столетии отождествлялся с увеличением их объема и сводился к росту отдельных клеток. Сакс первым поднял вопрос о внутренних причинах роста вообще и растительных клеток в частности. В 1863 г. он высказал мысль, что причиной более интенсивного роста клеток весной и летом является более высокий тургор в это время, благодаря чему клеточная оболочка растягивается и создается возможность для отложения веществ. Такой взгляд разделяли многие ботаники. Однако Г. Краббе (1884) взял его под сомнение, а А. Вилер (1887) установил, что тургор клеток весенней и осенней древесины одинаков. Кроме того, С. Швенденер и Краббе (1895) наблюдали остановку роста в зоне растущего стебля, несмотря на то, что тургорное давление в ней было равно давлению в зоне наибольшего роста, а Р. Хеглер (1893), механически растягивая растущую часть стебля, обнаружил уменьшение скорости его роста. Опытами Ф. Нолля (1887), Э. Цахариаса (1891) и Э. Страсбургера (1898) было доказано, что рост клетки может осуществляться как путем наложения (аппозиции), так и путем внедрения (интуссусцепции).

Много работ, в том числе русских, исследователей, было посвящено изучению зависимости роста растений от условий освещенности, температуры, наличия в воздухе кислорода, углекислого газа, этилена. Я.Я. Вальц (1876), изучая рост корней в водных культурах, отметил, что свет усиливал рост и ветвление как при освещении листьев, так и еще в большей степени листьев и корней. Баталин (1872) и Сакс (1882) свидетельствовали о существовании связи между процессами роста и явлениями раздражимости, утверждая при этом наличие тесной зависимости между морфофизиологическими структурами растений и протекающими в них химическими процессами.

Раздражимость и движение растений.

Значительно увеличилось во второй половине XIX в. число работ, посвященных изучению тропизмов – ориентировочных движений растений под действием одностороннего раздражителя, особенно силы тяжести и света, т. е. гео- и фототропизмов. Исследователей интересовали не только различные проявления тропизмов, но и их природа. Следуя за Т. Найтом (1806), В. Гофмейстер (1876) ошибочно утверждал, что геотропический изгиб обусловлен пассивным сгибанием под действием силы тяжести кончика корм, не содержащего механических тканей и поэтому находящегося в особом «мягко-пластическом» состоянии. Обнаружение А. Франком (1868) неравномерного роста различных сторон корня и

стебля при их гео- и фототропизме ставило под сомнение выводы Найта и Гофмейстера о пассивности реакции растений. В 1869 г. Н.Н. Спешнев повторив остроумный опыт Пино (1829) по вращению корней в ртуть показал, что их движение активно, так как кончик корня направляется вниз, преодолевая сильное выталкивающее действие ртути. Вскоре Т. Цессельский (1871) обнаружил, что при удалении верхушки корня последний теряет способность реагировать на земное притяжение. Геотропизм плазмодиев слизистых грибов исследовал С.М. Розанов.

При изучении фототропизма Н. Мюллер (1872) и Ф. Ольтманс (1887) установили, что положительная или отрицательная реакция растений зависит от интенсивности света. О.В. Баранецкий (1876) обнаружил отрицательный фототропизм миксомицетов на ранней стадии развития. Для устранения одностороннего действия силы тяжести или света при изучении движений растения Ю. Сакс (1879) сконструировал специальный прибор, назвав его клиностатом.

В 1865 г. вышла большая работа Ч. Дарвина «Движения и повадки лазающих растений». В ней Дарвин описал различные уже известные формы движения, в том числе фото- и геотропические, а также новое явление – гаптотропизм – изгибание растений в ответ на раздражение прикосновением (трением). Он провел опыты и наблюдения более чем над ста видами вьющихся и лазающих растений, собрал воедино сведения о механизме их движения, об устройстве их раздражимых органов, определил порог чувствительности растительных усиков в их различных частях, скорость реакции, открыл массу разнообразных приспособлений растений для лазания. Н.Ф. Леваковский (1866, 1867), изучая механизм движения мимозы от прикосновения и изменения этой реакции от температуры, влажности, аэрации и освещенности, связывал этот механизм с сократительными свойствами протоплазмы клеток мимозы. Процессами, проходящими внутри клеток, объяснял также таксические движения и Баталин (1870), выступая против тех, кто пытался объяснить сугубо физическим процессом возникновение электрических токов в растениях.

В 1875 г. в исследовании о насекомоядных растениях Дарвин описал особые движения росянки, мухоловки и других, связанные с захватыванием мелких насекомых, попадающих на их листья и дающих растению азотсодержащую пищу. С конца 70-х годов прошлого века он начал работать над исследованием нутаций – вращательных движений растущих органов растений. Результаты обширных и многолетних исследований легли в основу написанной вместе с сыном Френсисом книги «О способности к движению у растений» (1880), где впервые были обстоятельно описаны вращательные движения растущих верхушек растений, особенно ярко выраженные у усиков и вьющихся стеблей. Эти движения Дарвин назвал циркумнутацией и объяснил их неравномерным ростом клеток то одной, то другой стороны верхушки стебля. В дальнейшем Нолль (1885), О.В. Баранецкий (1886) и Вортман (1887) изучали причины и закономерности круговой нутации стеблей и корней.

Однако ближе всех к раскрытию истинной природы тропических явления подошел Ч. Дарвин (1880). В процессе тропизма он различал два этапа. 1) восприятие одностороннего действия раздражителя верхушками стеблей или корней и 2) изгибание этих органов в силу ускоренного роста клеток в зоне растяжения. В опытах с проростками канареечной травы Дарвин показал, что фототропический изгиб – сложное явление, состоящее из поступления светового раздражения, появления возбуждения, проведения его и конечной реакции, выражающейся в определенном движении. В основе гео- и фототропизмов, по его мнению, лежит «распространение вдоль органа некоторого вещества, содержащегося в верхушке» корня или стебля. Это было замечательное предвидение более чем за полвека до открытия физиологически активных веществ.

Критика воззрений Дарвина со стороны Ю. Визнера (1881), Ю. Сакса (1887), Г. де Фриза (1873), Г. Фиттинга (1903) и других, как и использование его высказываний о роли корневой верхушки отдельными фитопсихологами для утверждения наличия у растений элементов психики, не смогли дискредитировать ее. В 1893 г. В.А. Ротерт посредством точных опытов по удалению верхушек проростков доказал, что вывод Дарвина о разделении

«сенсорной» и «моторной» зон у растений является правильным. Он установил скорость передачи геотропического импульса и доказал также, что после удаления «физиологической верхушки» корня она через несколько часов как бы вновь регенерирует.

В 80-90-е годы предметом изучения стали самые разнообразные тропизмы. В 1870–1880 гг. Визнер обнаружил тропические изгибы в красных и ультракрасных лучах, которые в дальнейшем объяснял как реакцию на тепловое раздражение. Термотропические изгибы спорангиеносцев изучал Ю. Вортман (1883), а у корней – И. Клернер (1891). Ван-Тигем (1884) и Ю. Вортман (1885) предприняли попытки установить природу термотропизма.

Э. Эльфвинг (1882) первый наблюдал искривление корней при пропускании электрического тока через воду, в которой они находились, и установил, что характер гальванотропического изгиба зависит от природы растений, а Брунхорст (1884–1889) определил зависимость этого явления от силы тока и характера проводящих их растворов. Изучению гальванотропизма растений были посвящены также работы русского ботаника Л.А. Ришави (1888).

В 1894 г. М. Миоши обнаружил, что гифы мукоровых грибов ориентируют свои движения в отношении распределения растворимых в воде веществ, т.е. проявляют хемотаксис. Г. Молиш (1884) установил, что хемотропными раздражителями могут быть не только жидкие или растворимые вещества, но и тазообразные. Он наблюдал хемотропные искривления корней и пыльцевых трубок под влиянием отдельных газов и их смеси, назвав это явление азротропизмом. Наблюдая за ростом растений в химических лабораториях, Д.Н. Нелюбов (1898) объяснил их различные изгибы содержанием в воздухе ничтожных количеств этилена и ацетилена.

Еще в 1872 г. Сакс показал на опыте с корнями проростков гороха существование гидротропизма, а в 80-х годах Молиш и Пфеффер доказали, что положительный гидротропизм корня определяется его кончиком. Тогда же были установлены такие новые понятия, как травматотропизм – явление изгибания растущих частей при их поранении (Дарвин, 1880) и реотаксис – движение организма под влиянием одностороннего действия тока воды (Иенсон, 1883).

С 50-х годов внимание ученых начали привлекать также движения, вызываемые раздражителем, действующим не односторонне, а равномерно на все растение (температурой, влажностью, освещенностью). Такие движения были названы настическими, или настиями. С.А. Рачинский (1857) полагал, что изменение положения листьев при переходе от дня к ночи связано с изменением тургора паренхимы листовых сочленений. Франка (1870) и Сакса (1879) интересовали причины дорзовентрального направления роста хвои, ветвей тиса и ели.

Передовые ученые прошлого столетия и среди них, может быть, особенно активно русские исследователи выступали против антропоморфизма при объяснении раздражимости и таксических движений растений. В противовес телеологической трактовке этих явлений они старались прежде всего выяснить их физиологические причины, избегая при этом упрощенчества (механицизма) в объяснении тропизмов.

Экспериментальная морфология растений.

В середине XIX в. в естествознании стало формироваться новое направление – экспериментальная биология и одним из действенных ее звеньев стала физиология растений и прежде всего исследования в области развития растений. Изучение этого вопроса до середины XIX в. заключалось в прослеживании морфологических изменений растений от эмбриональных стадий до взрослого состояния. Однако уже в 1862 г. русский ботаник А.Н. Бекетов стал говорить о необходимости «открыть причины растительных форм», считая важнейшими факторами формообразования физиологические функции растений и их взаимодействие с внешними условиями.

В 1863 г. Н.Ф. Леваковский одним из первых поставил ряд опытов о действии искусственно создаваемых условий среды на форму растений. А.Ф. Баталин (1875) установил, что для цветения луковичных многолетников необходимо временное действие пониженных температур, а студент Судзиловский (1890) в опытах с озимой рожью пришел к выводу, что на ранней стадии развития озимых хлебов им необходимо влияние низких температур. В 1884 г. В.И. Ковалевский обнаружил зависимость скорости развития некоторых культурных растений от продолжительности «солнечного озарения», т. е. длины дня.

Большая серия опытов по изучению влияния различных внешних естественных условий на форму растений была поставлена Г. Фехтингом (1878–1882), открывшим явление полярности у растений, и Г. Боннье (1884, 1896), выращивавшим одинаковые культуры в горах и на равнине. В 80-е годы начал работать немецкий ботаник Г. Клебс, поставивший своей задачей вместо простого описания внешних форм проникнуть во внутреннюю сущность их образования. В результате десятилетних экспериментов (1896) он показал, как изменением условий внешней среды можно добиться перехода от одного способа размножения некоторых водорослей и грибов к другому, изменяя таким образом цикл их развития. Более широко свои исследования по управлению развитием не только низших, но и высших растений Клебс развернул в XX в. К тому же времени относятся важные исследования И.В. Мичурина в этом направлении, которые он начал в конце прошлого столетия.

* * *

Таким образом, во второй половине прошлого века физиология растений окончательно оформилась в одну из самостоятельных биологических дисциплин с четко ограниченными проблемами, методами и задачами. Наиболее интенсивно развивались те ее направления, которые были связаны с изучением обмена веществ (фотосинтез, минеральное и азотное питание, дыхание, проникновение и перемещение питательных веществ). Расширились начатые в первой половине XIX в. исследования водного режима, раздражимости и движения растений. Началось изучение новых проблем, в частности, устойчивости к неблагоприятным условиям – засухо-, морозо- и солеустойчивости. Зарождалось новое направление – экспериментальная морфология растений. Началось проникновение эволюционных идей в фитофизиологию, главным образом в форме попыток объяснить приспособительный характер процессов жизнедеятельности растений.

Глава 35

Формирование микробиологии как самостоятельной науки

Успехи микробиологии во второй половине XIX в. позволили французскому историку науки П. Таннери сказать: «Перед лицом бактериологических открытий история других естественных наук за последние десятилетия XIX столетия кажется несколько бледной»²⁷⁴.

Необыкновенная плодотворность и высокий темп развития микробиологии в этот период были обусловлены качественно новым подходом к изучению микроорганизмов и созданием новых методик микробиологических исследований. На смену прежним умозрительным гипотезам и описательным работам морфологов и систематиков пришли экспериментальные исследования жизнедеятельности микроорганизмов, их физиологической специфичности и химической идентификации продуктов их жизнедеятельности. Возникновение нового физиологического направления в микробиологии, базирующегося на

274 П. Таннери. Исторический очерк развития естествознания в Европе (1300–1900). М.-Л., 1934, стр. 235.

точном эксперименте, связано главным образом с именем Л. Пастера.

Центральными проблемами этого периода оставались: проблема происхождения инфекционных болезней, природа процессов брожения и гниения и самозарождения микроорганизмов. Кроме того, выяснилась важность широкого изучения роли микроорганизмов в круговороте веществ в природе. Возникновение этого нового – экологического – направления в микробиологии также было связано с идеями Пастера о повсеместном распространении микроорганизмов, об их высокой видовой специфичности и влиянии на их жизнедеятельность различных экологических факторов.

К началу второй половины XIX в. в области этиологии инфекционных заболеваний еще только накапливались факты, свидетельствовавшие об активной роли живых микроскопических существ в возникновении и передаче многих заболеваний. Однако эта гипотеза еще не была фактически обоснована и наряду с ней существовала другая, согласно которой микробы считались не причиной, а следствием возникновения болезней. Наиболее распространенным оставалось представление, что причиной возникновения инфекционных болезней является разложение соков организмов, способное передаваться от одного человека к другому.

Первые свидетельства микробной природы болезней.

Первым, кто реально доказал, что болезнь может вызываться живым организмом – криптогамным грибом (мюскардиной) – был итальянец А. Басси, в 1837 г. обнаруживший факт передачи болезни при переносе этого грибка от одного шелкопряда к другому. Естественно было предположить, что и в основе патологии человека лежит то же явление. Однако развитие теории микробного происхождения болезней человека столкнулось с научным авторитетом Ю. Либиха, который считал причиной возникновения болезней нарушения в течении химических процессов в организме.

Совершенствование микроскопа содействовало повышению интереса врачей к микроскопическому изучению тканей и крови больных людей. Поисками паразитирующих микроорганизмов занимались во многих лабораториях, и факты, подтверждающие участие микробов в инфекционных заболеваниях, следовали один за другим. В 1839 г. берлинский физик и клиницист Д. Шенлейн открыл паразита, вызывающего паршу (названного впоследствии *Achronion schönleini*). В 1846 г. патолог Я. Генле, ученик И. Мюллера, в книге «Руководство по рациональной патологии» дал четкую формулировку теории непосредственной связи между инфекциями и живыми возбудителями. Его строго аргументированные, подтвержденные многочисленными примерами выводы о болезнетворной роли «контагия», попадающего в тело и размножающегося в нем, нашли много сторонников, среди которых были и такие деятели медицины, как М. Петтенкофер, Э. Клебс и др. И хотя самому Генле не удалось увидеть ни одного возбудителя инфекционной болезни человека, его идеи послужили толчком к еще более интенсивным поискам болезнетворных микроорганизмов. В итоге в течение второй половины XIX в. были открыты возбудители наиболее распространенных бактериальных заболеваний человека и животных.

Иллюстрацией развития проблемы этиологии инфекционных болезней может служить история открытия и изучения возбудителя сибирской язвы – *Bac. anthracis*.

Огромные потери скота, погибавшего от частых вспышек эпидемии сибирской язвы, не могли быть объяснены деятельностью уже известных к тому времени микробов. Пытаясь выяснить причину гибели животных, немецкий анатом Ф. Поллендер тщательно исследовал под микроскопом кровь павших от сибирской язвы лошадей и в 1849 г. обнаружил в ней микроскопические нити из неподвижных бацилл. Однако он не сделал вывода, что они были причиной начала болезни, ограничившись общей постановкой вопроса²⁷⁵. В следующие годы

²⁷⁵ В истории науки известен подвиг русского врача С.С. Андреевского, который еще в 1788 г., пытаясь выяснить, заразна ли сибирская язва животных для людей, ввел себе под кожу кровь сибирезавенного

факт присутствия бацилл в крови больных животных подтвердили П. Рейяр (1850) и К. Давэн (1851). В 1858 г. профессор Дерптского ветеринарного института Ф. Брауэлл попытался профильтровать жидкость с бациллами, в результате чего получил фильтрат, утративший свою инфекционность. Однако и он не связал этот факт с наличием в крови больных животных болезнетворных возбудителей, ограничившись установлением контагиозности крови. В 1860 г. французский врач Д. Деляфо провел микроскопические наблюдения, в результате которых установил, что обнаруженные им микроорганизмы способны к размножению в капле крови на предметном стекле. Автор причислил их к растительным организмам и описал образование у них спор. Это было сделано за 15 лет до того, как сибиреязвенные споры описал Р. Кох, которому всецело приписывается честь открытия этого факта. Однако и Деляфо не связал этиологию заболевания с наличием микроорганизмов в крови больных животных.

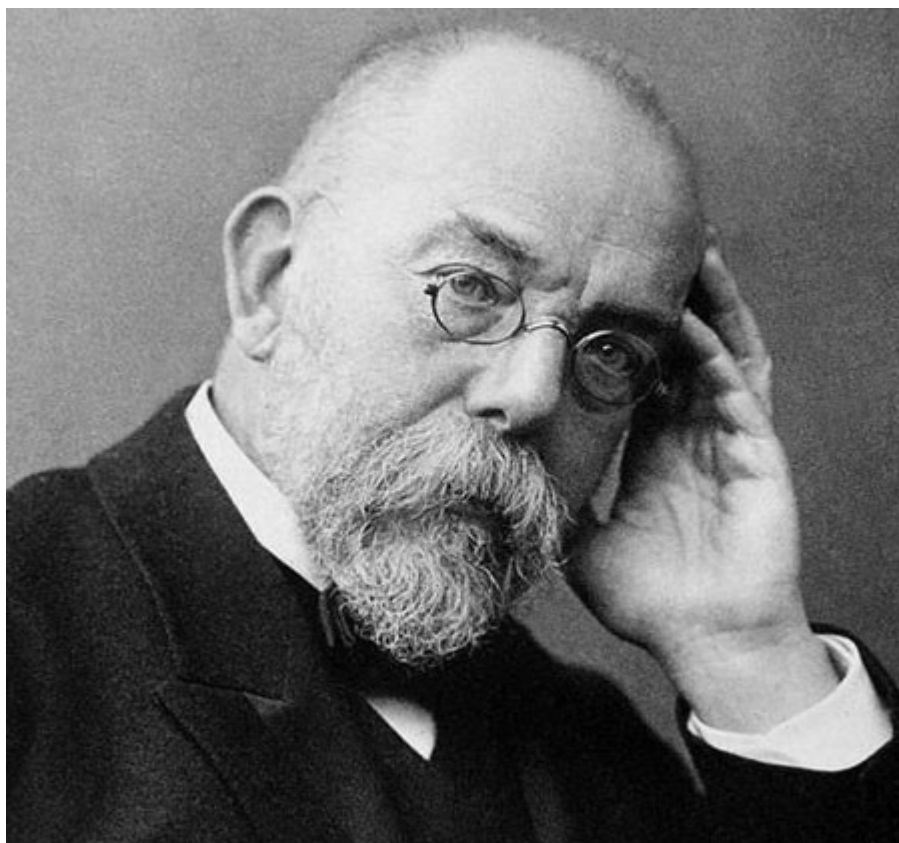
К концу 50-х годов XIX в. стали известны исследования Пастера, который со всей определенностью утверждал, что процессы брожения и гниения вызываются микроорганизмами. Именно эти исследования Пастера послужили для Давэна стимулом к возобновлению опытов по изучению сибирской язвы, в результате которых он сделал вывод (1863) о наличии непосредственной связи между заболеванием и присутствием в крови описанных им ранее (1851) палочек и нитей, названных Давэном бактеридиями. В своих многочисленных трудах, явившихся итогом десятилетнего изучения сибирской язвы, Давэн не только доказал контагиозность крови, содержащей бактериальные нити, но и впервые отметил их несомненное отличие от микробов, обнаруживаемых в гнояниках при септицемии. Он даже пытался разработать лечение сибирской язвы путем использования антибактериальных свойств листьев орешника.

Вероятно, эти опыты Давэна следует рассматривать как первую попытку применения антибиотиков. Однако, несмотря на необычайную тщательность и продуманность опытов Давэна, его выводы встретили весьма скептическое отношение. Это вынудило его прекратить свои работы в 1873 г. И только классические исследования Пастера и Коха в 60-70-е годы показали, насколько значительным был вклад Давэна в изучение микробной природы сибирской язвы.

Установление Р. Кохом этиологии сибирской язвы и туберкулеза. Вклад Коха в бактериологию.

Раскрытие этиологии сибирской язвы и многих других инфекционных заболеваний связано с именем Р. Коха, основателя немецкой школы микробиологов. Будучи сельским врачом, Кох столкнулся в своей практике с рядом тяжелых заболеваний скота, в том числе с сибирской язвой. Пытаясь распознать этиологию этого заболевания, Кох опирался в своих исследованиях на положения микробной теории инфекционных заболеваний. Это и позволило ему найти верный ключ к решению проблемы. Микроскопическое изучение тканей больных животных выявило сильную пораженность селезенки бациллами сибирской язвы. Кох тщательно изучил их и установил влияние внешних факторов на вегетативные формы бацилл и их споры. В противоположность Давэну, он утверждал, что главным очагом заразы являются трупы животных, изобилующие спорами бациллы, а не живые организмы.

животного и этим опытом доказал заразность сибирской язвы.



Роберт Кох. 1843–1910.

В 1876 г., т. е. спустя четыре года после начала работ, никому не известный в то время врач Кох написал о своих исследованиях крупному немецкому микробиологу Ф. Кону и в его лаборатории с успехом продемонстрировал свои опыты. Резюмирующая эти исследования статья Коха «Этиология сибирской язвы на основе истории развития *Bac. anthracis*», опубликованная в 1877 г., положила начало точным знаниям об этиологии инфекционных болезней.

Получив возможность всецело заняться научной работой, Кох наибольшее внимание уделил разработке методов бактериологических исследований. Он сконструировал осветительный аппарат, разработал новые совершенные методы окрашивания бактерий анилиновыми красками, а также способы выращивания анаэробов в прозрачных жидких средах. Немалое значение имело и изобретение Кохом приемов микрофотографирования бактерий, простых и эффективных методов культивирования микробов в искусственной среде. От выращивания бацилл во влажной камере в водянистой влаге глаза быка он перешел к культивированию на желатине и получил чистые культуры бактерий путем изолирования отдельных бактериальных клеток. Этому содействовало применение сконструированного Кохом тогда еще весьма примитивного термостата.

В последующие годы Кох совместно со своими ассистентами Г. Вольфхюгелем, Г. Гаффки, Ф. Лефлером, разрабатывая методы стерилизации и дезинфекции, ввел дальнейшие усовершенствования в бактериологическую технику. Особое значение для развития микробиологии имел разработанный им метод выращивания чистых культур в чашках Петри. Этот метод, получивший название метода Коха, разрешил проблему выделения в виде чистых культур возбудителей холеры, дифтерии, сапа, чумы, крупозного воспаления легких. Эти исследования, а также три вышедшие одна за другой работы «Об этиологии сибирской язвы» (1876), «О методах окрашивания и фотографирования бактерий» (1877) и «Исследования этиологии инфекции ран» (1878) принесли Коху широкую известность.

В 1882 г. Кох открыл возбудителя туберкулеза. Со времени экспериментов Виллемина

(1868) считалось, что туберкулез вызывается неизвестной разновидностью вируса (до работ М. Бейеринка в 1897 г., вложившего в понятие вирус современное содержание, слово вирус употреблялось для обозначения токсинов, выделяемых микробами в тело животного). Применяв метод окрашивания бактерий кислыми красками, Кох выделил в чистую культуру кислотоустойчивые формы бактерий, которыми можно было вызвать туберкулез у многих чувствительных к нему животных (1884). Изучение Кохом этиологии туберкулеза имело огромное значение для медицины. За исследования туберкулеза Р. Кох был удостоен в 1905 г. Нобелевской премии.

Кох экспериментально обосновал и развил выдвинутые ранее Генле общие положения для распознавания инфекционных заболеваний, вошедших в науку под названием «правил Коха» (1882). Эти правила сводились к следующему: 1) подозреваемый микроорганизм должен регулярно обнаруживаться в случае болезни; 2) он должен быть изолирован в чистую культуру; 3) эта чистая культура, будучи введена в восприимчивый организм, должна вызвать у него ту же болезнь; 4) тот же микроорганизм должен быть вновь изолирован из зараженного животного.

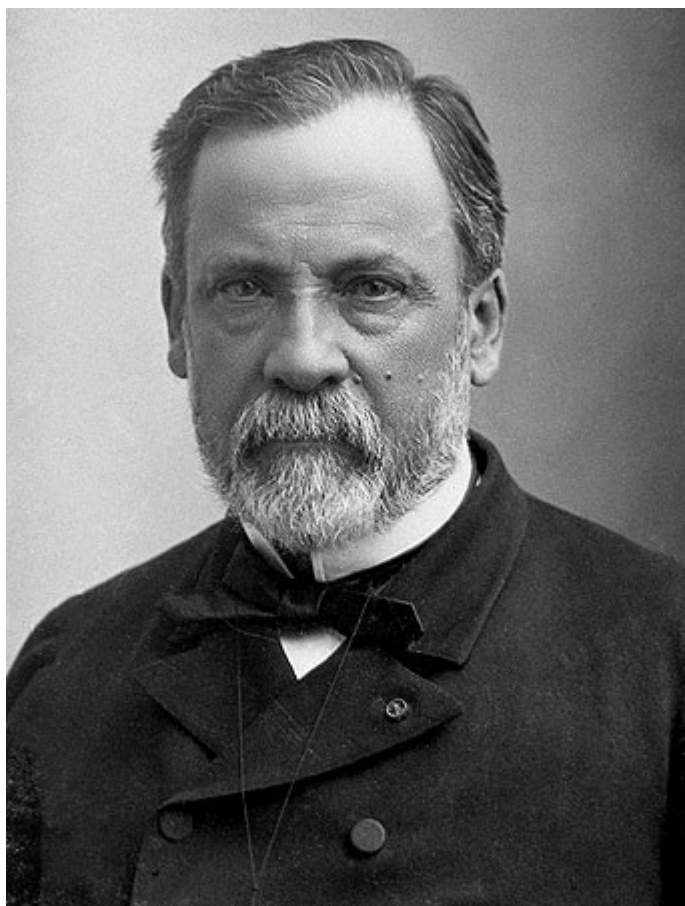
Правила Коха получили широкое применение в медицинской практике, хотя, как выяснилось позднее, некоторые из них оказались неприменимыми к ряду заболеваний.

Последующие исследования возбудителей холеры (1883), чумы рогатого скота в Южной Африке (1896), бубонной чумы в Бомбее (1897) и сонной болезни в Восточной Африке (1906–1907) упрочили мировую славу Коха как выдающегося микробиолога XIX в. Кох создал большую научную школу, к которой относятся Э. Клебс, К. Эберт, Э. Беринг, Ф. Лефлер, Э. Смит и многие другие.

Изучением этиологии сибирской язвы – одной из важных проблем в микробиологии XIX в. – занимался Пастер и его школа. Пастер провел детальные исследования вопросов происхождения и распространения сибирской язвы, в результате которых дал научное обоснование профилактических мероприятий по борьбе с этой болезнью. Путем тщательного микроскопического изучения и разносторонних экспериментальных исследований Пастер продемонстрировал непосредственную связь между наличием «бактеридий» сибирской язвы и их спор с возникновением болезни, сопровождающейся конкретными клиническими симптомами. Заслугой Пастера является также изучение морфологических и физиологических особенностей «бактеридий», в результате которых были разработаны меры предупреждения и распространения сибирской язвы (воздействием температурного фактора, изменениями условий влажности и аэрации).

Начало научной деятельности Л. Пастера. Изучение брожения.

Творчество Пастера чрезвычайно многогранно. Оно охватывало все области микробиологии – изучение самопроизвольного зарождения, природы брожения, этиологии инфекционных заболеваний, проблемы иммунологии и вакцинации и многие другие. Для каждого из этих направлений деятельность Пастера имела основополагающее значение.



Луи Пастер. 1822–1895.

Творчество Пастера – яркий пример плодотворной связи науки с практикой. Объектами большинства его исследований были явления, имевшие непосредственное практическое значение. Часто это были проблемы, которые называют прикладными, проблемы, связанные с технологией различных производств. Пастер на протяжении всей своей жизни последовательно переходил от одной «производственной», выдвинутой практикой, проблемы к другой и решал их. Завершить исследование для него всегда означало усовершенствовать технологию или устранить вредное влияние тех или иных явлений. Но этот завершающий этап исследования всегда был у Пастера результатом глубокого проникновения в сущность явления, всестороннего теоретического осмысления практических и экспериментальных данных. Поэтому его работы, имевшие огромное практическое значение, одновременно становились вехой в развитии науки.

Деятельность Пастера в области микробиологии началась в 1857 г. с работ в области молекулярной диссимметрии, принесших ему широкую известность в кругу химиков. Толчком к изучению брожений послужило явление, случайно подмеченное Пастером в одном из опытов с рацемической винной кислотой. Пастер установил, что плесневой грибок, выросший в растворе этой кислоты, потреблял правую винную кислоту, оставляя без изменения ее левый изомер. Интерес к этому явлению еще более возрос у него во время пребывания в Лилле (1855–1858 гг.) – центре винокуренной и пивоваренной промышленности Франции. Мысль о том, что микроскопический грибок, выросший в растворе рацемической кислоты, явился причиной ее расщепления, была первым исходным положением, приведшим Пастера к обоснованию физиологической природы воздействия микробов на окружающий субстрат.

Пастер начал свои исследования брожений с иных позиций, чем те, которых придерживались Митчерлих, Берцелиус и Либих – сторонники химической природы

брожений (см. главу 20). Пастеру удалось опровергнуть химическую трактовку сущности брожений постановкой чрезвычайно простого и вместе с тем убедительного опыта на безбелковой неорганической среде, в которую вводилось небольшое количество дрожжей. Энергичное брожение и увеличение дрожжевой массы в этой среде полностью опровергло мнение противников биологической доктрины брожений, отводивших молекулярным движениям альбуминоидных (белковых) веществ (которые в этой среде полностью отсутствовали) роль активного начала во всем процессе брожения. Пастер, таким образом, отчетливо показал, что брожение – это результат проявления жизнедеятельности живых микроорганизмов – дрожжей, питающихся и размножающихся за счет сахара и минеральных солей, присутствующих в питательной среде.

Изучение маслянокислого брожения, протекающего в бескислородной среде (в ходе этих исследований Пастер в 1861 г. указал на различие возбудителей маслянокислого и молочнокислого брожения вопреки существовавшему мнению об их идентичности), привело его к выводу огромной принципиальной важности – жизнь некоторых микробов не только возможна в отсутствии кислорода, но требует его полного исключения из окружающей среды. Этот вывод снимал все возражения либиховской теории, согласно которой кислород сообщал белковым частицам первый толчок к внутреннему движению. Говоря о результатах своих исследований, Пастер писал: «В настоящий момент моя вполне определившаяся точка зрения ...сводится к следующему. Химический процесс брожения представляет собою явление, тесно связанное с жизнью, начинающееся и заканчивающееся вместе с последней... Результаты исследований, приведенные в этом мемуаре, находятся, по-моему, в полном противоречии со взглядами Либиха и Берцелиуса»²⁷⁶.

Исследования Пастера привлекли на его сторону многих последователей. Более того, некоторые из его противников, в том числе Митчерлих и Берцелиус, отказались от своих прежних взглядов. Восторжествовала биологическая доктрина брожения, сформулированная Пастером: нет брожения без жизни микроорганизма; брожение есть жизнь без кислорода. Эти положения Пастер распространил на все виды брожений, а также на гниение и тление.

С микробиологических позиций Пастер подошел и к изучению образования уксуса (1864). Он не только доказал, что причиной образования уксуса является особый микроорганизм – *Mycoderma aceti*, окисляющий вино в уксус, но и путем изучения жизнедеятельности этого микроба разработал методы технологического усовершенствования процесса изготовления уксуса. Рекомендации Пастера для предотвращения первоначальной порчи вина путем его прогревания при 55–60° в течение получаса под названием «пастеризация» получила широкое применение в пищевой промышленности.

Большое сочинение о брожениях «Исследования о пиве» (1876) – плод многолетнего труда Пастера – всесторонне обосновало физиологическую теорию брожения. Одновременно оно содержало ценные практические указания.

Пастер всегда строго придерживался «жизненной» сущности брожений, усматривая в этом процессе проявление деятельности живых неповрежденных клеток микроорганизмов. По-видимому, эта позиция Пастера была связана с тем, что его всегда интересовал не столько механизм брожения, сколько причинные отношения между брожением и жизнедеятельностью микробов. Неудивительно, что попытки М. Бертло, К. Бернара и других отрицать связь брожения с жизнью дрожжей неизменно встречали со стороны Пастера самую резкую критику. В своем «Критическом разборе посмертной работы Клода Бернара о брожении» Пастер порицал великого физиолога, предпринявшего в последние годы своей жизни изучение природы спиртового брожения, за попытку отрицать наличие непосредственной связи между образованием спирта в виноградном сусле и жизнью дрожжей.

Тем не менее, Пастер одновременно допускал участие ферментов дрожжевых клеток

в осуществлении химических превращений во время брожения и, по свидетельству ученика и сотрудника Пастера Э. Ру, даже пытался путем растирания дрожжевой массы с песком и замораживанием выделить их из дрожжевых клеток. Однако неудавшаяся попытка вызвать брожение с помощью полученной дрожжевой массы привела Пастера к полному отрицанию возможности получить брожение с помощью бесклеточного препарата. Как выяснилось позднее из работ братьев Г. и Э. Бухнеров (1897), получивших из низовых дрожжей активный бесклеточный сок, вызывающий спиртовое брожение, далеко не все расы дрожжей дают такой сок. По-видимому, в силу указанного обстоятельства Пастер, работавший с расой дрожжей верхового брожения, не получил активный дрожжевой сок.

Опровержение Л. Пастером теории самопроизвольного зарождения микроорганизмов.

Логическим продолжением исследования явлений брожения было изучение проблемы самопроизвольного зарождения, к которому Пастер приступил с начала 60-х годов XIX вв. Весь ход изучения брожений дал в руки Пастера неопровержимые доказательства того, что брожение в тех средах, которые он употреблял, вызывается микроорганизмами, попадающими извне.

Как уже указывалось (см. главу 20), Т. Шванн, Ф. Шульце, Г. Шредер и Т. фон Душ получили данные, свидетельствовавшие против самозарождения. Однако случаи самопроизвольного загнивания простерилизованных жидкостей в хорошо закрытых сосудах неизменно дискредитировали позиции противников теории самозарождения.

Теперь известно, что причиной подобных результатов могло быть наличие в питательных жидкостях микроорганизмов или их спор, выдерживающих нагревание до 100°. Только в 1876 г. Р. Кох на примере бацилл сибирской язвы, а в 1877 г. Ф. Кон на спорах сенной бациллы показали, что споры этих микроорганизмов могут быть убиты только при нагревании в течение длительного времени при температуре, превышающей 100°.

Однако, по-видимому, более существенной причиной того, что спор по вопросу о самозарождении так надолго затянулся, было отсутствие общей теории, которая могла бы осветить имеющиеся факты. Поэтому, когда в 1858 г. известный французский натуралист, Ф.А. Пуше впервые выступил с изложением результатов своих исследований, являвшихся, по его мнению, неопровержимым доказательством правильности принципов гетерогении (термин, предложенный Пуше для самозарождения), спор о возможности самозарождения возродился с новой силой. Этому способствовал также выход в свет в 1859 г. «Происхождения видов» Ч. Дарвина, вызвавший живой интерес к вопросам происхождения и эволюции жизни, в том числе и ее низших форм – микроорганизмов. В 1859 г. Французская Академия наук объявила конкурс на изучение темы, сформулированной следующим образом: «Попытаться при помощи хорошо поставленных опытов осветить по-новому вопрос о самопроизвольном зарождении».

К этому времени Пастер, уже вооруженный результатами своих исследований брожений, выступил против защитников гетерогении. Требовалось выяснить основной вопрос: действительно ли один кислород при контакте с азотистыми веществами обеспечивает самопроизвольное появление организованных существ, как утверждали гетерогенисты, или его функция сводится к тому, что он способствует размножению в органических средах одновременно попавших с ним зародышей микробов.

Исследовательский талант Пастера сказался в данном случае в постановке простого, но чрезвычайно убедительного опыта, доказавшего несостоятельность аргументации всех защитников теории самозарождения микроорганизмов. С помощью S-образной трубки, на изгибах которой оседала пыль вместе с попадающими из воздуха микробами, которые, если их смыть в прокипяченный бульон, вызывали его загнивание, Пастер неопровержимо

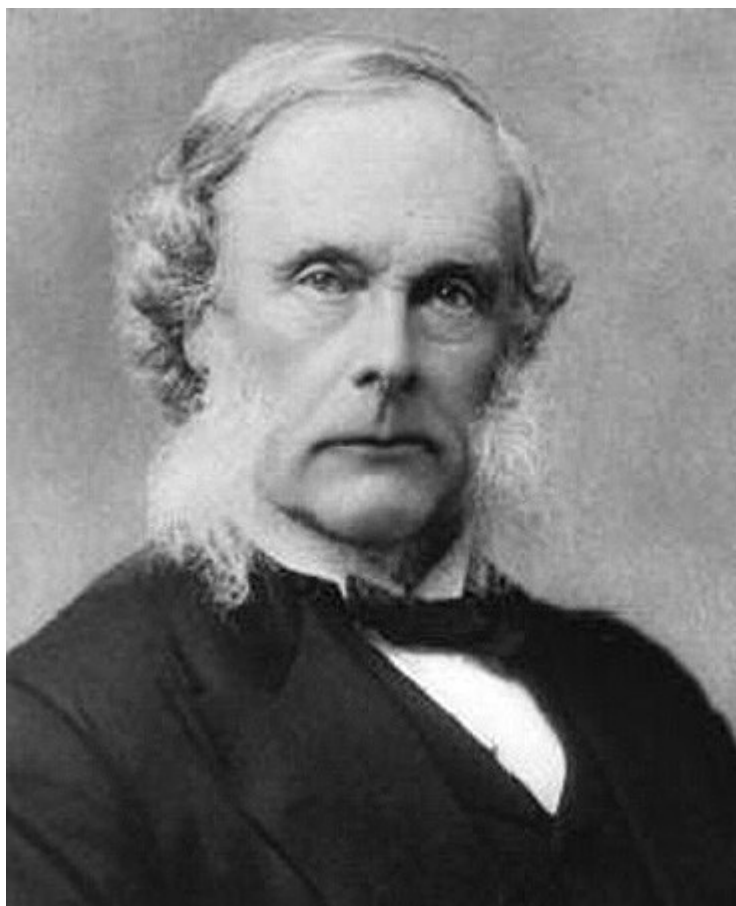
доказал, что не кислород, а попавшие извне микробы могут быть причиной загнивания, а атмосферный воздух лишь способствует размножению микробов, которые в благоприятных для них условиях воспроизводят себе подобных. Французская Академия наук присудила в 1862 г. премию Пастеру не только за вполне удовлетворительное разрешение проблемы, но и за точную и вполне убедительную постановку опыта. Все последующие попытки возродить теорию самозарождения (А. Бастиан, Э. Фреми, П. Вешан и др.) были опровергнуты Пастером.

Выводы Пастера не удовлетворительны лишь в том отношении, что он не принимал во внимание резистентность спор некоторых бактерий к нагреванию, о существовании которых не знал. В своих работах Пастер не касался вопроса о возникновении жизни на Земле в его философском и биологическом аспекте. Речь шла только о возможности самозарождения микробов, и в этом плане опыты Пастера принципиально полностью разрешали эту проблему в ее первоначальной форме.

Подтверждение Л. Пастером микробной теории инфекционных заболеваний.

В 1865 г. французское правительство предложило Пастеру оказать помощь промышленности, страдавшей от болезней шелковичных червей. Изучение этой проблемы заняло у Пастера около пяти лет и принесло ему широкую известность. Это была первая работа Пастера по этиологии инфекционных болезней, положившая начало его блестящим исследованиям в области медицинской микробиологии.

Подтвердив путем тщательных микроскопических исследований наличие непосредственной связи между возникновением болезни и присутствием в телах червей микроскопических образований, а также заразность болезни, и установив время ее максимального проявления, Пастер показал, что болезнь шелковичных червей, называемая пембиной, отличается от другой болезни – фляшери, распознавание которой значительно затруднено нерегулярностью выявления ее возбудителя. Лабораторные исследования Пастера привели его к важным практическим рекомендациям: для избежания заболевания следует искать под микроскопом в телах бабочек и куколок шелкопряда микроскопических возбудителей и отбирать грену только здоровых бабочек; создавать благоприятные условия содержания червей, так как развитие фляшери стимулируется их плохим содержанием и ослабленным физиологическим состоянием. Эти выводы и рекомендации Пастера легли в основу системы предупреждения и мер борьбы с болезнями шелковичных червей.



Джозеф Листер. 1827–1912.

В рассматриваемый период в медицинских кругах, несмотря на отдельные голоса в защиту микробного происхождения инфекционных болезней (труды П. Рейяра, Ф. Врауэлла, К. Давэна, Р. Коха), еще царил консерватизм в толковании причин возникновения заразных болезней. Вооруженный результатами своих исследований брожений, проблемы самопроизвольного зарождения, болезней шелковичных червей Пастер начал отстаивать теорию микробного происхождения инфекционных болезней человека. Первым его выступлением в этом направлении было доказательство того, что родильная горячка, чрезвычайно распространенная в то время во Франции, вызывается не гнилостным запахом, как тогда полагали, а является результатом передачи ее микроскопического возбудителя самим медицинским персоналом, пренебрегавшим правилами антисептики²⁷⁷. Тщательными микроскопическими наблюдениями Пастер выявил возбудителя горячки и разработал методы защиты от его проникновения в организм, что послужило основой развития антисептики, совершившей переворот в хирургии.

Создатель теории антисептики, основанной на гипотезе микробного происхождения болезней, английский хирург Дж. Листер с успехом разрабатывал в медицине идеи Пастера. Тщательные исследования Листера по этиологии большого числа инфекционных заболеваний, доказавшие болезнетворную роль многих микроорганизмов, решили проблему антисептики. Использование методов химической стерилизации ран (антисептика) и физической стерилизации хирургических инструментов (асептика), разработанных

²⁷⁷ Следует заметить, что еще в 1847 г. венгерский врач Игнац Земмельвейс, работавший в Вене, выступил с обоснованием того, что причиной родильной горячки является перенос заразного начала (его природу Земмельвейс, правда, не понимал) на руках и инструментах персонала, и предложил меры антисептики. Однако его доводы не встретили понимания, а сам Земмельвейс был отстранен от работы и подвергся травле.

Листером, способствовало подтверждению микробной природы многих заболеваний.

Создание Л. Пастером учения об иммунитете.

В 1879 г. Пастер начал изучение куриной холеры. Первый вывод из этих исследований сводился к тому, что физиологическое состояние птиц – существенный фактор в возникновении и протекании болезни. Случайно обнаруженное явление – сильное ослабление вирулентности культуры микроба после продолжительного периода ее хранения и отсутствие заболевания у кур, которым после введения этой ослабленной культуры вводилась свежая, вирулентная культура – послужило основой для создания теории иммунитета. Возможность иммунизации животных и человека была подтверждена Пастером в его исследованиях по изысканию методов борьбы с сибирской язвой и бешенством. Пастер показал, что при выращивании культуры бацилл сибирской язвы в условиях повышенной температуры, можно получить бесспорную культуру со значительно ослабленной вирулентностью, с помощью которой удавалось успешно иммунизировать животных от заболевания сибирской язвой.

Еще более блестящие результаты дали исследования Пастера в области иммунизации против бешенства. Эти исследования, составившие яркую страницу в истории микробиологии XIX в., полностью рассеяли мрак, окружавший происхождение и распространение различных форм бешенства. Причина возникновения и природа бешенства долгое время были предметом споров. В результате тщательных исследований, проводившихся Пастером совместно с Э. Ру, было показано, что местом сосредоточения микробов бешенства является не слюна, как утверждалось ранее, а главным образом нервная система, в частности продолговатый мозг. Из высушенного мозга, пораженного микробом бешенства, готовилась эмульсия. Введением этой эмульсии, обладавшей пониженной вирулентностью, достигалась полная невосприимчивость иммунизированных животных и человека к бешенству.

Исследования Пастера в области предохранительных прививок заложили основу учения об иммунитете – одного из важнейших достижений науки XIX в. Представления о восприимчивости организма к инфекции и о невосприимчивости, или иммунитете, получили научное развитие благодаря успехам, достигнутым микробиологией в целом. Это дало возможность поставить вопрос о защите организма от инфекционных болезней. Предполагалось, что кровь воздействует на попавшее в организм болезнетворное начало угнетающе. Однако о механизме этого воздействия ничего не было известно. Существовали две гипотезы: либо кровь осаждает болезнетворный фактор в какой-либо части тела, и вследствие этого он теряет свою инфекционность, либо он разрушается под действием кровяной сыворотки.



Институт Пастера в Париже.

Первые попытки создать теорию иммунитета связаны с обнаружением явления приобретенного иммунитета, как наиболее улавливаемой его формы. В 1878 г. Пастер, основываясь на том, что питательная среда, на которой культивировались микробы и от которой они затем отфильтровывались, становится, по его мнению, непригодной для нового посева этих же микробов вследствие поглощения из нее какого-то необходимого питательного ингредиента, предложил для объяснения приобретенного иммунитета теорию «истощения».

Различные толкования механизма иммунитета. Фагоцитарная теория И.И. Мечникова.

В 1888 г. О. Шово, пытаясь объяснить механизм иммунитета, предположил, что при вакцинировании микробы выделяют в организм вещество, препятствующее развитию тех же микроорганизмов при их вторичном введении. Эта теория «прибавочной субстанции», как и теория «истощения», не получила признания ввиду отсутствия сведений о природе выделяемого (первая теория) и потребляемого (вторая теория) вещества.

В 1883 г. И.И. Мечников создал биологическую – фагоцитарную теорию иммунитета. В основу этой теории была положена способность белых кровяных телец – фагоцитов – захватывать и разрушать инородные тела, попадающие в организм. Фундаментом для создания теории фагоцитоза послужила сравнительно-эволюционная трактовка явлений внутриклеточного пищеварения у одноклеточных и воспаления и иммунитета у высших животных.

Мечников установил полный параллелизм между невосприимчивостью и фагоцитозом.

Одновременно с фагоцитарной теорией иммунитета значительной поддержкой пользовалась гуморальная теория иммунитета, сущность которой сводилась к признанию защитного действия бактерицидных веществ плазмы крови и лимфы. Так, Д. Хантер еще в XVIII в. впервые отметил тормозящее действие сыворотки крови на процесс гниения, не обнаружив, однако, при этом разрушения гнилостных бактерий. В 1887 г. венгерский

эпидемиолог И. Фодор сообщил о том, что он нашел скопление разрушенных сибиреязвенных бацилл в сердце больного животного, объяснив этот факт бактерицидным действием сыворотки крови. О разрушающем действии дефебрированной крови животных на микроорганизмы – *Bac. subtilis*, *B. megatherium*, *Staph. aureus* сообщал в 1888 г. английский бактериолог Г. Нуталль. Это свойство крови, по данным Нуталля, исчезало после нагревания ее при 56° в течение полчаса.

Бактерицидные свойства сыворотки крови особенно подробно изучал далее немецкий микробиолог и гигиенист Г. Бухнер, который утверждал, что нет различия в бактерицидной активности сыворотки и свежей крови. Вещество, за счет которого создается бактерицидность сыворотки, он назвал алексинном. В 1890 г. Э. Беринг продемонстрировал разрушение патогенных бактерий в изолированных кровеносных сосудах, лишенных крови, но заполненных плазмой.

Все эти данные в конечном итоге оформились в теорию бактерицидного иммунитета, явившейся разновидностью гуморальной теории иммунитета. Она находилась в противоречии с клеточной теорией Мечникова. Оппозиция против фагоцитарной теории еще более усилилась, когда Ф. Лефлер в 1887 г., а вслед за ним Э. Ру обнаружили, что фильтрат культуры дифтерийной бациллы вызывает в восприимчивом организме столь же характерное течение болезни, как и свежая культура этих бацилл. Авторы пришли к заключению, что болезнетворность дифтерийных бацилл является результатом действия выделяемых ими экзотоксинов.

Последующее развитие это направление получило в трудах сотрудников Р. Коха – А. Френкеля, Э. Беринга и Ш. Китазато, показавших, что сыворотка крови иммунизированных животных обладает свойствами предохранять их от токсического действия некоторых патогенных микробов, т. е. обладает антитоксическими свойствами. Открытия столбнячного (Беринг и Китазато) и дифтерийного (Беринг) антитоксина легли в основу расшифровки механизма приобретенного иммунитета как выражения защитного действия антитоксинов, выделяемых в ходе болезни. Этот вид иммунитета получил название антитоксинного и встретил поддержку со стороны многих медиков и патологов.

В 1895 г. немецкий бактериолог Р. Пфейффер совместно с русским врачом В.И. Исаевым показали, что свежая культура холерного вибриона, введенная в брюшную полость иммунизированного животного, растворяется в ней. Это явление, получившее название «феномен Исаева-Пфейффера», оказалось сугубо специфичным по отношению к различным видам возбудителей и составило сущность бактериолитического иммунитета.

Теорию антитоксинной природы иммунитета в течение ряда лет развивал П. Эрлих. В результате этих исследований возникла новая отрасль медицины – серотерапия.

На протяжении многих лет И.И. Мечников и его многочисленные ученики (А.М. Безредка, Я.Ю. Бардах, В.К. Высокович, Л.А. Тарасевич, Г.Н. Габричевский, Н.Я. Чистович, Д.К. Заболотный и др.) вели борьбу в защиту теории фагоцитоза. Ими было показано, что каждый из известных в то время видов иммунитета – бактерицидный, антитоксинный, бактериолитический – носят лишь частный характер, а защитное действие фагоцитов имеет универсальное значение для борьбы организма с большинством инфекционных заболеваний.

Изучение участия микробов в природных процессах. Возникновение экологического направления в микробиологии.

Наряду с медицинской микробиологией в конце XIX в. сформировалось новое – экологическое направление микробиологии, связанное с изучением деятельности микробов в природных условиях и выяснением их роли в круговороте веществ в природе. Основой для развития экологического направления послужили идеи Пастера.

Центральное положение среди объектов изучения на первом этапе развития этого направления занимали почвенные микроорганизмы. Уже в 60-70-х годах XIX в. идея об активной роли специфических почвенных микроорганизмов в генезисе почв и водоемов имела значительное число сторонников среди агрохимиков и агрономов. Этому в значительной мере способствовало, с одной стороны, разочарование в теории почвенного плодородия, созданной Либихом, а с другой – огромная притягательная сила созданного Пастером учения о микробиологической природе таких издавна известных природных процессов, какими являются гниение и брожение. Истинность и огромное принципиальное значение теории Пастера все более подтверждалось потоком новых фактов. Сам Пастер не изучал почвенных микробиологических процессов. Однако его исследования в области общей микробиологии, его доктрина микробиологической сущности процессов преобразования веществ на земной поверхности указали новые пути для изучения этих явлений. Идеи Пастера оказались настолько плодотворными, что на их основе за короткий срок были открыты и изучены основные группы микроорганизмов, осуществляющих круговорот азота, углерода, серы, железа и других элементов. При этом, как правило, экологические исследования сопровождались широким изучением физиологических особенностей открываемых микроорганизмов, что способствовало одновременно развитию физиологического направления в микробиологии.

Сообщения о фактах участия микроорганизмов в природных процессах превращения веществ стали независимо друг от друга появляться в различных странах. Так, в 1877 г. французские химики Т. Шлезинг и А. Мюнц, исходя из гипотезы об «организованных ферментах», экспериментально доказали, что процесс нитрификации, считавшийся чисто химическим, является по своей природе микробиологическим, а английский бактериолог Р. Уорингтон уже в 1884 г. попытался выделить возбудителей нитрификации в чистые культуры. В 1882 г. французские исследователи Дегерен, Гайон и Дюпети установили микробиологический характер процесса денитрификации, а в 1884 г. Дегерен показал, что анаэробное разложение растительных остатков в природе осуществляется с помощью микроорганизмов.

В становлении и развитии экологического направления в микробиологии и изучении природных микробиологических процессов большая заслуга принадлежит русским ученым, которые также опирались на открытия Пастера.

Ученик Л.С. Ценковского М.С. Воронин в 1867 г. описал клубеньковые бактерии, которые, как показали в 1884–1886 гг. Гельригель и Вильфарт, осуществляют фиксацию атмосферного азота. В чистую культуру их выделил М. Бейеринк, в 1901 г. П.А. Костычевым была разработана теория микробиологической природы почвообразовательного процесса, и его по праву можно считать одним из основателей русской почвенной микробиологии. Введенный им новый, биологический подход к изучению почв основывался на учете первостепенного значения для образования почв высших, а затем низших растений – водорослей, грибов и бактерий.

Создание С.Н. Виноградским почвенной микробиологии.

Наибольшее значение для расширения научных представлений о роли микробов в круговороте веществ в природе и развития экологического направления в микробиологии имели классические исследования С.Н. Виноградского.

Ученик А.С. Фаминцына и А. де Бари С.Н. Виноградский еще в юношеские годы провел оригинальные по замыслу и убедительные по выполнению исследования физиологии и морфологии *Mycoderma vint*. В 80-е годы XIX в. С.Н. Виноградский принял участие в разрешении спора между поли- и мономорфистами по поводу морфологической изменчивости микробов. Стремясь критически оценить позиции обеих сторон, Виноградский провел тщательное изучение морфологии и физиологии серо- и железобактерий, культурами

которых полиморфист Ф. Цопф пользовался для доказательства своих воззрений. Виноградский был первым, кто вместо обычной для того времени практики наблюдения за фиксированными препаратами, использовал метод наблюдения за живой культурой микроба в висячей капле питательной среды. Это помогло Виноградскому обнаружить примесь посторонних форм в культурах Цопфа, что и служило поводом к заключению последнего о безграничной изменчивости форм в мире микроорганизмов.

В ходе этих исследований Виноградский заинтересовался своеобразной физиологией серо- и железобактерий. При исследованиях физиологических особенностей этих бактерий Виноградский впервые применил изобретенный им метод элективных (избирательных) культур, оказавшийся чрезвычайно ценным для выделения микроорганизмов, высоко специфичных по отношению к условиям культивирования. Исключительная наблюдательность и научная интуиция позволили Виноградскому сделать вывод большой принципиальной важности: окисление сероводорода для серобактерий аналогично дыханию. Этот процесс обеспечивает их энергией, расходуемой на усвоение углерода из углекислоты. Таким образом было открыто явление, названное Виноградским «минеральным дыханием», или, по его терминологии 1922 г., аноргоксидацией. Сходные наблюдения были проведены и на железобактериях, для которых закись железа является энергетическим субстратом, окисление которого является для них источником энергии, используемой в процессах роста и развития.

Концепция хемоавтотрофного обмена веществ получила особенно убедительные доказательства и развитие в исследованиях Виноградского, посвященных возбудителям нитрификации – одного из важнейших почвенных процессов. Предположив, что в основе жизнедеятельности этих бактерий лежит процесс окисления аммиака (первая фаза нитрификации) и нитритов (вторая фаза нитрификации), Виноградский раскрыл особенности физиологии нитрифицирующих бактерий, длительное время ускользавшие от внимания его предшественников по изучению нитрификации – Р. Уорингтона, П. Франклэнда и др.

На среде, освобожденной от органических примесей (среда из кремнекислого геля), Виноградский выделил чистые культуры нитритных и нитратных бактерий. Путем точных количественных определений он доказал, что нитрифицирующие бактерии обладают способностью к хемосинтезу, т. е. к синтезу органических соединений за счет энергии химического окисления минеральных веществ.

В работах по физиологии хемоавтотрофных бактерий Виноградский развивал идею экологического подхода к изучению жизнедеятельности микробов в лабораторных условиях. Он неизменно подчеркивал, что только строгий учет экологических особенностей свободноживущих микроорганизмов позволяет раскрыть сущность их физиологии. Подобный подход помог ему выделить и изучить неизвестные до того формы микроорганизмов, обладающих своеобразной физиологией. Одним из них был *Clostridium pasteurianum* – анаэробный возбудитель азотфиксации (1893), и одновременно возбудитель маслянокислого брожения. Физиология аэробного азотфиксатора – азотобактера, выделенного в 1901 г. голландским микробиологом М. Вейеринком, была тщательно изучена позднее Виноградским с помощью метода элективных культур. Результаты исследований физиологии клубеньковых, а также целлюлозоразлагающих бактерий, возбудителей мочки льна и т. д., значительно обогатили общую и почвенную микробиологию. Впоследствии он разработал целостную теорию почвенной микробиологии.

Развитию общей и почвенной микробиологии значительно способствовали работы В.Л. Омелянского, посвященные вопросам разложения клетчатки в почве, физиологии возбудителей нитрификации и азотфиксации; исследования Н.Г. Холодного по физиологии железобактерий, а также по разработке методов исследований почвенных микроорганизмов; работы Г.А. Надсона по изучению физиологии светящихся и пигментных бактерий и по цитологии бактерий; труды Б.Л. Исаченко, развивавшего учение о геологической деятельности микробов. Работы этих ученых относятся уже к началу XX в.

Исследования М. Вейеринком физиологии клубеньковых бактерий, динамики процесса

денитрификации и сульфатредукции, а также изучение дрожжевых ферментов, ферментов молочнокислых, уксуснокислых и бутиловых бактерий способствовали прогрессу общей и экологической микробиологии.

Созданный Вейеринком метод обогатительных культур, заключающийся в тщательном изучении условий развития микроорганизмов в природе, оказался ценным дополнением к методу селективных культур и получил широкое распространение в практике выделения специфичных в питании микробов.

В результате исследований экологических особенностей микроорганизмов в микробиологии сформировались такие научные понятия, как аэробизм и анаэробизм, автотрофность и гетеротрофность, паразитизм и сапрофитизм, симбиоз и антибиоз. Развитие этих понятий продолжалось в XX в.

Открытие Д.И. Ивановским фильтрующегося инфекционного начала.

История микробиологии XIX в. ознаменовалась еще одним важным событием. В 1892 г. Д.И. Ивановский обнаружил инфекционность сока растений табака, больного табачной мозаикой, сохраняющуюся при фильтровании сока через бактериальный фильтр Шамберлана. Это событие означало открытие нового инфекционного начала, являвшегося, по мнению Ивановского, мельчайшим микроорганизмом. В ходе исследований он обнаружил в клетках больных растений кристаллические включения. Заслуга Ивановского в том, что он смело связал существование этих кристаллов, получивших название кристаллов Ивановского, с болезнью растения.



Дмитрий Иосифович Ивановский. 1864–1920.

Сообщение Ивановского вызвало огромный интерес в научном мире. В 1898 г. Бейеринк повторил опыты Ивановского и подтвердил факт фильтруемости инфекционного начала, которому он дал название *Contagium vivum fluidum*. Позднее для определения этого фильтрующегося начала Бейеринк предложил термин «вирус». В том же году немецкие врачи Ф. Лефлер и П. Фрош сообщили, что животные, которым впрыскивали профильтрованную лимфу, взятую от больных ящуром животных, заболевали одновременно с получившими непрофильтрованную лимфу. Ученые сделали предположение, что либо профильтрованная лимфа содержит очень сильный токсин, либо, что более вероятно, чрезвычайно мелкий микроб. Таким образом, в микробиологии возникла новая, принципиально важная проблема, касающаяся природы фильтрующегося инфекционного начала. Ее детальное изучение относится уже к XX в.

Разработка и совершенствование методов микробиологических исследований.

Развитие научных представлений о микроорганизмах сопровождалось созданием новых принципов и методов микробиологических исследований.

Первые практические указания о способах культивирования микробов и защиты от внесения посторонней микрофлоры появились в ходе изучения проблемы самозарождения. Это – стерилизация питательных сред, путем кипячения, применение асбестовых и ватных пробок для закупоривания сосудов, способы химической и термической очистки вводимого в сосуды воздуха и т. д. Наиболее значительными в этом отношении были работы английского физика Д. Тиндаля, предложившего метод определения степени насыщенности воздуха микроорганизмами. Разрабатывая этот метод, Тиндаль опирался на работы Пастера.

В основе методов Тиндаля лежала способность мельчайших частиц и пылинок рассеивать луч света, который благодаря этому становится видимым – явление, получившее название «эффект Тиндаля». В 1869 г. он показал, что воздух становится «оптически пустым», т. е. стерильным, при его фильтровании через плотную ватную пробку. Он не вызывает загнивания питательных сред. В 1877 г. Тиндаль обнаружил, что терморезистентность одного и того же вида микробов изменяется в зависимости от стадии его развития. Исходя из этого положения, Тиндаль разработал метод фракционной стерилизации сред, заключающийся в их периодическом прогревании. Этот метод, названный тиндализацией, нашел затем широкое применение в микробиологии.

Значительное совершенствование методов микробиологических исследований произошло в ходе изучения этиологии инфекционных болезней. Попытки определения специфических возбудителей и изучения их особенностей способствовали созданию разнообразных методов культивирования микробов, среди которых наиболее важными оказались методы выделения чистых культур.

Впервые на принципиальную возможность выделения болезнетворных микробов и «инфузорий» в чистые культуры указал в 1840 г. Я. Генле. Среди огромного числа разнообразных методов, созданных учеными в XIX в., наиболее практически ценными оказались следующие.

В 1869 г. Г. Гоффман впервые ввел в практику культивирование микробов на ломтиках картофеля. Этот способ, давший возможность получать колонии микробов отдельных видов, был с успехом использован Д. Шретером (1870) для культивирования пигментных форм, что позволило провести видовую дифференциацию среди различных форм бактерий. Попытка Шретера использовать пигментообразование в качестве отличительного признака может рассматриваться как первый факт применения культуральных или физиологических признаков для дифференциации видов.

В 1876 г. К. Виттандини, а вслед за ним Э. Клебс и О. Брефельд разработали метод использования желатины в качестве плотной питательной среды. Этот метод наряду с методом выращивания микробов на агар-агаре, который в 1883 г. ввела в практику А. Хессе,

положил начало широкому применению плотных прозрачных естественных питательных сред для культивирования микробов.



Клетки листьев табака, пораженные табачной мозаикой. В клетках видны кристаллы вируса. По Д.И. Ивановскому. 1892.

Изготовление жидких питательных сред, сначала синтетических, было начато в 1858 г. Пастером в его исследованиях молочнокислого брожения. Изобретение методов стерилизации открыло возможность использования жидких естественных питательных сред. Изготовление Пастером мясного бульона с добавлением в него пептона (МПБ) положило начало широкому применению жидких культуральных сред. Оно послужило основой для создания (Л. Пастер) и дальнейшего совершенствования (Э. Клебс, Г. Галлир, Дж. Листер) метода разведения, широко вошедшего в практику выделения чистых культур.

Как уже упоминалось, наиболее ценный вклад в развитие техники микробиологических исследований внесли Р. Кох и его школа. В 1882 г. Кох соединил преимущества непрозрачных плотных сред (пространственное расположение колоний) и прозрачных жидких сред в едином методе плотных прозрачных сред. Введением этого метода был создан простейший способ получения чистых культур микробов. Изготовление других плотных сред по принципу Коха – МПЖ (мясопептонная желатина) и МПА (мясопептонный агар) в совокупности с изобретением Г. Гаффки и Ф. Лефлера – культивирование микробов на предметном стекле (или в чашках Петри) – имело огромное значение для всего развития микробиологии. Столь же перспективным оказался и созданный в 1887–1890 гг. С.Н. Виноградским метод элективных культур и метод обогатительных культур Бейеринка (1890).

Большое значение для прогресса микробиологии имела также разработка методов окрашивания и фиксации микробов. Они совершенствовались параллельно с развитием этих методов в гистологии, цитохимии и т. д. Так, способ избирательного обесцвечивания окрашенных тканей спиртом, введенный в 1869 г. гистологом А. Беттчером, нашел широкое применение и в микробиологии.

Дифференцированное окрашивание различных форм микробов стало применяться после исследований К. Вейгерта, которому в 1871 г. удалось окрасить кокковидные зооглеи аммиачным кармином, а также с работ Эберта, который в 1872 г. окрашивал кокки гематоксилином. В 1875 г. Вейгерт впервые разработал метод окрашивания бактерий анилиновыми красками. С тех пор этот метод широко применяется в микробиологии.

На основе учета избирательной восприимчивости микробов к основным анилиновым краскам и невосприимчивости к кислым анилиновым краскам П. Эрлих предложил в 1886 г. использовать феномен окрашивания не только для их дифференцированного окрашивания,

но и в качестве реактива на самое присутствие микробов.

Принципиальное значение получил метод окрашивания микробов, разработанный в 1884 г. Х. Грамом. Сущность его состояла в выделении промежуточного состояния окрашивания между максимальным окрашиванием (генцианвиолетом) и обеспечиванием препарата под действием сначала йода (раствор люголя), а затем спирта с последующей дополнительной окраской (везувином). Микробы, воспринимающие дополнительное окрашивание, стали считаться грамотрецательными, неокрашивающиеся везувином и сохраняющие первое окрашивание (генцианвиолетом) грамположительными. Отношение микробов к окрашиванию по Граму является постоянным признаком и широко применяется как систематический признак.

* * *

Таким образом, важнейшими достижениями микробиологии, позволившими ей во второй половине XIX в. выделиться в самостоятельную дисциплину, явились: создание экспериментального метода изучения жизнедеятельности микробов (Пастер), развитие физиологического (Пастер) и экологического (Виноградский) направлений, раскрытие этиологии важнейших инфекционных заболеваний (Пастер, Кох), создание важнейших методов микробиологических исследований (Пастер, Кох, Виноградский и др.), раскрытие микробиологической сущности многих природных процессов (Виноградский, Бейеринк), открытие мира вирусов (Ивановский, Бейеринк) и т. д. Исследования жизнедеятельности микробов выявили не только огромное разнообразие сфер обитания микробов в природе и специфичность их воздействия на субстрат, но и различные формы взаимоотношения друг с другом. Результаты этих исследований послужили предпосылкой для глубокого изучения сущности микробиологических процессов, метаболизма их возбудителей, внутреннего механизма осуществления химических преобразований веществ, совершающихся при участии микробов.

Глава 36

Изучение процесса размножения клеток

Одной из центральных проблем биологии была и остается проблема возникновения клеток в течение индивидуальной жизни растительного и животного организма, непосредственно связанная с общей проблемой непрерывной преемственности жизни на Земле, а также с выяснением закономерностей индивидуального развития и наследственности. Клеточная теория обосновывает мысль о структурном единстве двух основных ветвей органического мира; это единство представляет одну из основ эволюционной доктрины, так как оно свидетельствует об общности происхождения растений и животных.

Представления о способах возникновения клеток до начала 70-х годов.

В эпоху создания клеточной теории на рубеже 40-х годов XIX в. еще не было сколько-нибудь обоснованных взглядов на способы возникновения новых клеток. Шлейден и Шванн с их теориями клеткообразования за счет бесструктурного вещества, или цитобластемы, недалеко ушли от фантастических представлений их непосредственных предшественников – К. Шпренгеля, Л. Тревирануса, Ф. Распайля, П. Тюрпена и др.

Противоречивость и часто полная необоснованность суждений относительно клеткообразования, высказывавшихся в 20-30-е годы, породила скептическое отношение

(например, у О.П. Декандоля) к возможности выяснения этого процесса вообще. Впрочем, вскоре (1832) появилась работа Б. Дюмортье, впервые описавшего деление клеток нитчатых водорослей путем образования перегородки посередине удлинившейся перед делением клетки. Свои наблюдения Дюмортье противопоставил ошибочным представлениям авторов, писавших об образовании клеток из зерен, находящихся внутри или вне клеток.

Первое описание деления клеток, сделанное Дюмортье, звучит так: «Развитие водорослей осуществляется добавлением новых клеток к старым... Концевая клетка удлиняется..., затем во внутренней жидкости происходит образование перегородки, которая разделяет клетку на две части; нижняя из них остается стационарной, тогда как концевая снова удлиняется, затем возникает новая перегородка и т. д... Этот факт образования перегородки у нитчатых водорослей хорошо объясняет процессы происхождения и развития клеток, остававшиеся до сих пор неизвестными»²⁷⁸. Три года спустя Гуго Моль подтвердил наблюдения Дюмортье и изобразил процесс деления клеток у нитчатых водорослей. Эти открытия не сразу встретили признание отчасти потому, что упомянутые авторы не видели в делящихся клетках ядер, а после обнаружения Броуном обязательного наличия ядер в любых растительных клетках работы, в которых не было упомянуто о ядрах, считались неполноценными. Так же объясняется, по-видимому, успех теории клеткообразования, созданной Шлейденом (1838). Шлейден считал ядро важнейшей составной частью вновь образовавшейся клетки и поэтому предложил заменить неопределенное название «ядро» термином «цитобласт» (клеткообразователь), надолго удержавшимся в ботанической цитологии.

В период с 40-х и до 70-х годов представления о способах возникновения новых клеток оставались довольно смутными. Допускали как «свободное» клеткообразование, не связанное с предсуществующими клетками, так и различные формы образования клеток из ранее существовавших – путем почкования, эндогенного возникновения и т. п. Наряду с этим считалось также возможным и размножение клеток делением.

Примеры деления клеток обнаруживались прежде всего на растительных объектах. Ф. Унгер, считавший, что «происхождение и рост клетки, ее размножение... в растении является одним из наиболее таинственных жизненных процессов», привел в своей книге, напечатанной в 1840 г. в России и премированной Петербургской Академией наук, помимо данных Моля также и свои данные о делении клеток у водорослей и зародышей, в сердцевинных клетках и клетках волосков высших растений. «Рост древесины, – писал Унгер, – покоится на последовательном делении камбиальных клеток». Впрочем, наряду с делением он признавал и «новообразование клеток в гомогенном слизистом веществе»²⁷⁹. Представление об одновременном существовании двух способов образования клеток – деления и спонтанного их возникновения – разделяли К. Негели, Н. Прингсгейм, а вначале также и Э. Страсбургер.

На зоологическом материале вопрос о размножении клеток делением решался прежде всего при наблюдении дробления яиц (см. главу 14).

Механизм клеточного деления долго оставался невыясненным. Особенно неясным представлялось поведение ядер. Длительное время господствовало убеждение, что зародышевый пузырек, т. е. ядро ооцита, при созревании исчезает, а перед началом первого дробления в зрелом яйце появляется снова. Бедность хроматином ядер ооцита, зрелых яиц и первых blastomeres затрудняла наблюдения над этими ядрами не только на живых объектах, но и на фиксированных и окрашенных препаратах. И хотя внимательные наблюдатели уже в 60-е годы видели деление яйцевого ядра и ядер в blastomeres (например, см. И.И. Мечников «Эмбриологические исследования на насекомых», 1866), от внимания других исследователей

278 *B.Ch. Dumortier. Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. – Mém. Acad. Se., Bruxelles, 1832, t. 16, pt. 1, 227.*

279 *F. Unger. Über den Bau und das Wachstum des Dikotyledonen – Stammes. SPb., 1840, S. 121–122, 124, 153.*

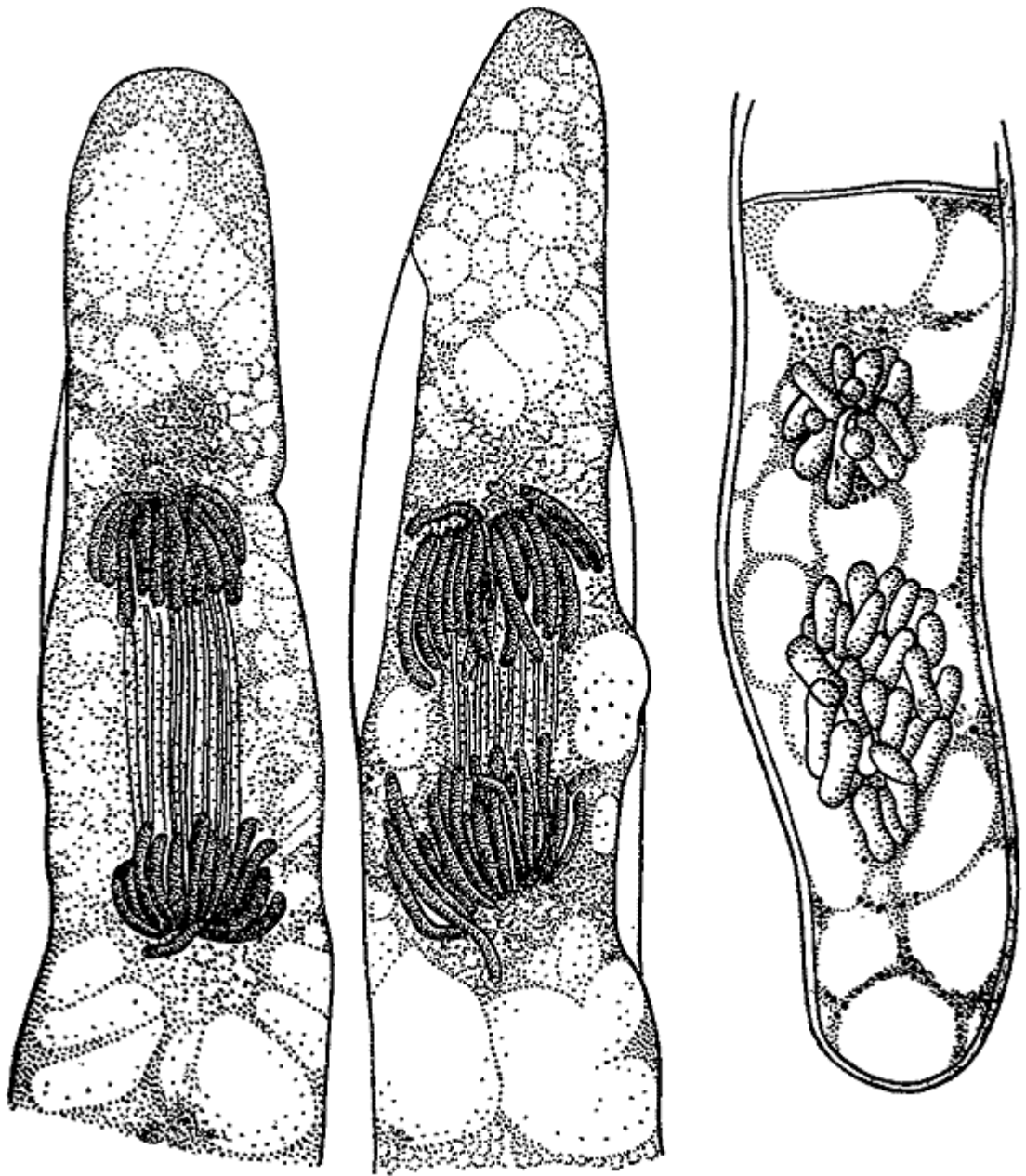
(А. Вейсман, П.Т. Степанов и др.) деление ядер при созревании половых клеток и дроблении яиц ускользнуло.

Новообразование ядер допускалось еще в 70-е годы в эмбриональных клетках цыпленка (П.И. Перемежко) или в яйце стерляди (В.В. Заленский). Даже в конце 90-х годов можно было встретить утверждения, что клетки зародышевых листков возникают из безъядерных клеточных элементов (М.Д. Лавдовский, Н. Тишуткин).

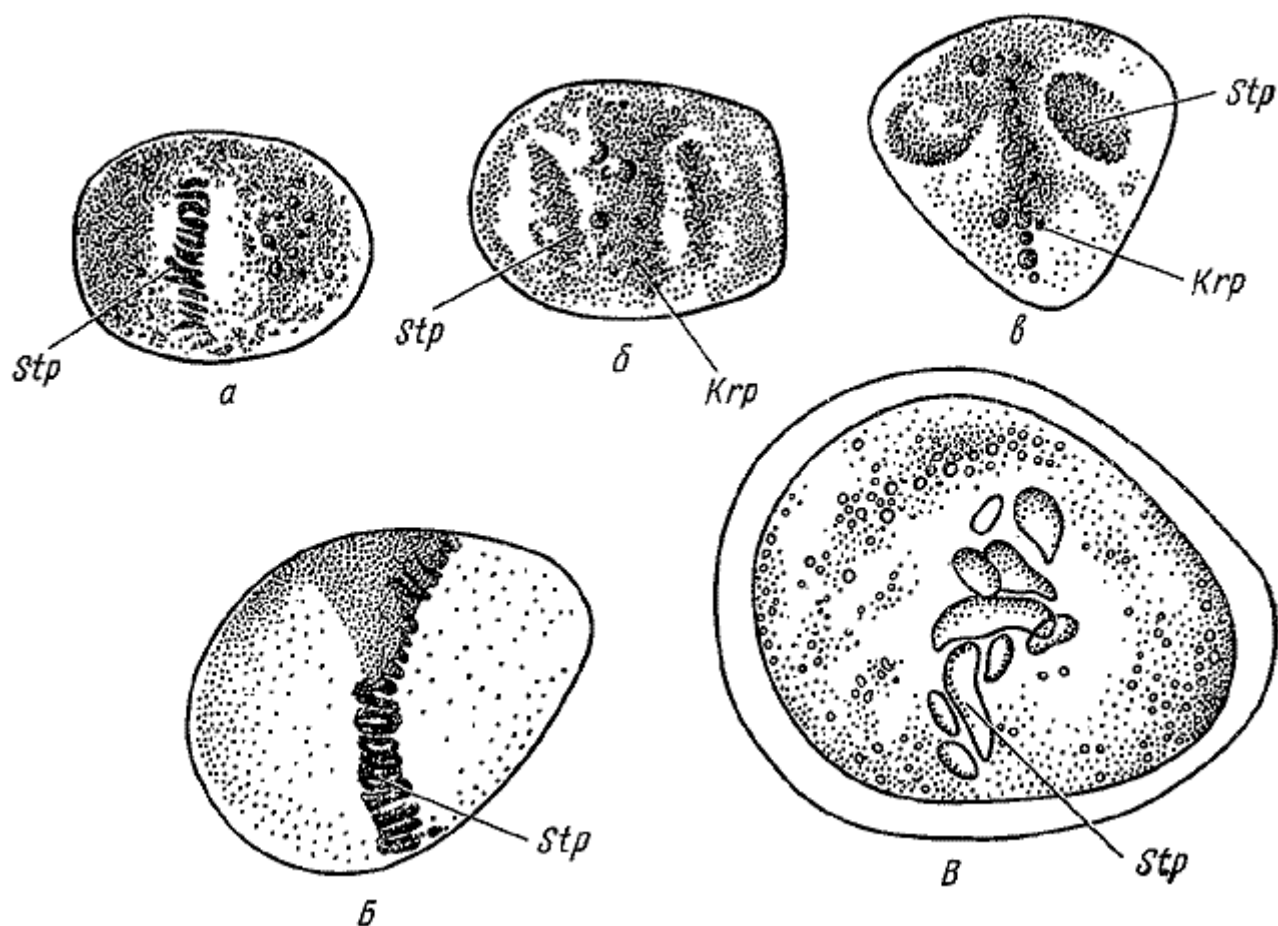
Первые неполные описания митозов в начале 70-х годов.

К началу 70-х годов относятся первые серьезные исследования, касающиеся поведения ядер в делящихся клетках. Впрочем, еще в конце 40-х годов публиковались описания и рисунки, показывающие, что отдельные этапы сложных процессов непрямого деления клеток наблюдались уже тогда и были только неверно истолкованы. Так, В. Гофмейстер (1848, 1849, 1861) описывал в делящихся клетках фигуры, возникновение которых он сам объяснял коагуляцией белка, а на самом деле, как видно из его рисунков, он видел метафазы и анафазы митоза и изобразил эти фигуры как сбоку со стороны экватора, так и с полюса клетки.

На смену считавшейся одно время общепринятой «схеме Ремака», согласно которой при делении клетки сначала делится ядрышко, затем перетяжкой делится ядро и, наконец, клеточное тело, пришли наблюдения, касающиеся сложных явлений в ядре, предшествующих разделению тела клетки на две части перегородкой или перетяжкой. Открытие этих явлений применительно к растительным клеткам одно время безоговорочно связывали с именем московского ботаника И.Д. Чистякова. На самом деле работе Чистякова (1874) предшествовали исследования доцента Дерптского университета Э. Руссова по гистологии вегетативных и спорообразовательных органов, а также о развитии спор сосудистых тайнобрачных с соображениями о гистологии явнобрачных растений (1872). В материнских споровых клетках папоротников и хвощей, а также в материнских клетках пыльцы лилии Руссов видел на месте ядер круглые пластинки, состоящие из удлинённых, сильно преломляющих свет, палочек. У лилии эти «палочковые пластинки» состоят из особенно четких и крупных червеобразных телец. Когда материнская клетка споры или пыльцы разделяется посередине мелкозернистой протоплазменной перегородкой, с обеих сторон последней оказывается по отдельной «палочковой пластинке». Упомянув об аналогичных «палочковых пластинках», которые наблюдал Гофмейстер в материнских споровых клетках плауна *Psilotum*, Руссов заметил, что это образование не может быть артефактом, так как пластинки имеют правильную форму и характеризуются постоянным положением в клетках. В работе Руссова, едва ли не впервые, отчетливо описаны и изображены метафазные и анафазные пластинки, состоящие из отдельных хромосом, – картины, воспринятые этим автором как закономерное изменение клеточного ядра при его делении. Рассмотреть переход от одиночной «палочковой пластинки» к двойной Руссову не удалось.



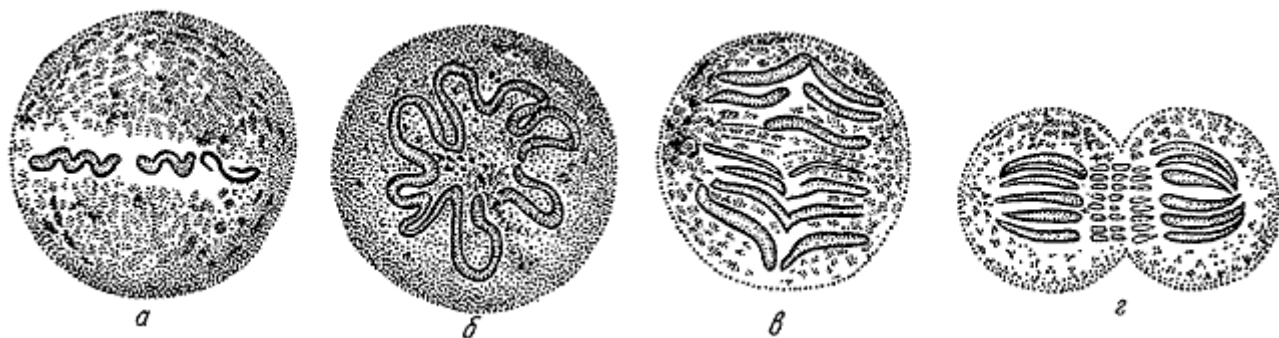
Телофаза и анафаза в клетках тычиночной нити традесканции. Справа рисунок Б. Гофмейстера. 1849.



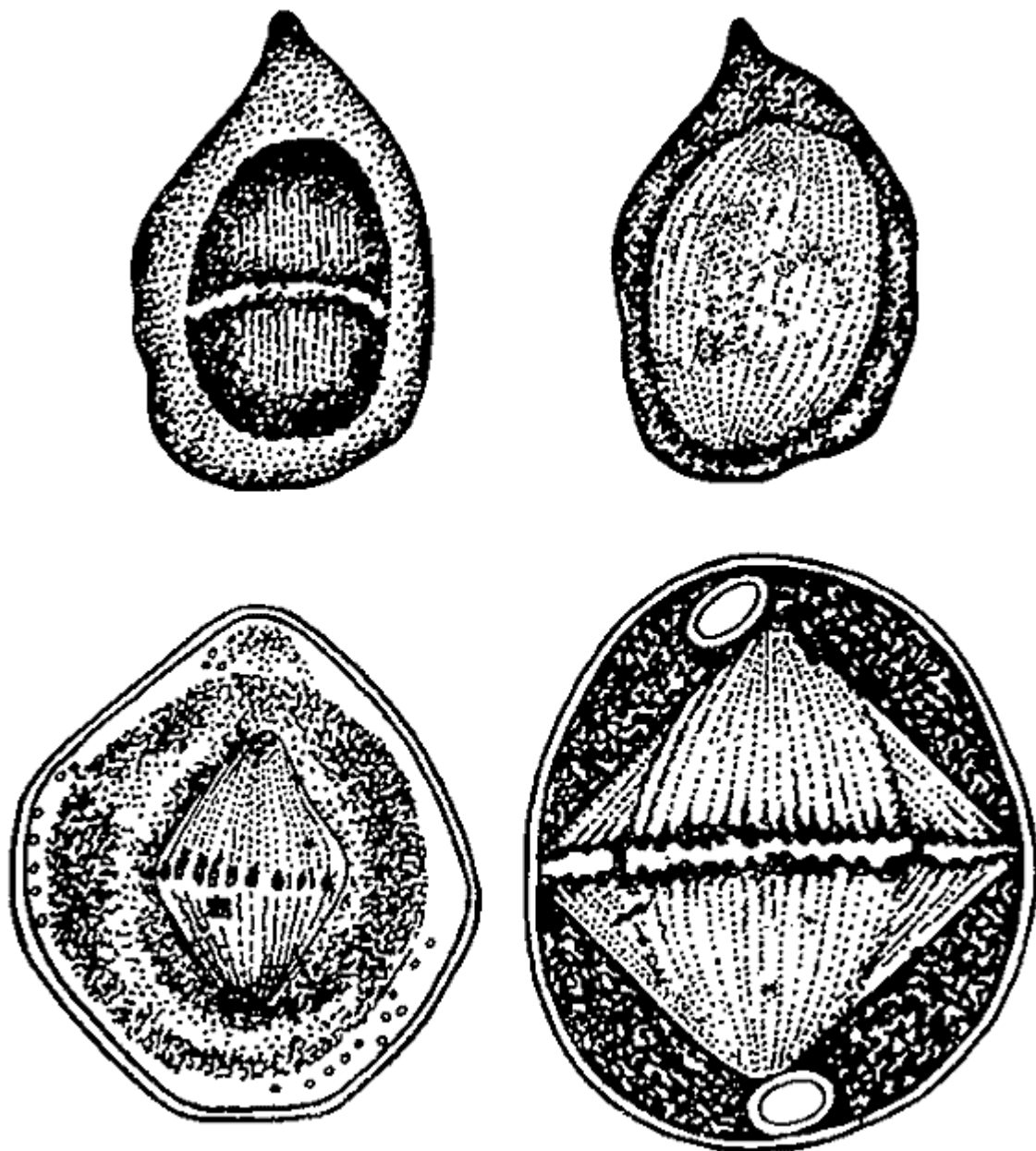
Деление клеток по Э. Руссову. 1872.

Еще более отчетливо деление клеток описал годом позже Руссова немецкий зоолог А. Шнейдер на дробящихся яйцах прямокишечной турбеллярии *Mesostomum*. В обширной статье Шнейдера, посвященной строению прямокишечных турбеллярий, их сопоставлению с остальными плоскими червями и системе плоских червей, описание дробления яиц занимает всего четыре страницы, но оно, бесспорно, явилось выдающимся событием в истории открытия непрямого деления клеток. По наблюдениям Шнейдера, разумеется не во всех деталях точных, ядро оплодотворенного яйца «превращается в скопление сильно изогнутых нитей», которые в свою очередь превращаются в «толстые тяжи, расположенные сначала беспорядочно, а затем в виде розетки, которая лежит в... экваториальной плоскости... Зернышки, находящиеся в яйце, собираются в... меридиональных плоскостях... Когда начинается деление надвое, число тяжей увеличивается так, что часть их направлена к одному, а часть к другому полюсу. Наконец ядро перешнуровывается, тяжи поступают в дочерние клетки. Ряды зернышек вытягиваются в длину и могут быть прослежены из одной клетки в другую». При следующих дроблениях «ядро и клетка проделывают те же изменения, как при делении надвое... Таким образом, яйцевая клетка превращается в скопление клеток... из которых, в конце концов, строится зародыш... Эти наблюдения дают давно желаемое объяснение клеточного деления и особенно процессов дробления. Они впервые ясно показывают, какие сложные превращения может испытывать ядро (зародышевый пузырек) при клеточном делении»²⁸⁰. Из описаний и рисунков Шнейдера видно, что он в сущности установил основные стадии митоза – профазу, метафазу, образование ахроматиновой фигуры, увеличение числа хромосом перед расхождением и

анафазу (раннюю и позднюю) и изобразил их в правильной последовательности. Шнейдер видел митозы не только в дробящихся яйцах, но и на поздних эмбриональных стадиях, а также у взрослых червей. Он справедливо полагал, что процессы, характерные для деления клеток у прямокишечных турбеллярий, имеют место и у других организмов.



Деление клетки по А. Шнейдеру. 1873.



Деление клетки по И.Д. Чистякову. 1874.

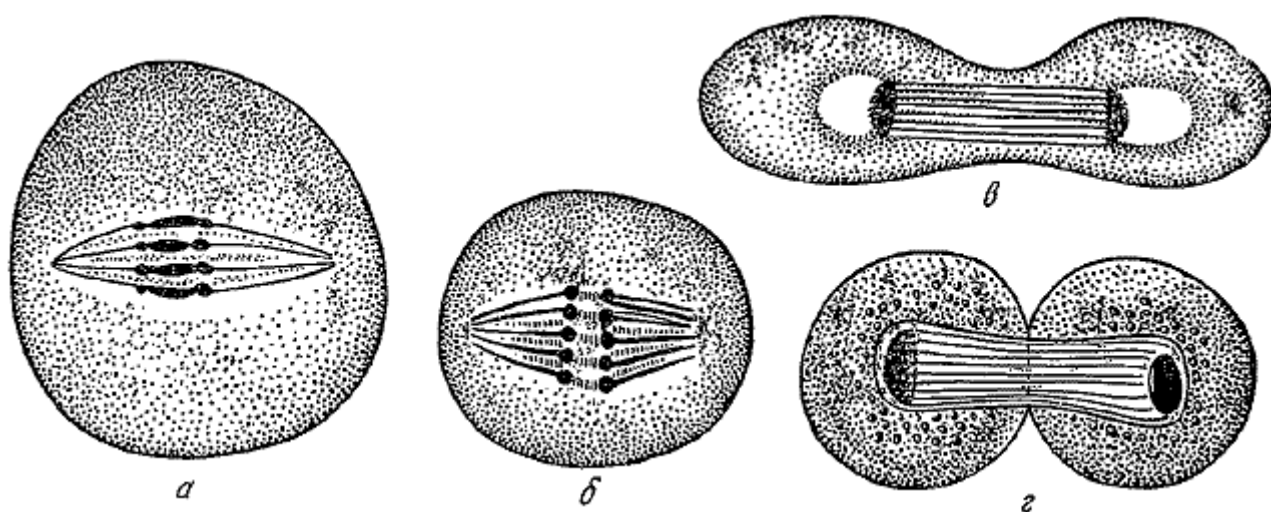
Авторы исторических очерков, посвященных развитию представлений о делении клеток Э. Марк (1881) и Дж. Бейкер (1953–1955) также считают, что Шнейдер достаточно отчетливо, хотя, конечно, и не совсем полно, описал митотическое деление. Вполне четкой последовательной картины этого процесса ни Руссову, ни Шнейдеру нарисовать еще не удалось. Не удалось этого сделать и Чистякову. Из приведенных в его работе (1874) описаний развития спор у хвоща и плауна следует, что Чистяков видел ахроматиновое веретено, по экватору которого располагается зернистый пояс (иногда двойной), состоящий из хромосом – «сосочков», и что половина веретена («полусферы») превращается в дочернее ядро. Важной заслугой Чистякова является опровержение распространенного тогда мнения о растворении ядра материнской клетки и о «свободном образовании» ядер дочерних клеток, а также утверждение, что дочерние ядра образуются в результате деления материнского ядра; впрочем, эту мысль Чистяков проводил не везде с достаточной последовательностью. Преемственность фаз митоза осталась для Чистякова неясной. Еще менее отчетливо

охарактеризованы Чистяковым процессы клеточного деления в статье о развитии спор и пыльцевых зерен (1875). Ядра в материнских споровых клетках, по его словам, «возникают внутри породившего их ядра, что может быть сравнено со свободным образованием клеток внутри плазмы материнской клетки»²⁸¹. Экваториальную хромосомную пластинку в микроспоре Isoëtes Чистяков принял за образующийся фрагмопласт, т. е. пластинку, разделяющую дочерние клетки, тогда как Руссов сумел ясно отличить пограничное сгущение протоплазмы от материнской и дочерних хромосомных пластинок.

Детальные описания митозов во второй половине 70-х годов.

1875 г. следует считать переломным и для изучения процессов деления ядра, так как в этом году вышли работы Э. Страсбургера, О. Бючли и В. Майзеля, содержавшие более детальные, чем у Э. Руссова, А. Шнейдера и Д. Чистякова, описания митоза. Страсбургер в клетках зеленой водоросли спирогиры, в материнских клетках пыльцы лука и в материнских споровых клетках плауна, видел деление ядерной пластинки на две части, впоследствии расходящиеся. В своей книге, Страсбургер привел рисунки Бючли, не вошедшие в предварительное сообщение последнего (Бючли дал описание цитологических картин в дробящихся яйцах круглых червей и моллюсков и в сперматогенных клетках насекомых). Новых существенных деталей митоза Бючли не видел; Страсбургер сослался на описания рисунка Бючли с тем, чтобы подчеркнуть единство процессов клеточного деления у растений и животных.

Наблюдения Страсбургера и Бючли не замедлили подтвердиться в описаниях ассистента кафедры гистологии Варшавского университета В. Майзеля, который изучал строение клеток в роговице и коже лягушки, а также в роговице млекопитающих. Смысл наблюдавшихся ядерных структур сначала, как писал Майзель, был для него неясным и только после знакомства с данными Страсбургера и Бючли он понял, что имеет дело с разными стадиями деления клеток. Майзель не был уверен, в каком порядке следует располагать описанные им картины. Бесспорно, что он отчетливо видел профазу и метафазу, начало разделения материнской звезды на две дочерние с образованием ахроматинового веретена и, наконец, анафазу и процесс реконструкции дочерних ядер. Однако вместе с тем Майзель допускал и возможность «свободного образования ядер» из протоплазмы.

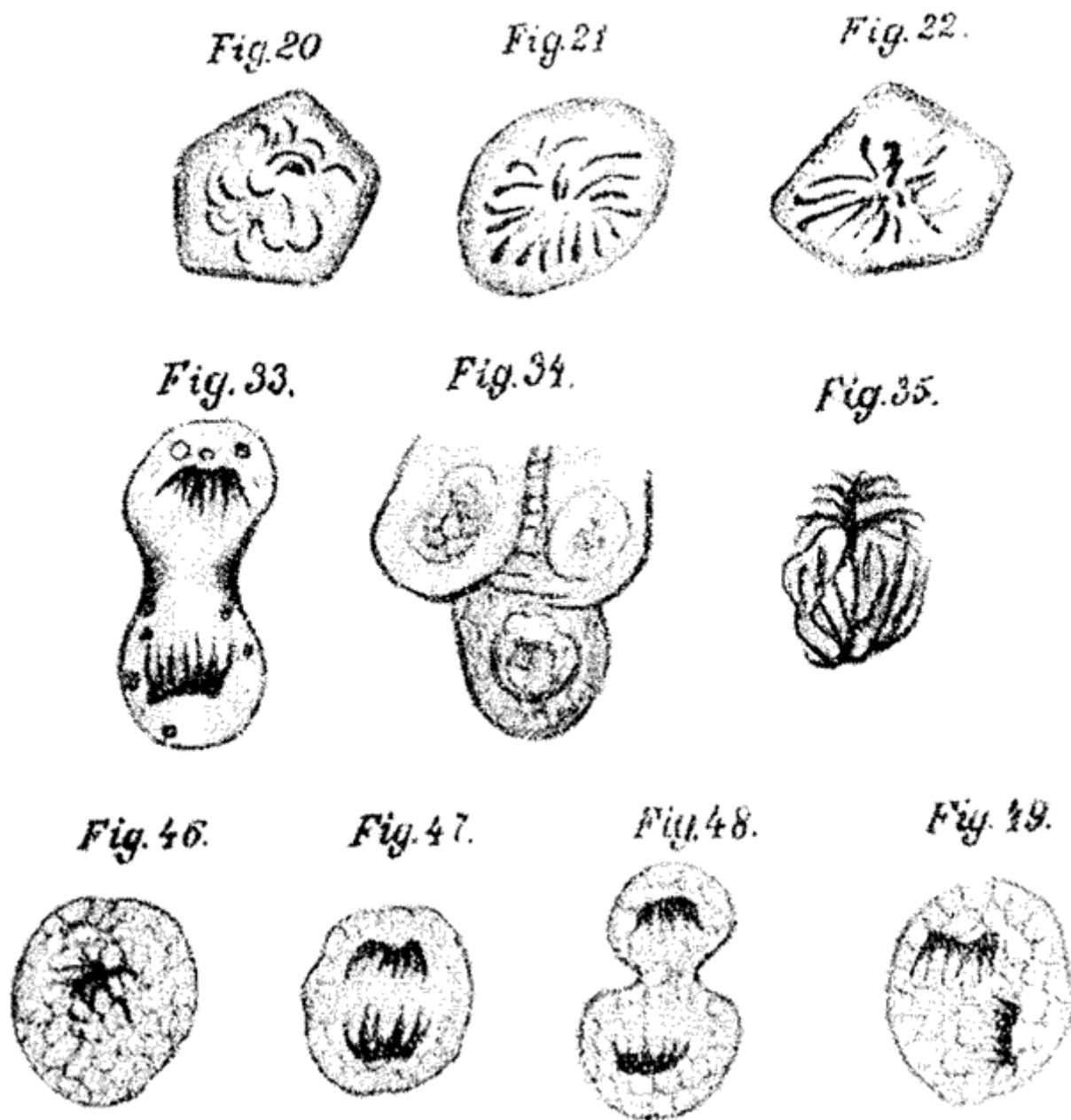


Деление клеток по Э. Страсбургеру. 1875.

281 J. Tschistjakoff. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. – Bot. Ztg., 1875, Bd. 33, 18.

Особенно насыщенным исследованиями, все ближе подводившими к правильному пониманию процессов деления ядра, был 1878 г., когда почти одновременно вышли предварительные сообщения В. Шлейхера, П.И. Перемежко и В. Флемминга, а также начало работы Майзеля (ее окончание и относящиеся к ней рисунки почему-то не были опубликованы); в конце 1878 г. и начале 1879 г. появились подробные работы Шлейхера (о делении хрящевых клеток амфибий), Флемминга (о размножении клеток в разных тканях саламандры и ее личинок) и Перемежко (о делении клеток в эпидермисе личинок тритона).

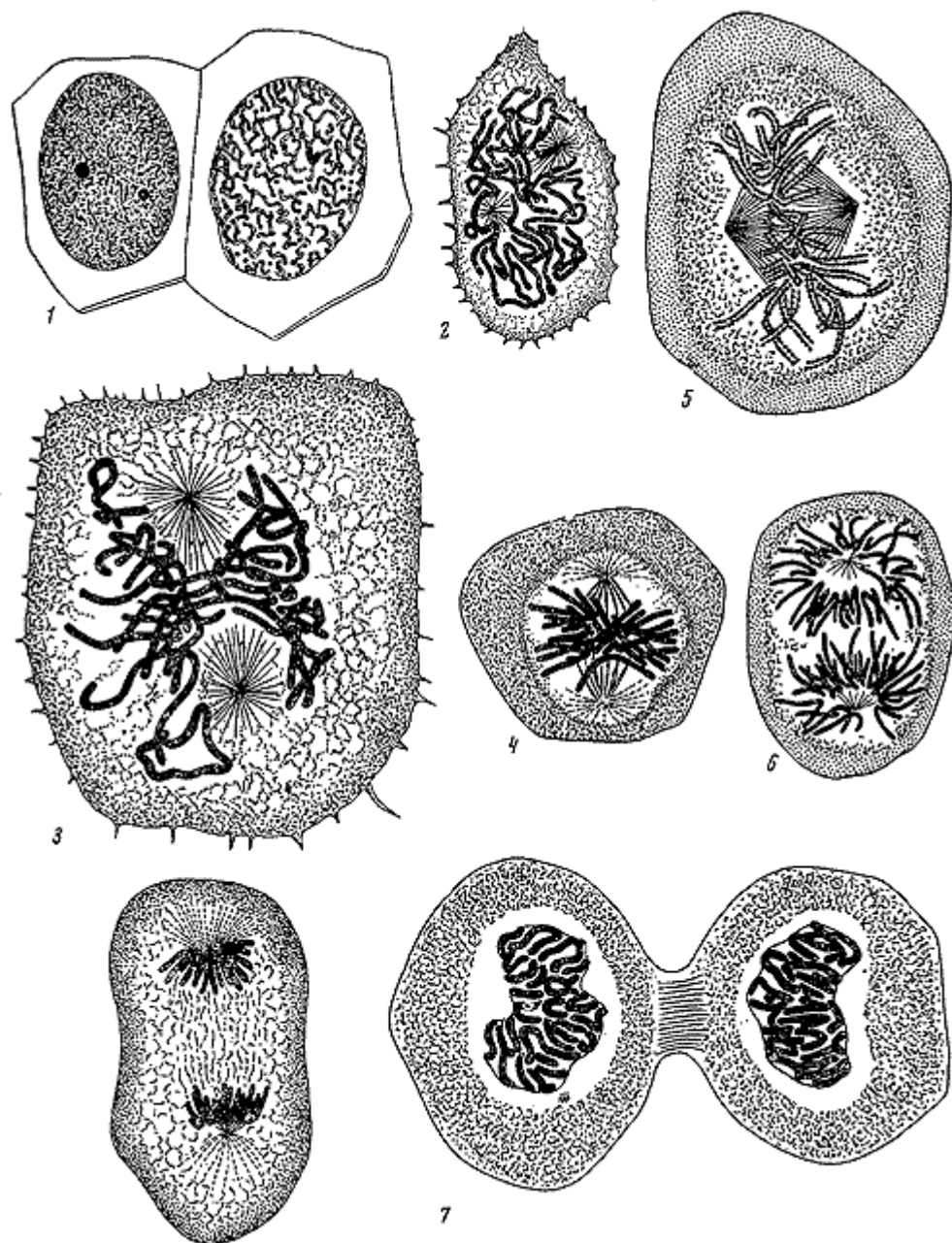
Шлейхер видел радиальное расположение образующихся в ядре «палочек» и «зерен» по экватору клетки; эти палочки претерпевают, по его мнению, поперечное деление и «почти с одинаковой скоростью отходят друг от друга». Для обозначения сложных процессов клеточного деления, имея в виду перемещения составных частей ядра, Шлейхер предложил термин «кариокинез». Перемежко главным образом на основании прижизненных наблюдений описал наряду с еще не делившимися и только что разделившимися ядрами «совершенно особые» ядерные образования, состоящие из нитей различной толщины, которые собраны в разнообразные звездовидные, клубкообразные, древовидные и иные фигуры, расположенные иногда вокруг одного центра; нередко в одной клетке имеются два таких образования, лежащие или рядом друг с другом, или на некотором расстоянии одно от другого. Описав и изобразив вне всякой последовательности эти структуры, Перемежко пришел к заключению, что они являются отдельными стадиями деления ядер, и предположительно наметил последовательность составляющих деление процессов.



Деление клеток эпидермиса хвоста тритона по П.И. Перемежко. 1879.

Более четкие результаты удалось получить Флеммингу, отчасти потому, что он избрал весьма удачный объект исследования – личинок саламандры. Флемминг ясно различал последовательное разрыхление клубка нитей, образующих содержимое ядра, а затем их утолщение; звездообразную установку петель ядерных нитей в экваториальной плоскости и разрыв каждой петли на периферии; продольное расщепление каждой нити и расхождение их половин с образованием дочерних звезд, которые снова переходят в стадию клубка, одновременно с чем тело клетки делится перетяжкой. «При образовании нового ядра, – писал Флемминг, – происходит повторение начальных фаз деления в обратном порядке»²⁸². Непрямое клеточное деление Флемминг назвал митозом. Этот термин вскоре стал общепринятым.

²⁸² W. Flemming. Zur Kenntniss der Zelle in ihrer Teilung-Erscheinungen. – Schriften naturwiss. Vereins Schl.-Holst., 1878, Bd. 3, Ns 1, 26.



Деление клеток по В. Флеммингу. 1882.

Выяснение невозможности «свободного образования» клеток.

В конце 70-х годов в последний раз в серьезной научной форме был поставлен вопрос, существуют ли иные способы возникновения клеток, кроме размножения делением, другими словами, вопрос – существует ли их «свободное образование». Страсбургер в монографии «Об образовании и делении клеток» (1875) признавал возможность «свободного клеткообразования» для ряда объектов, в особенности для зародышевого мешка цветковых растений. Однако в работе 1879 г. он должен был решительно пересмотреть прежние ошибочные представления. В этой статье Страсбургер писал: «Меня особенно радует, что я теперь могу правильно представить себе процесс, о котором я сам ранее сообщал неверные сведения. *Свободное клеткообразование в зародышевых мешках не имеет места*, все ядра

возникают друг от друга посредством деления»²⁸³.

В начале 80-х годов Флемминг окончательно сформулировал представление о митозе как циклическом процессе, кульминационным пунктом которого является расщепление каждой хромосомы на две дочерние и распределение их между двумя вновь образующимися клетками. Представление о переходе одной из парных дочерних хромосом к одному, а другой – к другому полюсу ахроматического веретена митоза Флемминг высказал недостаточно отчетливо. В том виде, в каком оно впоследствии вошло в учебники, это представление сформулировали Э. ван Бенеден (1883) для животных и Э. Гейзер (1884) для растительных клеток. Разделение надвое каждого из хроматиновых зерен, из которых, по описанию Флемминга, состоит хромосома, вскоре показал на том же объекте – клетках личинки саламандры – В. Пфицнер (1881). Годом раньше О.В. Баранецкий установил спиральное строение хромосом, выделенных из материнских пыльцевых клеток традесканции. Эти открытия подготовили почву для разработанных цитологами и генетиками первой трети XX в. представлений о дискретном строении хромосом, об их спирализации и деспирализации во время митотического цикла.

Таким образом, начало нового периода в истории цитологии датируется рубежом 70-х и 80-х годов XIX в. С того времени отошли в прошлое споры о том, могут ли клетки, имеющие столь же длинную филогенетическую историю, как и состоящие из них растения и животные, возникать в онтогенезе из бесструктурного вещества.

Глава 37

Эволюционная теория во второй половине XIX века

Могучее влияние дарвинизма на биологию не ограничилось распространением эволюционной идеи и формированием новых отраслей науки, основанных на применении исторического метода. Зародилась новая особая отрасль биологии, – эволюционная теория, предметом которой является изучение причин, движущих сил и закономерностей исторического развития живой природы²⁸⁴. Дата ее рождения – 1859 г. (выход в свет «Происхождения видов»), так как только приняв форму дарвинизма, идея эволюции стала на вполне научную почву.

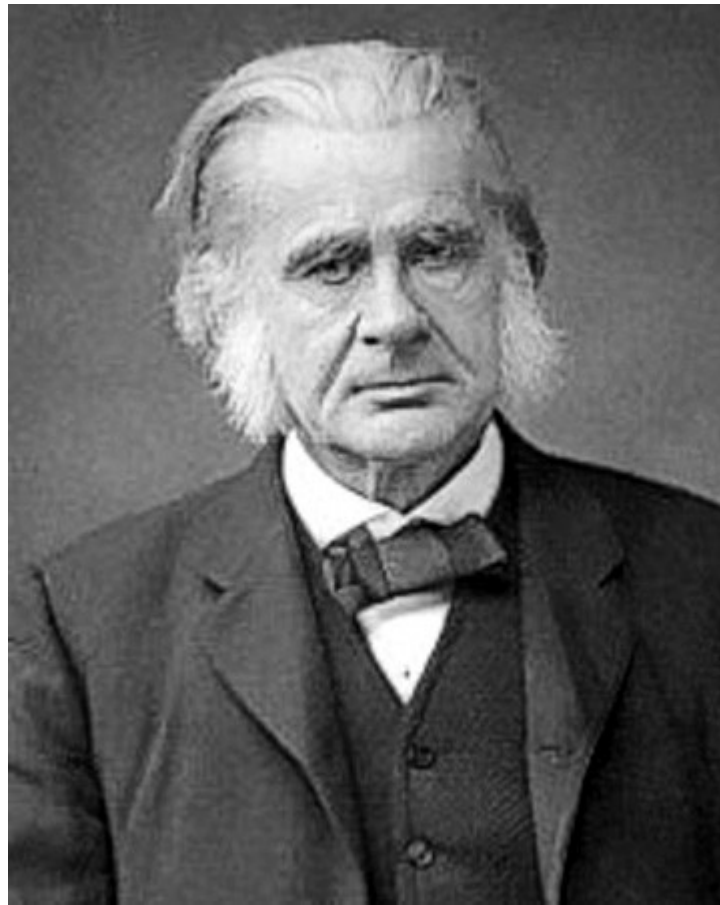
Дарвинизм – единственная подлинно научная теория эволюции.

Более чем 100-летний период развития биологии после создания эволюционной теории Ч. Дарвина полностью подтвердил правильность его учения о естественном отборе как движущей силе эволюционного процесса. Оказалось, что сущность эволюции состоит в адаптивных (приспособительных) преобразованиях популяций, возникающих в процессе сложных взаимодействий многих факторов – наследственной (мутационной) и ненаследственной (модификационной) изменчивости, скрещиваний, расщеплений и других законов наследственности, борьбы за существование, динамики численности, «волн жизни», миграции, изоляции, – реализующихся в процессе естественного отбора. Естественный отбор обуславливает общий приспособительный характер эволюции, приводящий к возникновению и поддержанию органической целесообразности, к видообразованию, связанному с увеличением многообразия форм при сохранении единства органического мира, и, наконец,

283 *E. Strasburger*. Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. – Bot. Ztg., 1879, Bd., 37, 266.

284 Нередко смешиваются понятия «эволюционная теория» и «эволюционная биология». С проникновением эволюционной идеи и исторического метода в разные отрасли биологии она в целом становится эволюционной. Эволюционная же теория, являясь особой отраслью знания, входит в состав биологии как ее часть.

он обеспечивает прогрессивный характер эволюции, т. е. общее усовершенствование организации.



Томас Гексли. 1825–1895.

Главная особенность эволюционной теории – ее синтетический характер – была присуща уже учению Дарвина. Создание Дарвином научной теории эволюции стало возможным благодаря грандиозному синтезу почти всех современных ему отраслей биологии и прежде всего данных селекционной практики, сравнительной анатомии, эмбриологии, биогеографии и палеонтологии. В свою очередь учение Дарвина послужило мощным толчком для формирования таких наук, как экология, биоценология, эволюционная морфология, а в XX в. и генетика, благодаря специальным исследованиям, в которых стали быстро накапливаться данные об отдельных факторах и закономерностях эволюции. Более глубокое изучение каждого фактора эволюции в отдельности, достигнутое этими науками с помощью особых методик, естественно, не могло не повлиять в дальнейшем и на развитие общих представлений о причинах и закономерностях эволюционного процесса в целом, уточнение и углубление их.

Ч. Дарвину удалось вскрыть подлинные причины эволюционного развития и убедительно показать, что оно осуществляется через процесс приспособления посредством естественного отбора. Никакая другая теория, отвергающая или умаляющая творческую роль естественного отбора, не может претендовать на истинное объяснение эволюционного процесса.

Создав научную теорию эволюции на основе обобщения гигантского и разностороннего фактического материала, Дарвин показал тем самым, что ее дальнейшее развитие может идти только по пути синтеза и всестороннего учета суммы биологических знаний. Это важнейшее положение было осознано далеко не всеми биологами, занимавшимися после Дарвина

разработкой теории эволюции. К тому же в условиях нараставшей дифференциации и специализации наук объять все сокровища биологических знаний одному человеку становилось затруднительным. Поэтому нет ничего удивительного в том, что новые, даже самые революционные открытия в отдельных отраслях биологии порождали ошибочные гипотезы, в которых односторонне выделялась роль какого-нибудь фактора эволюции. Примерами таких односторонних и скороспелых концепций могут служить многочисленные теории эволюции, опиравшиеся, скажем, только на мутационную или же, напротив, только на модификационную изменчивость, на способность единиц наследственности к рекомбинациям, на миграции или изоляцию.

Процесс формирования эволюционной теории как особой отрасли биологии сопровождался своеобразным взаимодействием с другими отраслями биологии. Особенности проблематики и специфическое место эволюционной теории среди биологических наук приводили постоянно к размыванию четких границ, отделяющих ее от других дисциплин. Поэтому так часто идут споры о том, в чью компетенцию входит изучение того или иного вопроса. Эти споры нередко бывают беспредметными, так как одной из особенностей эволюционной теории является ее синтетический комплексный характер. Первичные данные собирались или открывались не только в ходе специальных теоретико-эволюционных исследований, характерных для многих крупнейших ученых, начиная с Ч. Дарвина, но и в массе работ частного характера, выполненных в рамках других отраслей биологии. Палеонтология, сравнительная морфология, сравнительная физиология, историческая биогеография и другие науки описывают эволюционный процесс с разных сторон и различными способами, а эволюционная теория исследует причины и законы процесса эволюции в целом. Однако не следует из этого заключать, что эволюционная теория ограничивается лишь синтезом данных, полученных другими науками. Она имеет свой качественно-специфический предмет исследования – причины, формы, направления и следствия действия общих законов эволюции и в первую очередь естественного отбора.

Вторая особенность развития эволюционной теории – необычно большое для естественной науки число разнообразных гипотез. Эти гипотезы охватывали или всю проблематику эволюционной теории, или же рассматривали какую-нибудь ее часть. Большинство из них возникло в последарвиновское время и претендовало на роль «новой теории эволюции». Эти гипотезы различались по многим существенным признакам. По трактовке природы движущих сил или основных законов эволюции они подразделяются на материалистические и идеалистические, в свою очередь включающие различные концепции. В более узком, специальном плане концепции эволюции могут быть подразделены также по толкованию причин эволюции (автогенез, эктогенез, селектогенез); по истолкованию факта направленности эволюции (адаптациогенез, ортогенез, инерциогенез, финализм); по величине элементарного эволюционного изменения (сальтационизм – неокатастрофизм, мутационизм); по характеру исходных преобразований (гибридогенез, симбиогенез, сегрегациогенез, теория эмерджентной эволюции). Существуют расхождения и в понимании значения тех или иных путей эволюции: одни придают ведущее значение тенденции к специализации, другие, – наоборот, накоплению признаков универсального значения, третьи выделяют роль педоморфозов и т. п.

Наконец, все эволюционные концепции можно подразделить и по их отношению к проблеме адаптации: одни рассматривают эволюцию как адаптациогенез, но по-разному толкуют его причины, другие сущностью эволюции считают формообразование, «геноморфоз», рассматривая адаптацию второстепенным явлением или отвергая ее вообще в пользу гипотезы «преадаптации» и т. п.

Такое обилие различных гипотез в области эволюционной теории во второй половине XIX в., противоположных друг другу в тех или иных отношениях, свидетельствует о трудностях познания, многие из которых в дальнейшем были преодолены. Тем не менее, и в настоящее время появляются все новые и новые гипотезы.

За столетие проблематика эволюционной теории, естественно, сильно изменилась. С

одной стороны, часть проблем, ранее входивших в эволюционную теорию, в результате дифференциации науки вычленилась в самостоятельные дисциплины. С другой – появилось немало совершенно новых проблем, таких, например, как учение об эволюции биосферы, проблема основных форм и уровней организации живого, моделирование эволюции методами кибернетики, изменение в процессе эволюции самих механизмов и законов эволюции («эволюция – самой эволюции») и т. п. Наконец, некоторые проблемы утратили свое значение.

История эволюционного учения во второй половине XIX в. может быть разделена на два периода. Первый период, длившийся с 1859 по 1864 г., т. е. всего пять лет, был периодом утверждения эволюционизма в биологии. Второй период – с 1865 г. до конца века – отмечен распространением дарвинизма и других эволюционных теорий и борьбой между ними. Эта периодизация условна, так как время утверждения эволюционной идеи и ее конкретных форм в разных странах не совпадает.

Борьба за утверждение дарвинизма.

Вскоре после выхода «Происхождения видов» против теории Дарвина выступили консервативно настроенные биологи, геологи и другие естествоиспытатели, а также представители клерикальных кругов. На первых порах вопрос о причинах и движущих силах эволюции почти не затрагивался в полемике. Она была всецело сосредоточена на вопросе – существует ли эволюция?

Против идеи эволюции в разных странах выступали крупнейшие ученые геологи А. Седжвик и Ч. Лайель, палеонтологи Р. Оуэн, Л. Агассис, Ф. Пикте, биологи С. Карпентер, Г. Меррей, А. Катрфаж, П. Флуранс, А. Мильн-Эдвардс и др. Их возражения не были оригинальными: они основывались или на старых доводах Палласа, Кювье, А. Годрона, или на чисто теологических соображениях. Например, Лайель на протяжении нескольких лет после выхода «Происхождения видов» считал мысль об эволюции органической природы очень заманчивой, но неверной с фактической стороны. Однако и в более позднее время рецидивы антиэволюционизма, а также ограниченного эволюционизма проявлялись в воззрениях ряда выдающихся биологов, сложившихся еще в додарвиновское время, в частности в работах английского зоолога Р. Оуэна, французского зоолога А. Катрфажа, американского палеонтолога Л. Агассиса, которые выступили в защиту антиэволюционизма.

В эти же годы быстро сформировалась группа молодых биологов – защитников дарвинизма. Ведущими из них были Т. Гексли, А. Уоллес, Дж. Гукер, Г. Бэтс (Англия), Э. Геккель, Ф. Мюллер, К. Гегенбаур (Германия), К.А. Тимирязев, И.И. Мечников, А.О. и В.О. Ковалевские, И.М. Сеченов (Россия), Аза Грей (США) и некоторые другие.

После бурной, но очень короткой дискуссии, вся система креационистских взглядов в биологии рухнула. С тех пор антиэволюционизм из господствующей концепции превратился в очень редко встречающееся явление.

Проблематика исследований, выполненных с позиций дарвинизма.

Начало второго периода (1864–1865 гг.) связано с выходом в свет первых работ, популяризовавших, защищавших и развивавших идею эволюции. Примерами могут служить, например, статьи К.А. Тимирязева²⁸⁵, книга Ф. Ролле «Учение Дарвина о происхождении видов» (1865), а также работы по применению эволюционных идей Ч. Дарвина к разработке отдельных отраслей биологии, например, книга Ф. Мюллера «За

²⁸⁵ К.А. Тимирязев. Книга Дарвина, ее критики и комментаторы. – Отч. записки, 1864, № 8, 880–912; № 10, 650–682; № 12, 859–882.

Дарвина» (1864), монография Э. Геккеля «Всеобщая морфология организмов» (1866), книга Г. Зейдлица «Теория Дарвина» (1871) и др. Кроме того, начало этого периода характеризовалось выходом в свет работ, в которых дарвинизм впервые подвергался критике со стороны эволюционистов, придерживавшихся иных точек зрения. Примером может служить работа А. Келликера «О дарвиновской теории творения» (1864). Согласно Кёлликеру основным законом эволюции является «внутренний закон развития», то есть автогенетический принцип «стремления к прогрессу», а основным путем эволюции – резкие превращения форм – большие скачки, подобные метаморфозу при непрямом индивидуальном развитии. Позже, в 1876 г., близкую позицию в критике теории Дарвина занял К. Бэр в книге «Об учении Дарвина», в том же году подвергнутой обстоятельной критике Г. Зейдлицем.

Второй период в развитии эволюционного учения после выхода «Происхождения видов» Ч. Дарвина характеризуется следующими главными чертами. Во-первых, борьбой за широкое распространение эволюционной идеи в биологии, за ее применение к разработке отдельных отраслей и создание на основе исторического метода новых направлений и дисциплин, таких, как эволюционная (филогенетическая) систематика, эволюционная эмбриология, историческая биогеография, эволюционная палеонтология, и др. Основные интересы эволюционистов перемещаются от проблемы вида к общим вопросам «большой филогении» (происхождение типов и классов и выяснение родственных связей между ними, происхождение органов, поиски переходных форм и т. п.). Главным в биологии становится так называемое филогенетическое направление. Его цель – определение родственных отношений между различными таксономическими группами и построение филогенетических деревьев, основной метод – «тройной параллелизм». В эти годы было сделано много палеонтологических открытий, явившихся важными доказательствами эволюции и стимулировавших развитие филогенетического направления (в 1861 г. – ископаемая первоптица, в 1866 г. – «филогенетический ряд» ископаемых раковин *Planorbis*, в 70-80-е годы – знаменитые «палудиновый ряд» и «ряды форм» аммонитов, работы В.О. Ковалевского по филогении семейства лошадей и т. д., наконец, в 1891 г. – открытие яванского питекантропа).

Следует подчеркнуть, что расцвет филогенетических исследований привел к внедрению эволюционной идеи и исторического метода в разные отрасли биологии; для развития же самой эволюционной теории как особой науки он принес гораздо меньше пользы, чем это казалось большинству ученых того времени. Тем не менее, именно приверженцами филогенетического направления были сформулированы важные закономерности эволюции. К их числу относятся: принцип адаптивной радиации В.О. Ковалевского, «биогенетический закон» Ч. Дарвина, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А.О. Ковалевского, закон адаптивных и инадаптивных путей эволюции В.О. Ковалевского, принцип неспециализированности предковых форм Э. Копэ, закон необратимости эволюции Л. Долло, принцип мультифункциональности и эволюции органов путем смены функций А. Дорна, принцип субституции органов Н. Клейненберга и некоторые другие обобщения.

Во-вторых, накоплением данных и изучением различных сторон органической целесообразности (проблема адаптации), основы решений которой с такой силой и так блестяще были заложены Ч. Дарвином. К.А. Тимирязев справедливо отметил, что слово приспособление (*Adaptation, Anpassung*) во второй половине XIX в. стало в биологии самым употребительным, а соответствующая проблема – самой насущной и острой. Ей были посвящены труды многих эволюционистов этого периода, в том числе работы А. Уоллеса и А. Вейсмана о маскирующих (покровительственных), предупреждающих (отпугивающих) и лжепредупреждающих (миметических) окрасках насекомых.

Выходит много ботанических и зоологических работ, посвященных тем или иным сторонам проблемы происхождения и эволюции различных приспособлений. Уже в 70-80-е годы начинаются эксперименты по выяснению способов адаптивных перестроек организмов в онтогенезе.

В 1883 г. А. Вейсман в своей речи во Фрейбургском университете впервые изложил теорию непрерывности зародышевой плазмы и высказался за невозможность унаследования приобретенных признаков. С этого момента начался многолетний спор сторонников объяснения эволюции с помощью признания прямого приспособления с защитниками учения об эволюции на основе отбора неопределенных изменений, апогей которого относится уже к нашему веку.

В-третьих, выдвижением различных ограничений и дополнений к теории Дарвина; формируются новые гипотезы эволюции, отвергающие дарвинизм. Вскоре вырисовываются контуры нескольких основных концепций эволюции.

Формирование различных течений в дарвинизме.

Вскоре после возникновения дарвинизма в нем начало формироваться несколько течений. Среди них можно выделить три основных. Прежде всего – это классический дарвинизм, то есть учение самого Дарвина и других биологов, разделявших представление о ведущей роли в эволюции естественного отбора на основе неопределенной изменчивости и борьбы за существование. Сторонники классического дарвинизма признавали гипотезу наследования приобретенных признаков в качестве подчиненного принципа.

Яркими представителями классического дарвинизма были А. Уоллес (до середины 80-х годов), Т. Гексли, К.А. Тимирязев, А.О. и В.О. Ковалевские, Л. Вюртенбергер, Ф. Мюллер, И.И. Мечников и другие.

Другим течением в дарвинизме, приобретшим, особенно в Германии, значительную популярность, было течение, которое представлял Э. Геккель. В качестве движущих сил эволюции оно на равных правах признавало естественный отбор и прямое приспособление на основе унаследования полезных изменений. Представители этого течения в дарвинизме, будучи выдающимися пропагандистами и защитниками учения Дарвина, в трактовке причин эволюции делали существенные отступления от концепции Ч. Дарвина. Можно сказать, что их толкование причин эволюции представляло собою некоторое эклектическое сочетание дарвинизма с ламаркизмом.

Третье течение в дарвинизме – неodarвинизм – возникло в середине 80-х, а окончательно сформировалось в начале 90-х годов. Его основателями были А. Вейсман и А. Уоллес. Неodarвинизм нередко характеризовался в литературе как одна из форм антидарвинизма. Эту точку зрения, иногда дающую знать о себе до сих пор, нельзя признать верной. Она проистекает из неправомерного отождествления некоторых ошибочных и отживших генетических и эмбриологических представлений Вейсмана с его позицией по вопросам учения об эволюции. Вейсман всегда признавал и защищал теорию естественного отбора. Борьбу же он вел не против дарвинизма, а против механоламаркизма и гипотезы наследования приобретаемых признаков. Поэтому эволюционные взгляды Вейсмана, как и неodarвинизм в целом неправильно относить к антидарвинизму, хотя теория неodarвинизма и не была лишена крупных недостатков.

А. Вейсман решительно выступал в защиту дарвинизма. В ответ на статью Г. Спенсера «Недостаточность естественного отбора», Вейсман опубликовал работу под полемическим названием «Всемогущество естественного отбора» (1893). В ней он обосновал тезис о необходимости и достаточности принципа отбора для объяснения эволюции живого. Ошибка Вейсмана состояла в том, что защищая теорию Дарвина, он перенес принцип отбора также и на внутриорганизменные структуры, пытаясь объяснить таким путем возникновение неопределенной изменчивости. Вейсман считал, что материал для действия естественного отбора появляется в результате борьбы зачатковых внутриклеточных элементов (гипотеза «зародышевого отбора»). Другим недостатком концепции Вейсмана следует считать полное отрицание им роли модификаций (ненаследственной изменчивости) в эволюции и принятие мозаичной концепции эволюции, согласно которой отбор имеет дело не с целыми

организмами, а только с его отдельными независимыми признаками. Точку зрения Вейсмана в своих поздних работах (90-е годы) поддержал Уоллес, которого также следует отнести к основателям неодамаркизма. Уоллес высоко оценивал роль Вейсмана в защите дарвинизма от критики и искажения неодамаркизмом. Вклад Вейсмана в развитие дарвинизма Уоллес даже считал (наряду с работами Гальтона) «самым важным приложением эволюционной теории со времени появления „Происхождения видов“»²⁸⁶. Н.А. Холодковский полагал, что в работах Вейсмана «дарвинизм – в смысле теории естественного подбора – достигает своего крайнего выражения»²⁸⁷. По мнению Ю.А. Филипченко, «главной заслугой Вейсмана является опровержение того наивного ламаркизма, который был до него общераспространенным убеждением, то есть веры в наследуемость приобретенных свойств»²⁸⁸.

Таким образом, если на одном полюсе дарвинизма стоял А. Вейсман, то на другом находились такие ученые, как Э. Геккель, которые приравнивали естественный отбор по его значению, для эволюции к принципу наследования приобретаемых признаков. Тем самым он близко подошел к механоламаркизму, который хотя и не отбрасывал полностью принцип отбора, но считал его второстепенным.

К основным течениям дарвинизма примыкают те гипотезы, в которых признавались дарвиновские факторы и законы эволюции, но к которым добавлялись односторонние идеи, призванные будто бы объяснить трудные эволюционные проблемы.

Одну из попыток «дополнить» теорию Дарвина предпринял Л. Додерлейн, выдвинувший в конце 80-х годов так называемую «инерциальную» гипотезу эволюции. Согласно представлениям Додерлейна, первоначальное эволюционное развитие совершалось под действием естественного отбора. Однако на определенной стадии адаптациогенез прекращается, а структуры и органы продолжают эволюировать, выходя за пределы адаптивной нормы. Фактором, определяющим такое неадаптивное переразвитие (гиперморфоз), выступает некоторая «инерциальная сила», сущность которой непознаваема. Инерциальная фаза, по мнению Додерлейна, продолжается вплоть до вымирания вида. Примеры такой неадаптивной эволюции он видел в эволюции вымершего гигантского ирландского торфяного оленя и саблезубого тигра.

Оценивая эту теорию, следует сказать, что вымирание вследствие переразвития представляет собой сложный процесс, важнейшую роль в котором играет естественный отбор, действующий совместно и в соответствии с другими факторами (степень изоляции, колебания численности, генетико-популяционные процессы и т. д.). Кажущаяся «инерционность» в эволюции отдельных органов и структур есть на самом деле одно из следствий действия естественного отбора на целостный организм, проявляющегося в изменениях его различных элементов.

В 1868 г. М. Вагнером была выдвинута миграционная гипотеза эволюции. Она рассматривалась автором как дополнение к теории естественного отбора, которое должно было помочь преодолеть трудности, связанные с нивелирующим эффектом скрещивания. Эти трудности заключались в том, что без откочевки мутантных особей, обеспечивающей их изоляцию от скрещиваний с особями исходного типа, невозможно представить себе не только накапливающую работу отбора, но даже и простое сохранение возникших мутантных форм. Первое время Вагнер считал, что «закон миграции» столь же важен, как и дарвиновские факторы, и все они действуют в теснейшей связи и взаимодействии друг с другом. Затем «закон миграции» он уже противопоставил естественному отбору. Гипотеза М. Вагнера имела известное значение, однако ее односторонность и Преувеличение роли миграции в эволюции несомненны.

286 А. Уоллес. Дарвинизм. СПб., 1911, стр. 505.

287 Н.А. Холодковский. Биологические очерки. Пг., 1923, стр. 21.

288 Ю.А. Филипченко. Эволюционная идея в биологии. М., 1926, стр. 173–174.

Еще одним примером односторонней теории может служить гипотеза «физиологического отбора», предложенная в 1881 г. Дж. Роменсом, в которой была преувеличена роль нескрещиваемости форм, то есть фактор половой изоляции. С середины 80-х годов Дж. Гулик начал свои исследования микрогеографической изоляции, как фактора расообразования у наземных моллюсков рода *Achatinella* на Гавайских островах. Миграция этих улиток в сочетании с изолирующим действием открытых (безлесных) пространств приводили к тому, что потомство отдельных (или немногих) экземпляров размножалось в отдельной лесистой долине и образовывало специфическую расу. Хотя Гулик и считал, что в этом процессе естественный отбор играет второстепенную роль, а ведущее значение, имеет сама по себе изоляция форм, тем не менее, объективное значение его исследований состояло в подтверждении дарвиновских представлений о дивергентном характере эволюции на основе отбора микропопуляций к своеобразным условиям отдельных местообитаний.

Неоламаркизм и его разновидности.

С дарвинизмом конкурировали различные концепции неоламаркизма, имевшие значительное количество сторонников.

По многим самым коренным вопросам эволюционной теории положения дарвинизма и неоламаркизма прямо противоположны. Например, наименьшей единицей (носителем) эволюционного процесса в дарвинизме считается местная популяция, способная быть полем деятельности естественного отбора, а в ламаркизме – каждая отдельная особь. Дарвинизм различает изменчивость и процесс эволюции, а ламаркизм отождествляет их. Движущей силой эволюции, согласно дарвинизму, является противоречивое взаимодействие многих тенденций, реализуемое в процессе отбора, а согласно ламаркизму – направленное действие факторов среды (эктогенез) или внутренних факторов (автогенез), непосредственно приводящее к приспособлению. Дарвинизм установил неравномерность темпов эволюции, а ламаркизм утверждал, что эволюционный процесс прямо пропорционален времени. Противоположны позиции дарвинизма и ламаркизма также и по ряду других вопросов, например, об основных направлениях и путях эволюции и т. д.

Неоламаркизм, в отличие от дарвинизма, – направление сборное; он включал самые различные течения: 1) *механоламаркизм*, сводивший весь процесс эволюционного развития к прямому приспособлению и наследованию приобретенных признаков; 2) *ортоламаркизм*, односторонне использовавший факт направленности эволюционного процесса для утверждения будто он всегда прямолинеен и изначально запрограммирован (то есть предопределен). Ортоламаркизм признавал движущей силой эволюции какие-то неизвестные «филетические законы роста» (Т. Эймер), или же «закон внутреннего стремления к прогрессу» (А. Годри), то есть автогенетические и телеологические принципы; 3) *психоламаркизм*, выдвигавший в качестве ведущей или даже единственной причины эволюции активность или разумность поведения животных, психику, память или даже чисто мистические факторы вроде «клеточной души» или «жизненного порыва» (Р. Земон, А. Паули, Г. Дриш, Д. Иксшоль и др.).

Механоламаркизм был основан несколькими учеными, однако его главным зачинателем принято считать Г. Спенсера. В 1864 г. Спенсер опубликовал работу «Основания биологии», в которой он трактовал эволюционный процесс как приспособительные изменения организмов, идущие под влиянием как прямого уравнивания организма со средой («прямое приспособление»), так и косвенного – через естественный отбор, или, по очень удачному выражению автора, «переживание наиболее приспособленного». Эти два типа уравнивания в концепции Спенсера неравноценны. Главным типом он считал прямое приспособление к изменяющимся факторам внешней среды. Никакой творческой роли отбор в эволюции, по мнению Спенсера, не играет. Позднее он выразил свое понимание сущности эволюционного процесса в статье «Недостаточность естественного отбора» (1893), а также в

работе «Факторы органической эволюции» (1896). Не рассматривая других сторон эволюционных воззрений Спенсера (принципы дифференциации и интеграции и т. д.), отметим, что его доктрина о двух способах «уравновешивания» на первый взгляд кажется довольно близкой взглядам на причины эволюции не только Э. Геккеля, но даже самого Ч. Дарвина, особенно высказанным им в 70-е годы. На самом же деле это совсем не так, поскольку Спенсер отвергал ведущую роль естественного отбора и в сущности сводил процесс эволюции к все нарастающему значению прямого приспособления.

Основателем неоламаркизма в целом был американский палеонтолог Э. Коп. В одной из своих основных работ «Первичные факторы органической эволюции» (1896) он рассматривал эволюционный процесс как результат действия трех групп факторов: физиогенеза (прямого приспособления), кинетогенеза (приспособления путем упражнения или неупражнения органов) и батмогенеза (влияния особой филогенетической «силы роста» или «батмизма»). Движущим началом прогрессивной эволюции, по Копу, выступает «батмическая» сила, которая в конкретных эволюционных ситуациях оформляется кинетогенетически (преимущественно у животных) или физиогенетически (более характерно для растений).

Многопричинность эволюции в концепции Копы лишь кажущаяся; фактически ее основой является фактор нематериальной природы – «видовой батмизм». Естественный отбор в концепции Копы вовсе не является фактором эволюции. Он не видит в нем причину «возникновения наиболее приспособленного». Отбор только элиминирует нежизнеспособные вариации и проявляется преимущественно в процессах вымирания.

Примером другой попытки модернизации идей Ламарка могут служить взгляды К. Негели, разрабатывавшиеся им на протяжении 1865–1884 гг. Не отрицая существования естественного отбора («принципа полезности»), Негели в ранних работах ограничивал сферу его действия только физиологическими признаками. Морфологические же признаки, составляющие основу организации, эволюируют, по его мнению, на основе внутреннего «принципа совершенствования». Основываясь на этом, Негели впервые разграничил понятия об «организационных» и «приспособительных» признаках, но он слишком сильно противопоставил эти понятия и, в конце концов, полностью оторвал их друг от друга. Выдвинув идею о двойственной природе законов эволюции, Негели по существу повторил одно из положений Ламарка. В поздней работе «Механико-физиологическая теория эволюции» (1884) дарвиновским принципам Негели отводит уже третьестепенное место, объясняя ими лишь причины вымирания. Эволюцию приспособительных признаков, которые приурочивались им к трофоплазме (то есть к коме), он стал объяснять теперь не отбором, а врожденной способностью организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия. Так возникает система ненаследственных приспособительных признаков, названных Негели модификациями. Эволюцию же организационных признаков, связанных с идиоплазмой (зародышевая плазма, или наследственная основа), он по-прежнему продолжал объяснять действием закона «стремления к совершенствованию». Если в ранних работах основу действия этого закона Негели считал неизвестной, то теперь, отвечая на обвинения в мистицизме, он стал сближать его с механизмом действия «физического закона инерции».

Необходимо отметить, что попытки модернизации теории Ламарка, предпринятые Копом и Негели, не привели к преодолению основных недостатков ламаркизма: они по-прежнему основывались на принятии телеологической идеи о внутреннем стремлении к совершенству, на отрыве «приспособительных» изменений от «организационных», на сведении эволюционного процесса к наследственной изменчивости отдельных организмов.

В последней трети XIX в. были предприняты попытки экспериментально проверить возможность эволюции путем прямого приспособления на основе наследования приобретенных признаков. Многие биологи получили данные, как будто свидетельствующие в пользу принципа наследования. Например, воспитывая куколок бабочки-крапивницы (*Araschnia levana* и *A. prorsa*) при различной температуре, Г. Дорфмейстер (1864) получал различные окраски бабочек, встречающиеся в природе, и на

этом основании делал механоламаркистские выводы. Появились работы В.И. Шманкевича (1875) и К. Земпера (1880), содержавшие экспериментальные данные, которые, по мнению их авторов, говорили в пользу унаследования видовых признаков. У рачка *Artemia salina* при перемещении в более соленую воду изменилась форма хвостового членика, и число щетинок на хвосте так, что он приобрел сходство с видом *A. muhlhausenii*, живущего в более, соленой воде; при развитии же в пресной воде *A. salina* приобрела даже сходство с видом другого рода – *Branchipus stagnalis* (различия в размерах тела, в форме усиков и задних сегментов). Проверка, этих опытов, проведенная Н.С. Гаевской, поколебала выводы Шманкевича.

Множество интересных данных по морфогенной роли факторов среды было получено экспериментальной морфологией растений, основы которой были заложены работами профессора Казанского университета Н.Ф. Леваковского (1871). Во Франции сложилась сильная школа ботаников, возглавлявшаяся Г. Боннье (Костантен, Лотелье, Массар). Широкую известность получили опыты Боннье (1895) с переносом десятков видов растений с равнин в альпийские условия. На высоте 2800 м. некоторые виды сильно модифицировались, приобретая признаки, характерные для горных видов.

Так, обыкновенный можжевельник (*Juniperus communis* L.) внешне изменился в сторону горного карликового вида (*J. nana* Wild.), а хлопושка (*Silene inflata* Sm.) из окрестностей Парижа – в сторону горного вида (*S. alpina* Thomas). Положительной стороной подобных опытов было то, что они открывали возможность широкого воздействия на организм в период его индивидуального развития, но убедительного доказательства наличия прямого приспособления наследственного характера они дать не могли.

В этом же направлении велись работы по получению форм, стойких к ядам, к высоким температурам, к сухости воздуха и т. п. Для этого их воспитывали в соответствующих средах.

В 1871 г. Ф. Гальтон поставил опыты с переливанием крови от черных кроликов к белым и наоборот. Результаты опытов показали, что переливание крови не сказывается на наследственности; Гальтон сделал вывод об отсутствии наследования приобретенных свойств.

Надо сказать, что среди механоламаркистов было много ученых, не противопоставлявших идею прямого приспособления принципу отбора. Так, ботаник Р. Веттштейн объяснял происхождение сезонного диморфизма у растений то отбором рас, то прямым приспособлением. Приверженцы же другой ветви механоламаркизма активно боролись с дарвинизмом, противопоставляя прямое приспособление естественному отбору в качестве альтернативы.

Телеологические концепции эволюции.

Значительное распространение получили телеологические концепции эволюции. Одни из них входили в состав ортоламаркизма, другие занимали самостоятельное положение. Лидером телеологического направления в эволюционизме этого периода следует считать К. Бэра, который 70-е годы выступил с рядом работ, направленных против дарвинизма. В отличие от А. Келликера, К. Негели, С. Майварта и других биологов, развивавших телеологические принципы эволюции преимущественно на эмпирической основе, Бэр пытался дать им логическое обоснование. Бэр рассматривал «вселенную, и особенно органический мир, как результат развития, стремящегося к высшей цели, и руководимого разумом»²⁸⁹. Вводя понятие о «целестремительности» (*Zielstrebigkeit*) эволюции, Бэр хотя и подчеркнул, что она «обусловлена материей и ее силами», но тут же добавил, что «общая закономерность в мире исходит от единого духовного начала»²⁹⁰. Целестремительность, по

289 K. Baer: Zum Streit über den Darwinismus. 1873. St-Petersb., Z. N. 119.

290 K. Baer: Reden... und kleinere Aufsätze, Bd. 2. St-Petersb., 1876, S. 240.

Бэру, является универсальным законом, действующим как в эмбриогенезе, так и в филогенезе и вызывающим весь процесс усложнения организмов и увеличения гармоничности живого. Впрочем, нельзя сказать, чтобы взгляды Бэра на эволюцию, изложенные в этих работах, отличались последовательностью. С одной стороны, Бэр признавал доказанной эволюцию только видов и родов, то есть оставался на позициях ограниченного эволюционизма, с другой – развивал идею о всеобщности развития.

Ближих к Бэру взглядов придерживался немецкий философ-идеалист Э. Гартман в книге «Истина и заблуждение в дарвинизме» (1874), специально посвященной «опровержению» дарвинизма.

Примером антидарвиновского телеологического эволюционизма клерикального толка могут служить взгляды ученика и сотрудника К. Бэра Н.Я. Данилевского, согласно которым существуют «интеллектуального характера причины, произведшие и устроившие органический, да и весь мир»²⁹¹. По воле творца развитие идет по плану, «имеющему в виду достижение определенной цели»²⁹². Закономерный характер развития основан на предустановленных и предопределенных свыше планах²⁹³. Естественно, что дарвинизм с его последовательно материалистическим содержанием, с его глубоко диалектическим пониманием случайности, вскрытой в естественном отборе, Данилевский отвергал полностью. В блестящей полемической статье «Опровергнут ли дарвинизм» (1887) К.А. Тимирязев показал полную несостоятельность как критики дарвинизма Данилевским, так и его собственных воззрений на причины эволюции.

Примером финализма могут служить взгляды немецкого биолога А. Виганда, изложенные им в 1874 г. Виганд утверждал, что эволюционный процесс шел только в прошлом, но ныне уже прекратился, так как иссякла «образовательная сила». Он считал, что запас этой «силы» в начале эволюции был максимальным и что эволюция является растратой этого запаса. В итоге он пришел к выводу, что эволюционная теория столь же справедлива, как и противоположная ей теория постоянства форм, но только первая освещает прошлое, а вторая настоящее живой природы.

Предтечи мутационной теории эволюции.

Во втором периоде развития эволюционной теории зародился и начал распространяться неокатастрофизм – мутационизм. Это течение также сложно по своей структуре. Оно включало такие концепции, как упоминавшаяся гипотеза «гетерогенного размножения» (А. Келликер), представления С. Майварта о скачкообразном видообразовании, В. Ваагена о больших геологических мутациях, С.И. Коржинского о гетерогенезисе, а также идея геолога Э. Зюоса о «перечеканке живых существ», то есть гигантских превращениях форм на протяжении коротких периодов. Общим для неокатастрофизма, как и для большинства неоламаркистских течений, было отрицательное отношение к теории эволюции путем естественного отбора.

Палеонтологи и геологи, защищавшие гипотезу эволюции путем больших скачков, считали, что, неполнота геологической летописи и редкость переходных форм – прямое свидетельство наличия пароксизмов, которые возникают в геологически переломные эпохи и порождают новые формы. Биологи других специальностей склонялись к мутационной гипотезе по разным причинам: одни из-за трудностей при объяснении происхождения новых органов, другие из-за трудностей при объяснении причин эволюции неадаптивных

291 Н.Я. Данилевский. Дарвинизм, т. 1, 1885, стр. 528.

292 Там же, стр. 526.

293 Там же, стр. 281.

признаков, по которым подчас различаются те или иные таксоны и т. п. В качестве примера рассмотрим концепции С. Майварта и С.И. Коржинского.

Вслед за Келликером, Майварт в работе «О возникновении видов» (1871) утверждал, что наличие разрывов в признаках между ныне живущими и вымершими формами свидетельствует не в пользу эволюции путем постепенного накопления мелких изменений, а за внезапный, резко скачкообразный характер. Согласно Майварту, отбору недоступны начальные стадии образования новых признаков и органов, так как в эти моменты они еще не имеют адаптивного значения. Кроме того, если изменчивость происходит во всех направлениях, то отбор не может что-либо накопить, так как каждый следующий его шаг будет нейтрализовать предыдущий. Поэтому Майварт принимал автогенетическую и телеологическую доктрину причин эволюции, названную им «принципом совершенствования». Хотя взгляды Майварта и были подвергнуты обстоятельной критике еще Дарвином, мутационная гипотеза эволюции оказалась очень живучей.

В самом конце века появилась получившая широкую известность работа С.И. Коржинского «Гетерогенезис и эволюция» (1899). По его мнению, эволюция совершается путем гетерогенезиса, то есть скачкообразного возникновения новой видовой формы, уже в достаточной мере приспособленной к окружающей среде. Естественный отбор здесь излишен, более того, он является началом, «враждебным эволюции». Причины гетерогенеза коренятся во внутренних особенностях организмов. Внешняя же среда только вызывает реализацию этих предопределенных особенностей. Движущей силой эволюции является борьба наследственности и изменчивости. Энергия изменчивости, накапливавшаяся веками, внезапно освобождается, давая начало новой гетерогенной расе.

В конце XIX в. идеи неокатастрофизма – мутационизма еще не получили того интенсивного развития, которое они испытали в самом начале XX в., после работ Г. де Фриза.

Особенности развития эволюционной теории в России.

Эволюционная теория в форме учения Дарвина получила широкое распространение в России и победила еще в течение 60-х годов. Выступая на 7-м съезде русских естествоиспытателей и врачей 1883 г., А.О. Ковалевыми говорил, что дарвинизм был принят в России так быстро и без особой борьбы потому, что не встретил «твердо установившихся старых традиций», как это имело место в естествознании Западной Европы, а также из-за того, что его появление совпало с «пробуждением общества» после Крымской войны и приветствовалось ее прогрессивными слоями, то есть революционными демократами – «шестидесятниками».

Характеризуя развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов, К.А. Тимирязев писал, что такие ученые, как Менделеев, Бутлеров, Ценковский, Ковалевский, Мечников, Сеченов, Столетов, Бабухин и другие в каких-нибудь 10–15 лет выдвинули русскую науку в общеевропейскую семью, вошли в нее «уже не в качестве учеников, а полноправными деятелями, а порою и намечающими путь руководителями»²⁹⁴. В начале XX в. И.И. Мечников подчеркивал, что руководящей мыслью большей части биологических работ, произведенных в России в течение истекшего полустолетия, было учение Дарвина.

Надо сказать, что сам К.А. Тимирязев был не только наиболее последовательным пропагандистом и защитником дарвинизма в России, но и его теоретиком, сумевшим уточнить определения многих важных понятий теории Дарвина и этим самым в ряде пунктов углубить ее. Позднее выдающуюся роль в распространении, защите и в уточнении отдельных проблем дарвинизма сыграли такие биологи, как М.А. Мензбир, Н.А. Холодковский, В.М. Шимкевич. С позиций дарвинизма выступали многие биологи России (Н.А. Северцов, С.А. Усов, М.Н. Богданов, В.В. Заленский, В.А. Вагнер, Г. Зейдлиц, Д.Н. Анучин и др.), а также

294 К.А. Тимирязев. Соч., т. 8, стр. 166.

многие палеонтологи (А.П. Павлов, М.В. Павлова, С.Н. Никитин, В.П. Амалицкий и др.). Русские биологи стремились разработать еще неясные вопросы, дополнить и углубить важные разделы дарвинизма. Особенно много усилий было сделано в области учения о борьбе за существование. Впервые были предложены рациональные классификации форм борьбы за существование и отмечено различие между конкуренцией (соревнованием) и прямой борьбой, обсуждена роль перенаселения в эволюции (Тимирязевым, Бекетовым, Мечниковым), разработано представление о взаимопомощи как факторе эволюции (неосновательно противопоставленное в работах К.Ф. Кесслера и П.А. Кропоткина учению о борьбе за существование).

Конечно, как и в других странах, в России было немало и антидарвиновских выступлений. Антидарвинисты в России выступали с клерикальных, виталистических, телеологических позиций, а также с позиций механоламаркизма и мутационизма. Тем не менее, влияние идей дарвинизма на умы русских биологов значительно превосходило суммарное влияние всех других концепций эволюции. И в этом заключается едва ли не самая главная особенность развития эволюционной теории в России. Если в 60-е годы расцвет дарвинизма в России прежде всего объяснялся социальными процессами и общими идейными сдвигами, то в последующие десятилетия – деятельностью плеяды великих дарвинистов и, в особенности, воздействием работ К.А. Тимирязева.

Гипотеза «органического», или «совпадающего», отбора.

В 1896–1897 гг. зоопсихологи Дж. Болдуин, Ллойд Морган и палеозоолог Г. Осборн независимо друг от друга впервые сформулировали представление о механизме фиксации «не наследственных изменений» (т. е. адаптивных модификаций или онтогенетических и функциональных адаптаций).

Ход рассуждений авторов обсуждаемой гипотезы был следующим. Если какая-нибудь реакция поведения или же морфологическая особенность, возникшие в порядке онтогенетической или функциональной адаптации, оказывается полезной, ее берет «под охрану» естественный отбор. Если эта полезность реакции или признака сохраняется длительное время, то становится очень вероятным появление наследственных изменений, совпадающих по своему проявлению с такими реакциями или признаками, то есть появляются мутации, которые впоследствии получили наименование «генокопий» той или иной адаптивной модификации. Далее, генотипы, способные производить фиксированные формы, постепенно замещают в популяции генотипы, обладающие лабильной, обратимой формой этого же приспособления. Наконец, наступает момент, когда обратимая (модификационная) форма проявления адаптации полностью заменяется фиксированной формой, то есть происходит как бы процесс наследования приобретенного признака. Однако ламаркистской здесь является только видимость процесса, а его сущность состоит в появлении «совпадающих» мутаций и в селективном вытеснении из популяции форм, адаптации которых основаны на адаптивных модификациях.

В прошлом веке эти гипотезы не имели успеха, так как казались какими-то промежуточными теориями между дарвинизмом и ламаркизмом. На самом же деле гипотезы органического, или совпадающего, отбора были попытками решить проблему с дарвинистских позиций. Идеи Болдуина, Ллойд Моргана и Осборна были впоследствии развиты И.И. Шмальгаузен и другими биологами в теории стабилизирующего отбора.

Первые экспериментальные доказательства эффективности естественного отбора.

Развитие эволюционной теории в первую очередь зависело от степени изученности главных законов эволюции, то есть ее движущих сил. Но случилось так, что после победы

эволюционизма в течение почти 40 лет, то есть до конца XIX в. движущие силы эволюции по существу не исследовались глубже, чем это сделал Дарвин. Как сторонники, так и противники дарвинизма много спорили о значении борьбы за существование и естественного отбора, принимали или отвергали эти принципы для объяснения тех или иных приспособлений, но сами эти принципы не исследовали. Наука того времени еще не располагала прямыми данными как о существовании самого механизма естественного отбора в природе, так и о тех исключительных функциях, которые приписывались ему дарвинистами. Накапливались только косвенные доводы в пользу существования отбора в природе. Первые эксперименты по исследованию механизма действия естественного отбора были проведены лишь в самом конце XIX в.

Следует особо остановиться на исследованиях сильной традицией школы английских зоологов-дарвинистов, которая, начиная с работ Г. Бэтса, А. Уоллеса и Е. Паультона, в течение целого века настойчиво исследует эволюцию окрасок животных под воздействием естественного отбора. Е. Паультон и Сандерс еще в 1898 г. сообщили о первых опытах с моделированием естественного отбора на бабочке крапивнице (*Vanessa urticae*). Несколько сот ее куколок было положено на кору, изгородь, стены и листья крапивы. Регистрация их истребления птицами показала, что крапива действительно служит лучшим, наиболее защищающим фоном. Так была подтверждена возможность селекционного происхождения покровительственной окраски.

В этом же 1898 г. В. Уэлдон опубликовал результаты многолетнего исследования популяции крабов (*Carcinus maenas*) из бухты Плимута в Англии. Было замечено, что после постройки мола ширина головогруды этих крабов достоверно уменьшилась. Автор показал, что это изменение явилось следствием избирательной гибели крабов из-за загрязнения жаберной полости илом, поднимаемым со дна винтами пароходов и застаивающимся в огражденной бухте. Далее в специальном аквариуме им был поставлен опыт, в котором 248 отловленных крабов жили в условиях постоянно взмученного ила. Оказалось, что у 154 погибших экземпляров жаберные полости были забиты илом. Биометрические измерения показали, что у выживших относительная ширина головогруды была меньше, чем у погибших, то есть изменение этого признака в опыте моделировало процесс, обнаруженный в природе.

В 1898 г. после сильной снежной бури на севере США Г. Бэмпес нашел 136 окоченевших воробьев, из которых 72 ожили, а 64 погибло. Отвечая на вопрос, является ли буря агентом отбора, Бэмпес установил, что погибшие птицы в среднем были длиннее и тяжелее выживших (при сравнении одновозрастных). Уцелевшие имели более длинную грудину. Таким образом, выжили в общем более мелкие экземпляры с относительно мощной грудной мышцей, то есть с лучшими полетными данными и с лучшей защитой внутренних органов.

* * *

Подведем некоторые самые общие итоги развития эволюционной теории в течение 40-летнего периода после выхода «Происхождения видов».

Во-первых, была низвергнута веками господствовавшая в биологии доктрина неизменяемости видов. Этим самым был разрушен миф о сотворении органических форм и идеологии креационизма был нанесен непоправимый удар. Со второй половины 60-х годов эволюционная идея уже безраздельно господствует в биологии, а рецидивы креационизма становятся редким явлением и уже не рассматриваются в рамках науки.

Во-вторых, эволюционная идея воплощается в форму исторического метода исследования в биологии, проникает в важнейшие ее отрасли и буквально революционизирует их. В короткие сроки, примерно в течение двух-трех десятилетий на основе эволюционной идеи и исторического метода в недрах уже сложившихся наук

возникают по существу новые отрасли биологии – филогенетическая систематика, эволюционная морфология и филогенетическая сравнительная анатомия, эволюционная эмбриология, эволюционная биогеография, эволюционная палеонтология. Идея развития из общей научной абстракции становится отправным пунктом множества конкретных исследований, превратившись в новый могучий руководящий метод научной работы биологов.

В-третьих, учение Дарвина, непосредственно стимулировало формирование таких новых отраслей биологии, как экология и биоценология, а также усиленный научный поиск в исследованиях явлений изменчивости и наследственности. В результате еще до возникновения генетики как самостоятельной науки, – это привело к созданию таких новых методик, как биометрический анализ, к большому оживлению экспериментальных работ по гибридизации, по изучению закономерностей наследования и изменчивости признаков, а также к формированию множества гипотез, в которых сущность наследственности связывалась с разными материальными образованиями в клетке, в частности с хромосомным аппаратом. В XIX в. эти работы еще рассматривались в качестве раздела эволюционного учения, но уже созрели все предпосылки для выделения генетики в особую науку.

Таким образом, в течение рассматриваемой эпохи коренным образом изменилась вся структура биологии, усилились процессы ее дифференциации и выделения новых отраслей. Сложился новый комплекс биологических наук, порожденный и возглавляемый эволюционной теорией. Именно она теперь становится главной интегрирующей силой в биологии. Глубоко преобразовались старые отрасли биологии; из недр самой эволюционной теории выросли науки, изучающие отдельные факторы эволюции. В результате коренных преобразований взаимосвязь эволюционной теории с различными отраслями биологии не только усилилась, но и усложнилась, а предмет эволюционной теории постепенно изменялся. Правда, в XIX в. изучение таких факторов эволюции, как изменчивость, наследственность, динамика численности, миграции, изоляция, онтогенетические и функциональные адаптации и т. п., еще целиком входило в состав эволюционной теории.

В-четвертых, одним из центральных научных событий этого периода, которое по своему значению далеко вышло за пределы не только эволюционной теории, но и биологии в целом, было распространение дарвинизма, происходившее в напряженной борьбе между дарвинизмом и антидарвинизмом. В процессе этой дискуссии накапливались новые данные, свидетельствовавшие о том, что такие решающие биологические проблемы как органическая целесообразность, единство прерывистости и непрерывности в структуре живой природы, неполнота геологической летописи, происхождение видов и более крупных таксонов, необратимость эволюции и повышение организаций могут быть научно решены только с позиций дарвинизма.

В-пятых, развитие эволюционной теории на основе дарвинизма позволило создать методы не только для восстановления процесса эволюции, как он осуществлялся в прошлом и обнаружения родственных связей между современными формами животных и растений (изучение филогенеза), но и для генетико-селекционных работ, а также для исследования процессов эволюции, совершающихся каждодневно (то, что в современной биологии получило название процессов микроэволюции).

В-шестых, развитие эволюционной теории на основе дарвинизма играло огромную, часто решающую роль в распространении и укреплении не только стихийного естественнонаучного материализма, но и сознательного воинствующего материализма с сильными элементами диалектики. Дарвинизм позволял не просто отвергнуть телеологию (как это делали представители механистического материализма), а создать новую, – «рациональную» телеологию. Представление об относительности органической целесообразности, основанное на изучении функции естественного отбора, позволило не только понять причины достигнутого уровня совершенства адаптаций, но и причины существования несовершенного. Дарвинизм позволял отбросить основанную на идее подвижного равновесия грубо механистическую теорию эволюции путем прямого

приспособления и правильно оценить значение функциональных приспособлений, то есть так называемых ненаследственных изменений.

Вместе с тем нельзя забывать, что борьба вокруг проблем эволюционной теории во второй половине XIX в. в сущности только начиналась. Дальнейшее развитие эволюционной теории было бы невозможно без фундаментальной разработки закономерностей, присущих тем отдельным факторам эволюции, которые изучались только зарождающимися в те времена экологией и биоценологией, не говоря уже о генетике и популяционной биологии – детищах 20-х годов.

В конце XIX в. биология обладала еще очень скудными знаниями о структуре вида, его географических, экологических и генетических подразделениях, о внутривидовых отношениях и видообразовании, о закономерностях прогрессивной эволюции. Существенное развитие знаний в этих областях произошло уже в XX в. и при том только после довольно сложных и противоречивых процессов, которыми характеризовалось развитие эволюционной теории в первые десятилетия XX в.

Литература

Работы по общим вопросам.

1. *Сочинения классиков марксизма.*
Маркс К. К критике политической экономии. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 13.
Маркс К. Капитал, т. 1, кн. 1. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 23.
Энгельс Ф. Развитие социализма от утопии к науке. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 19.
Энгельс Ф. Анти-Дюринг. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 20.
Энгельс Ф. Диалектика природы, – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 20.
Энгельс Ф. Людвиг Фейербах и конец классической немецкой философии. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 21.
Энгельс Ф. Происхождение семьи, частной собственности и государства. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 21.
Письма К. Маркса и Ф. Энгельса. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 27–35.
Ленин В.И. Материализм и эмпириокритицизм. – Полн. собр. соч., т. 18.
Ленин В.И. О значении воинствующего материализма. – Полн. собр. соч., т. 45.
Ленин В.И. Философские тетради. М., Политиздат, 1969.
2. *Общая история и история философии.*
Бернал Дж. Наука в истории общества. М., ИЛ, 1956.
История философии, т. 1–3. М., Политиздат, 1940–1943.
История философии, т. 1–6. М., Изд-во АН СССР, 1957–1965.
Кедров Б.М. Предмет и взаимосвязь естественных наук. 2-е изд. М., «Наука», 1967.
Краткая всемирная история, кн. 1–2. М., «Наука», 1966.
Тимирязев К.А. Насущные задачи современного естествознания. – Соч., т. 5. М., Сельхозгиз, 1938.
Тимирязев К.А. Наука и демократия, – Соч., т. 9. М., Сельхозгиз, 1939.
Naturphilosophie. Von der Spekulation zur Wissenschaft. Berlin, Akademie – Verlag, 1969.
3. *Общие вопросы биологии.*
Дарвин Ч. Соч., т. 1–9. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1935–1959.
Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера (Автобиография). Дневник

работы и жизни. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Тимирязев К.А. Исторический метод в биологии. – Соч., т. 6. М., Сельхозгиз, 1939.

Тимирязев К.А. Чарлз Дарвин и его учение. – Соч., т. 7. М., Сельхозгиз, 1939.

4. Сочинения по истории биологии и естествознания (охватывающие историю биологии).

[Баллауф Т.] Ballauff Th. Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. 1. Vom Alterum bis zur Romantik. Freiburg – München, Verlag Karl Alber, 1954.

[Бартельмес А.] Barthelmess A. Vererbungswissenschaft. Problemgeschichte der Wissenschaft in Dokumenten und Darstellungen. Freiburg – München, Verlag Karl Alber, 1952.

Глязер Г. Исследователи человеческого тела от Гиппократов до Павлова. М., Медгиз, 1956.

Даннеман Ф. История естествознания. Естественные науки, в их развитии и взаимодействии, т. 1–3. М., ОНТИ, 1932–1938.

[Зингер Ч.] Singer Ch. A history of biology to about the year 1900. London – N.Y., 1959.

История естествознания в России, т. 1, 3. М., Изд-во АН СССР, 1957, 1962.

Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии, т. 1–2, изд. 2. М., Учпедгиз, 1960.

[Мебиус М.] Möbius M. Geschichte der Botanik von den ersten Anfängen bis zur Gegenwart, Jena, 1937.

Мечников И.И. О дарвинизме. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1943.

[Норденшельд Э.] Nordenskiöld. E. Die Geschichte der Biologie, Wiesbaden, M. Sändig, 1967.

Павлов И.П. Очерки по истории зоологии. М., Учпедгиз, 1941.

[Радль Е.] Radl E. Geschichte der biologischen Theorien, т. 1–2, Leipzig, Engelmann, 1905–1909.

[Ростан Ж.] Rostand J. Esquisse d'une histoire de la biologie. Paris, Gallimard, 1964.

[Сакс Ю.] Sachs J. Geschichte der Botanik von XVI. Jahrhundert bis 1860. München, 1875.

Серебряков К. К. Очерки по истории ботаники, ч. 1. М., Учпедгиз, 1941.

Таннери П. Исторический очерк развития естествознания в Европе (с 1300 по 1900 г.). М.-Л., Гос. техн. – теорет. изд-во, 1934.

[Тейлор Г.] Taylor G.R. The science of life. A picture history of biology. London, 1963.

Тимирязев К.А. Биографические очерки и воспоминания. – Соч., т. 8. М., Сельхозгиз, 1939.

Тимирязев К.А. Очерки и статьи по истории науки, – Соч., т. 8. М., Сельхозгиз, 1939.

Холодковский Н.А. Биологические очерки, М.-Л., Госиздат, 1923.

К главе 1.

Исторические исследования и обзоры.

Боголюбовский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М., «Сов. наука» 1959.

Вавилов Н.И. Проблема происхождения земледелия в свете современных исследований. – Избранные труды, т. 5. М., «Колос», 1965.

Вавилов Н.И. Советская наука и изучение проблемы происхождения домашних животных. – Избранные труды, т. 5. М., «Колос», 1985.

Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. – Избранные труды, т. 5. М., «Колос», 1965.

Жуковский П. М. Происхождение культурных растений. М., «Знание», 1957.

Кисловский Д.А. Из истории животноводства и зоотехнической науки. (Статьи). –

Избранные сочинения. М., «Колос», 1965.

Цалкин В.И. Материалы для истории скотоводства и охоты древней Руси. М., Изд-во АН СССР. 1956.

К главе 2.

Первоисточники.

Аристотель. О возникновении животных. М., Изд-во АН СССР, 1940.

Аристотель. О душе. М., Соцэкгиз, 1937.

Аристотель. О частях животных. М., Биомедгиз, 1937.

Aristoteles graece ex recensione Immanuelis Bekkeri. Berolini, Academia regia Borussica, 1831.

[Гален К.] *Galen CI. Oeuvres anatomiques, physiologiques et médicales*, v. 1–2. Paris, 1854–1856.

Гиппократ. Избранные книги. М., Биомедгиз, 1936.

Гиппократ. Соч., т. 2–3. М., Медгиз, 1941, – 1944.

[Диле Г.] *Diels H. Die Fràgmente der Vorsokratiker*. 2-te Aufl. Berlin, 1964.

Катон, Варрон, Колумелла, Плиний. О сельском хозяйстве. М.-Л., Сельхозгиз, 1937.

[Литтпе Е.] *Littre E. Oeuvres complètes d'Hippocrate. Traduction nouvelle avec la texte grec.*, v. 1–10. Paris, 1839–1861.

Луcretий. О природе вещей, т. 1–2. М. – Л. Изд-во АН СССР, 1946–1947.

Лурье С.Я. Демокрит. М.-Л., «Наука», 1970.

Маковельский А.О. Досократики, т. 1–3. Казань, 1914–1919.

Маковельский А.О. Древнегреческие атомисты. Баку, 1946.

Материалисты древней Греции. Собрание текстов. М., Гоеполитиздат, 1955.

[Плиний К.] *Plinius C. Naturalis Historiae*, v. 1–4. Leipzig, 1897–1906.

Феофраст. Исследование о растениях. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951.

Исторические исследования и обзоры.

[Баллауф Т.] *Ballauf Th. Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie*, Bd. 1. Freiburg-München, 1954.

[Зингер Ч.] *Singer Ch. Greekbiology and Greek medicine*. Oxford, 1922.

Ковнер С.Г. История древней медицины, вып. 1–3. Киев, 1878–1888.

Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина, т. 1, 2-е изд. М., Учпедгиз, 1960.

К главе 3.

Первоисточники.

[Бэкон Роджер] *Bacon Roger. Opus Majus*, v. 1. Ed. Brewers, 1897.

[Бэкон Роджер] *Bacon Roger. Perspectiva*, v. 1. Ed. Brewers, 1897.

[Венсан де Бове] *Vincentius Bellovacensis. Speculum naturale*. 1624.

Голланд Иоанн Исаак. Собрание разных достоверных химических книг... «О растениях...». СПб., 1787.

Ибн-Сина. Книга исцеления, – В кн. «Избранные произведения мыслителей стран Ближнего и Среднего Востока». М., Соцэкгиз, 1961.

Фил Мануил. Поэма о свойствах животных. – В кн. «Памятники византийской литературы IX–XIV веков». М., «Наука», 1969.

Исторические исследования и обзоры.

Григорян С.Я. Средневековая философия в странах Ближнего и Среднего Востока. М.,

«Наука», 1966.

Карсавин Л.П. Символизм мышления и идея миропорядка в средние века. – Научн. истор. журн., 1914, № 2.

Ковнер С.Г. История средневековой медицины. Киев, 1894.

Ольшки. Л. История научной литературы на новых языках, т. 1. М., Гостехиздат, 1933.

Статьи по истории энциклопедий. (Труды Ин-та книги, документа и письма.) Л., Изд-во АН СССР, 1932.

Трахтенберг О.В. Очерки по истории западноевропейской средневековой философии. М., Госполитиздат, 1957.

Цейтлин З.А. Схоластический эмпиризм в средние века. (Очерки науки и техники средневековья). – Под знаменем марксизма, 1924, № 8–9.

Эйкен Г. История и система средневекового мирозерцания. СПб., 1907.

Ярошевский М.Г. История психологии. М., «Мысль», 1966.

К главе 4.

Первоисточники.

Маркс К. Капитал. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 23, стр. 5-21; 382–398.

Маркс К. и Энгельс Ф. Святое семейство. – Соч., т. 2, стр. 138–148.

Энгельс Ф. Анти-Дюринг. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 20, стр. 46–77.

Энгельс Ф. Диалектика природы. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 20, стр. 345–364, 423–428, 500–516.

Энгельс Ф. Людвиг Фейербах и конец классической немецкой философии. – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 21, стр. 282–291; 300–318.

Энгельс Ф. Введение к английскому изданию «Развитие социализма от утопии к науке». – *К. Маркс и Ф. Энгельс.* Соч., т. 22, стр. 294–320..

Ленин В.И. Материализм и эмпириокритицизм. – Полн. собр. соч., т. 18, стр. 13–32.

Всемирная история, т. 4, 5. М., Изд-во АН СССР, 1958.

История философии, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1957.

История естествознания в России, т. 1, ч. 1. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Бруно Джордано. Диалоги. М., Изд-во АН СССР, 1949.

Бэкон Фр. Новый Органон. М., Соцэкгиз, 1938.

Гольбах П. Система природы. М., Соцэкгиз, 1940.

Декарт Р. Избранные произведения. М., Госполитиздат, 1950.

Дидро Д. Собрание сочинений, т. 1, 2. М.-Л., Изд-во «Academia», 1935.

Ламеттри Ж. Избранные сочинения. М., Госиздат, 1925.

Леонардо да Винчи. Избранные естественнонаучные произведения. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Робинэ Ж.Б. О природе. М., Соцэкгиз, 1936.

Толанд Дж. Избранные сочинения. М.-Л., 1927.

Исторические исследования и обзоры.

Кузнецов Б.Г. Развитие научной картины мира в физике XVII–XVIII вв. М., Изд-во АН СССР, 1955.

[*Морне Д.*] *Mornet D.* Les sciences de la nature en France au XVIII siècle. Paris, 1911.

К главе 5.

Первоисточники.

[*Адансон М.*] *Adanson M.* Familles des plantes. Paris, 1763.

- Амбодик-Максимович Н.М. Ботаники первоначальные основания. СПб., 1795.
- [Баугин К.] *Bauhin C.* Phytopinax. Basel, 1596.
- [Баугин К.] *Bauhin C.* Pinax Theatri Botanici. Basel, 1623.
- Болотов А.Т. Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике. М., изд. МОИП, 1952.
- [Брунфелс О.] *Brunfels O.* Herbarum uiuae elcones... Argentorati, 1530.
- [Гейлс С.] *Hales S.* Vegetable Staticks. London, 1727.
- [Гертнер И.] *Gärtner J.* De fructibus et seminibus plantarum, V. 1–3. Stuttgart-Leipzig, 1788–1807.
- [Грю Н.] *Grew N.* The anatomy of the vegetables, London, 1672.
- [Грю Н.] *Grew N.* The anatomy of plants... London, 1682.
- [Гук Р.] *Hooke R.* Micrographia. London, 1665.
- [Жюссье А.-Л.] *Jussieu A.-L.* Genera plantarum. 1789.
- [Залузянский А.] *Zaluzianski A.* Methodi herbariae libri tres. Praha, 1592.
- [Ингенхауз Я.] *Ingen-Housz J.* Experiments upon vegetables. London, 1779.
- Камерариус Р.Я. О поле у растений. – В кн.: Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. М.-Л., Сельхозгиз, 1940.
- [Клюзиус К.] *Clusius C.* Rariorum plantarum historia. Antverpiae, 1601.
- [Ламарк Ж.Б.] *Lamarck J.B.* Flore française, t. 1–3. Paris, 1777–1778.
- Ламарк Ж.Б. Классы растений. – В кн.: Ламарк Ж.Б. Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Ламарк Ж.Б. Естественное и методическое распределение растений. – В кн.: Ламарк Ж.Б. Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- [Линней К.] *Linnaeus C.* Philosophia botanica. Stoekholmiae, 1751.
- [Линней К.] *Linnaeus C.* Species plantarum. Holmiae, 1753.
- Линней К. Розыскание о различном поле произрастаний. – Новые ежемесячные сочинения, 1795, № 4, 107, 109, 111, 112.
- [Лобеллий М.] *Lobellius M.* Icmes stripium seu plantarum... Antverpiae, 1591.
- [Мальпиги М.] *Malpighi M.* Anatonje plantarum. London, 1675.
- [Найт Т.А.] *Knight Th. A.* An account of some experiments on the fécondation of vegetables. – Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1799.
- Паллас П.С. Описание растений Российского государства. СПб., 1786.
- [Пристли Дж.] *Priestley J.* Experiments and observations on different kinds of air, v. 1–3. London, 1774–1777.
- [Рей Дж.] *Ray J.* Historia plantarum, v. 1–3. London, 1680–1704.
- [Сенебье Ж.] *Senebier J.* Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière..., v. 1–3. Genève, 1782.
- [Турнефор Ж.П.] *Tournefort J. P.* Institutiones rei herbariae. Ed. 3. Paris, 1719.
- [Чезальпино А.] *Caesalpinus A.* De Eplantis libri XVI. Florentiae, 1583.
- [Шпренгель Хр. К.] *Sprengel Ch. K.* Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen.. Berlin, 1793.
- [Юнг И.] *Jungius J.* Isagoge phytoscopica. Hamburg, 1678.

Исторические исследования и обзоры.

- Баранов П.А. Основные этапы развития ботаники. Учебник для вузов в 4-х частях, ч. 1. Ташкент, 1933.
- Бобров Е.Г. Карл Линней, 1707–1778. М.-Л., «Наука», 1970.
- [Дэви де Вирвиль А.] *Davy de Virville A.* Histoire de la botanique en France. Paris, 1954.
- Поляков И.М. Проблема оплодотворения растений в ее историческом развитии. – В кн.: Ч. Дарвин. Соч., т. 6. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Поляков И.М. История открытия дихогамии и роль русских ученых в этом открытии. – Успехи совр. биол., 1950, 30, вып. 2, 201.

- [Робертс Г.] *Roberts H. F.* Plant hybridization before Mendel. London, 1965.
 [Сакс Ю.] *Sachs J.* Geschichte der Botanik von XVI Jahrhundert bis 1860. München, 1875.
 Серебряков К.К. Очерки по истории ботаники, ч. 1. М., Учпедгиз, 1941.
 Станков С. Линней, Руссо, Ламарк. М., «Сов. наука», 1955.
 Тимирязев К.А. Жан Сенебье – основатель физиологии растений. – Соч., т. 8. М., Сельхозгиз, 1939, стр. 261.
 [Циркль С.] *Zirkle C.* The beginning of plant hybridization. Philadelphia, 1935.
 [Шпренгель К.] *Sprengel K.* Geschichte der Botanik, Bd. 1–2. Altenburg-Leipzig, 1817–1818.

К главе 6.

Первоисточники.

- [Альдрованди У.] *Aldrovandi Ul.* Ornithologia. Bologna, 1559.
 [Альдрованди У.] *Aldrovandi Ul.* De piscibus. Bologna, 1612.
 [Белон П.] *Belon P.* Histoire des oiseaux. Paris 1584.
 [Бонне Ш.] *Bonnet Ch.* Traité d'insectologie, v. 1–2. Paris, 1745.
 [Бюффон Ж.Л.] *Buffon G.L.* Histoire naturelle, V. 1–44. Paris, 1749–1804.
 [Геснер К.] *Gegner C.* Historia animalium. Tigurii 1551–1621.
 [Линней К.] *Linnaeus C.* Systema Naturae. 10 ed. Holmiae, 1758.
 [Палисси Б.] *Palissy B.* Discours admirables. Paris, 1580.
 [Паллас П.С.] *Pallas P. S.* Miscellanea zoologica. Hagae, 1766.
 [Рей Дж.] *Ray J.* Synopsis methodica animalium quadrupedum. London, 1693.
 [Реомюр Р.А.] *Reaumur R.A.* Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, v. 1–6 Paris 1734–1749.
 [Спалланцани Л.] *Spallanzani L.* Nouvelles recherches sur les découvertes microscopiques..., pt. 1–2. Londres – Paris, 1769.
 Трамбле А. Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов. М., Биомедгиз, 1937.
 [Уоттон Э.] *Wotton Ed.* De differentiis animalium. Lutetiae Parisiorum, 1552.

Исторические исследования и обзоры.

- [Буркхардт Р.] *Burckhardt R.* Geschichte der Zoologie. Leipzig, 1907.
 [Зингер Ч.] *Singer Ch.* A history of biology to about the year 1900. London, 1959.
 [Карус Ю.В.] *Carus J.V.* Geschichte der Zoologie. München, 1872.
 Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина, т. 1. Изд. 2. М., Учпедгиз, 1960.

К главе 7.

Первоисточники.

- Амбодик-Максимович Н.М. Искусство повивания, или наука о бабичьем деле. СПб., 1784–1786.
 [Борелли Д.А.] *Borrelli G.A.* De motu animalium. Romae, 1680–1681.
 Везалий Андреас. О строении человеческого тела, т. 1–2. М., Изд-во АН СССР, 1950–1954.
 [Вик д'Азир Ф.] *Vicq d'Azyr F.* Oeuvres, V. 1–6. Paris, 1805.
 [Виллис Т.] *Willis Th.* Cerebri anatomo nervorum gue deseripcio atque usus. London, 1614.
 Вольф К.Ф. Теория зарождения. М., Изд-во АН СССР, 1950.
 [Галлер А.] *Hailer A.* Elementa physiologiae corporis humani, v. 1–3. Lausannae – Bernae, 1757–1766.

- [Галлер А.] *Haller A. De formatione pulli In ovo.* GSttingen, 1757–1758.
- [Гарвей В.] *Haney W. Exercitationes de generatione animalium.* Amstelodami, 1651.
- Гаррей В. Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- [Гельмонт Я.] *Helmont van J. Ortus medicinae.* Amsterdam, 1648.
- [Глиссон Ф.] *Glisson F. Anatomia hepatis.* Amsterdam, 1659.
- [Грааф Р.] *Graaf R. de. De virorum organis generationi servientibus.* Lugduni Batavorum, 1668.
- [Грааф Р.] *Graaf R. de. De mulierum organis generationi inservientibus, tractatus novus,* Lugduni Batavorum, 1672.
- [Кампер П.] *Camper P. Oeuvres, v. 1–3.* Paris, 1803.
- [Левенгук А.] *Leeuwenhoek A. Opera omnia.* Amsterdam, 1705.
- Леонардо да Винчи. Избранные естественнонаучные произведения. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- [Мальпиги М.] *Malpighi M. Opera omnia, v. 1–2.* London, 1686.
- [Мопертюи П.] *Maupertuis P.L. Oeuvres, t. 1–4.* yon, 1756.
- [Реди Ф.] *Redi F. Esperienze intorno alia generazione degl'insetti.* Florence, 1668.
- Самойлович Данило. Избранные произведения, вып. 1–2. М., Изд-во АМН СССР, 1949–1952.
- [Сваммердам Я.] *Swammerdam J. Bibel der Natur.* Leipzig, 1752.
- [Тереховский М.] *Terechowsky Martinus. Dissertatio inauguralis de Chao infusorio Linnaei.* Argentorati, 1775.
- Фракасторо Дж. О контагии, контагиозных болезнях и лечении. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- [Хантер Д.] *Hunter J. The works, v. 1–4.* London, 1835–1837.
- [Шумлянский А.] *Schumlansky A. Dissertatio inauguralis anatómica de structura renum.* Argentorati, 1782.

Исторические исследования и обзоры.

- Бляхер Л.Я. История эмбриологии в России (с середины XVIII до середины XIX века). М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во. АН СССР, 1962.
- Быков К.М. О жизни и трудах В. Гарвея, – В кн.: *Гарвей.* Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Гайсинович А.Е. К.Ф. Вольф и учение о развитии организмов (в связи с общей эволюцией научного мировоззрения). М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Зубов В.П. Леонардо да Винчи и его естественнонаучное наследие. – В кн.: *Леонардо да Винчи.* Избранные естественнонаучные произведения. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Нидхэм Д. История эмбриологии. М., ИЛ, 1947.
- [Риттербуш Ф.] *Ritterbusch F. Overtures to biology.* London, 1964.
- Соболь С.Л. История микроскопа и микроскопических исследований в России в XVIII веке. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Терновский В.Н. Андрей Везалий. Жизнь и труды. – в кн.: *Везалий.* О строении человеческого тела, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Тикотин М.А. Леонардо да Винчи в истории анатомии и физиологии. Л., Медгиз, 1957.

К главам 8 и 9.

К главам 8 и 9 относится также литература к главам 4-7-й и прежде всего указанные там произведения К. Маркса, Ф. Энгельса, В.И. Ленина и философов-материалистов XVII–XVIII вв.

Первоисточники.

[Адансон М.] *Adanson M.* Examen de la guestion si les espèces changent parmi les plantes. – Mém. Acad. Sci. Paris, 1769.

[Бонне Ш.] *Bonnet Ch.* Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie. Neuchâtel, 1779 (см. русское издание «Созерцание природы, сочинение Воннета», кн. 1-я. Смоленск, 1804).

[Бюффон Ж.Л.] *Buffon G.L. de.* Oeuvres! philosophiques. Paris, 1954.

[Дарвин Эразм.] *Darwin Erasmus.* Zoonomia, v. 1–2. London, 1794–1796.

Дарвин Эразм. Храм природы. М., Изд-во АН СССР, 1954.

[Деламетри Ж.К.] *Lametherie J.C. de.* Vues physiologiques sur l'organisation animal et végétale. Amsterdam, 1780.

[Де Майе] *De Maillet B.* Telliamed, ou entretiens d'un philosophe indien avec un missionnaire irançois, t. 1–2. Amsterdam, 1748.

[Донати В.] *Donati V.* Délia storia naturale marina dell'Adriatico. Venice, 1750.

[Дюшен А.] *Duchesne A.* Histoire naturelle des fraisiers. Paris, 1766.

[Кабанис П.] *Cabanis P.* Rapports du physique et du moral de l'homme. Ed. 3. Paris, 1815.

[Ласепед Б.] *Lacépède B.* Histoire naturelle des poissons, t. 2. Paris, 1800.

Лейбниц Г. Избранные философские сочинения. М., 1908.

Ломоносов М.В. Избранные философские произведения. М., Госполитиздат, 1950.

[Маршан М.] *Marchant M.* Dissertation sur une rose monstrueuse. – Mém. Acad. Sci. Paris, 1707.

[Маршан М.] *Marchant M.* Observations sur la nature des plantes. – Mém. Acad. Sci. Paris, 1719.

Радищев. А.Н. Избранные философские сочинения. М., Изд-во АН СССР, 1949.

[Спалланцани Л.] *Spallanzani L.* Opuscles de physique animale et végétale, т. 1. Genève 1777.

Исторические исследования и обзоры.

[Гласс Б., Темкин О., Штраус В.] *Glass B., Temkin O., Straus W.* Forerunners of Darwin. 1745–1859. Baltimore, 1959.

[Доден Г.] *Daudin H.* De Linné à Jussieu. Paris, 1926.

[Додэн Г.] *Daudin H.* Cuvier et Lamarck, v. 1–2. Paris, 1926.

[Осборн Г.] *Osborn H.F.* From the Greeks to Darwin. Ed. 2. N.Y., 1929.

Павловский Е.Н. Научные взгляды Эразма Дарвина. – В кн.: *Эразм Дарвин.* Храм природы. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 1. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1952.

[Рожэ Ж.] *Roger J.* Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIII siècle. Paris, 1963.

[Ростан Ж.] *Rostand J.* L'évolution des espèces. Histoire des idées transformistes. Paris, 1932.

[Тинеман А.] *Thienemann A.* Die Stufenfolge der Dinge. – Zoologische Annalen, 1910, 3, H. 3, S. 185.

[Циммерман В.] *Zimmermann W.* Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. München, 1954.

[Шмидт Г.] *Schmidt H.* Geschichte der EntwP ekelungslehre. Leipzig, 1918.

К главе 10.

Первоисточники.

Ламарк Ж.Б. Избранные произведения, т. 1–2. М., Изд-во АН СССР, 1955–1959.

Исторические исследования и обзоры.

Геллерштейн С.Г. Ламарк как психофизиолог. – В кн.: *Ламарк. Избранные произведения*, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1959.

[Додэн Г.] *Daudin H. Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animal* Paris, 1926.

Карпов В.П. Ламарк. Биографический очерк. – В кн.: *Ламарк. Философия зоологии*, т. 1. М.-Л., Биомедгиз, 1936.

Комаров В.Л. Ламарк. М., Госиздат, 1925.

Комаров В.Л. Ламарк и его научное значение. – В кн.: *Ламарк. Философия зоологии*, т. 1. М.-Л., Биомедгиз, 1936.

[Ландрю М.] *Landrieu M. Lamarck, le fondateur du transformisme*. Paris, 1909..

Поляков И.М. Эволюционное учение Ламарка, его философские и общебиологические предпосылки. – В кн.: *Ламарк. Избранные произведения*, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Поляков И.М. Ж. Б; Ламарк и учение об эволюции органического, мира. М., «Высшая школа», 1962.

Пузанов И.И. Ж.Б. Ламарк. М., Учпедгиз, 1959.

[Уилки И.] *Wilkie I.S. Buffon, Lamarck and Darwin*. – In «Darwin's biological work». Cambridge, 1959.

К главе 12.

Первоисточники.

[Агассис Л.] *Agassiz L. Twelve lectures on comparative embryology*. Boston, Lowell Institute, 1848–1849.

[Берталанфи Л.] *Bertalanffy L. Das biologische Weltbild*. Bern, 1949.

Бэр К. История развития животных, т. 1. Изд-во АН СССР, 1950.

[Гексли Т.] *Huxley Th. On certain zoological arguments commonly adduced in favour of the hypothesis of the progressive development of animal life in time. Discourse delivered on April 20, 1855*. – Proc. Roy. Inst., 2 (1854–1858).

Гёте И.В. Избранные сочинения по естествознанию. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1957.

Жоффруа Сент-Илер Э. Избранные труды. М., «Наука», 1970.

[Кильмейер К.Ф.] *Kiellmeyer C.F. Über die Verhältnisse der organischen Kräfte untereinander in der Reihe der verschiedenen Organisationen. Die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse* (1793). Neuer unveränderter Abdruck. Tübingen, 1814, S. 38–41.

[Кювье Ж.] *Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles*. Paris, 1812.

[Кювье Ж.] *Cuvier G. Le règne animal*, v. 1. Paris, 1817.

[Меккель И.Ф.] *Meckel J.F. System der vergleichenden Anatomie*, Bd. 1. Allgemeine Anatomie. Halle, 1821, S. 397.

[Реман А.] *Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig, 1956.

Рулье К.Ф. Избранные биологические произведения. М., Изд-во АН СССР, 1954, стр. 83–84, 168.

Исторические исследования и обзоры.

Амлинский И.Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Ежиков И.И. Учение о рекапитуляции и его критики. – В сб.: *Ф. Мюллер, Э. Геккель. Основной биогенетический закон*. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 7-38.

[Кан Т.] *Cahn Th. La vie et l'oeuvre d'Etienne Geoffroy St.-Hilaire*. Paris, 1962.

Канаев И.И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1963.

- Канаев И.И.* Иоганн Вольфганг Гёте. М.-Л., «Наука», 1964.
- [*Кольбруге И.*] *Kohlbrugge J.H.E.* Das biogenetische Grundgesetz. Eine historische Studie. – Zoologischer Anzeiger, 1911, 38.
- Мирзоян Э.Н.* Индивидуальное развитие и эволюция. Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. М., Изд-во АН СССР, 1963.

К главе 13.

- Первоисточники.*
- Агассис Л.* Геологические очерки. СПб., 1867.
- Кювье Ж.* Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.-Л., Биомедгиз, 1937.
- Ломоносов М.В.* О слоях земных и другие работы по геологии. М.-Л., Госгеолиздат, 1949.
- Ляйелль Ч.* Основные начала геологии, т. 1–2. М., 1866.
- Рулье К.Ф.* Избранные биологические произведения. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- [*Чемберс Р.*] Естественная история мироздания. 1)1., 1863.
- Исторические исследования и обзоры.*
- Амлинский И.Е.* Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Борисяк А.А.* Ж. Кювье и его научное значение. – В кн.: *Ж. Кювье.* Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.-Л., Биомедгиз, 1937, стр. 9-60.
- Гордеев Д.И.* История геологических наук, ч. 1. Изд-во МГУ, 1967.
- Давиташвили Л.Ш.* История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Давиташвили Л.Ш.* Развитие и современное состояние палеонтологии. – В кн. «Основы палеонтологии. Общая часть». М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 21–42.
- Иванов А.Н.* М.В. Ломоносов об ископаемых организмах и органогенных горных породах. – Уч. зап. Ярославск. пед. института, 1952, вып. 14, 139.
- Криштофович А.Н.* История палеоботаники в СССР. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Микулинский С.Р.* К.Ф. Рулье и его учение о развитии органического мира. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- [*Циттель К.*] *Zittel K.* Geschichte der Geologie und Paläontologie. München-Leipzig, 1899.

К главе 14.

- Первоисточники.*
- [*Бенеден П.Ж. ван, Вундишман Ш.*] *Bernden P.J. van, Windischmann Ch.* Recherches sur l'embryogenie des Limaces. – Arch. Anat. und Physiol., 1846, p. 176.
- [*Бишоф Т.*] *Bischoff Th.* Entwicklungsgeschichte des Kaninchen Eies. Braunschweig, 1842.
- [*Бишоф Т.*] *Bischoff Th.* Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Loslösung der Eier der Säugetiere und des Menschen als der ersten Bedingung ihrer Fortpflanzung. Giessen, 1844.
- [*Бишоф Т.*] *Bischoff Th.* Theorie der Befruchtung und über die Rolle, welche die Spermatozoiden dabei spielen. – Arch. Anat. und Physiol., 1847, S. 422.
- [*Брух К.*] *Bruch C.* Über die Befruchtung des tierischen Eies und über die histologische Deutung desselben. Mainz, 1855.
- [*Бэр К.М.*] *Baer K.E.* De ovi mammalium et hominis genesi etc. Lipsiae, 1827.

[Бэр К.М.] *Baer K.E.* Die Metamorphose des Eies der Batrachier vor der Erscheinung des Embryo und Folgerungen aus ihr für die Theorie der Erzeugung. – Müller's Arch. Anat. und Physiol., 1834, S. 481.

[Бэр К.М.] *Baer K.E.* Auszug aus einem Berichte... aus Triest von 1(13) Nov., 1845. – Bull, phys.-math. Acad. Sei. St. Pétersb., 1847, 5, N 15.

Бэр К.М. История развития животных, т. 1–2. М., Изд-во АН СССР, 1950–1953.

[Бэрри М.] *Barry M.* Neue Untersuchungen über die schraubenförmige Beschaffenheit der Elementarfasern der Muskeln. – Arch. Anat., Physiol. und Wiss. Med., 1850, S. 529.

[Вагнер Р.] *Wagner R.* Die Genesis der Samentierchen. – Arch. Anat. Physiol. und Wiss. Med., 1836, S. 225.

[Вагнер Р.] *Wagner R.* Erklärung des Eindringen der Spermatozoen in das Innere des Säugetier Ei's betreffend. – Z. rationelle Med., 1854 4, H. 3, 404.

[Варнек Н.А.] *Wameck N.A.* Über die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gastropoden. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1850, 23.

[Грубе А.Э.] *Grube A.E.* Untersuchungen über die Entwicklung der Anneliden. 1-tes Heft. Untersuchungen über die Entwicklung der Clepsinen. Königsberg, 1844.

[Дюжарден Ф.] *Dujardin F.* Observations sur la configuration des zoospermes de la salamandre aquatique. – Ann. sei. natur., 1838, 10, ser. 2, 21.

[Дюма Ж.] *Dumas J.* Note de M. Dumas sur la théorie de la génération. – Ann. sei. natur., 1827, 12, 443.

[Вебер Ф.] *Keber F.* Mikroskopische Untersuchungen über die Porosität der Körper. Nebst einer Abhandlung über den Eintritt der Samenzellen in das Ei. Königsberg, 1854.

[Келликер А.] *Kölliker A.* Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflussigkeit wirbelloser Tiere nebst einem Versuche über Wesen und die Bedeutung der sogenannten Samentiere. – Philos. Inaug. Diss-Univ. Zürich. 1841, Bd. 4, Taf. 3, S. 88.

[Келликер А.] *Kölliker A.* Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich. 1844.

[Лаллеман К.] *Lallemand Cl.* Observation sur l'origine et mode du développement des zoospermes. – Ann. sei. natur., 1841, série 2 – Zoologie, 15, 9. Paris.

[Лаллеман К.] *Lallemand Cl.* Observation sur le rôle des zoospermes dans la génération. – Ann. sei. natur., 1841, série 2 – Zoologie, 15, 262–307.

[Нельсон Х.] *Nelson H.* On the reproduction of the *Ascaris mystax*. – Proc. Roy. Soc. London 1851, 6, 86–87.

[Нельсон Х.] *Nelson H.* On the reproduction of the *Ascaris mystax*. – Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1852, pt 1, 563–594.

[Пандер Х.] *Pander Ch.* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Wtirzburg 1817.

[Пандер Х.] *Pander Ch.* Entwicklung des Kücnels. – Isis, 1818, H. 3.

[Пуркине Я.Э.] *Purhyne J.E.* Symbolae ad ovi avium hestoriam ante incubationem. Vrotislaviae, 1825.

[Пуше Ф.А.] *Pouchet F.A.* Théorie positive de la fécondation des mammifères. Paris, 1842.

[Ранке Г.] *Rathke H.* Kiemen bei Säugethieren; Kiemen bei Vögeln. – Isis, 1825, S. 747–749, 1100–1101.

[Ранке Г.] *Rathke H.* Über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebsses. Leipzig, 1829.

[Ремак Р.] *Remah R.* Untersuchungen über Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin, 1850–1855.

[Рускони М.] *Rusconi M.* Développement de la grenouille rousse. Milan, 1826.

[Функе О.] *Funke O.* De Spermatozoorum introitu in ovula autore Keber &. A. Königsberg, 1853. – Schmidts Jahrb. ges. Med., 1853, 80, 118.

[Хесслинг Т.] *Hessling T.* Einige Bemerkungen zu des Herrn Dr. Kebers Abhandlung «Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei»... – Z. wiss. Zool., 1854, 5.

[Якоби С.] *Jacobi S.L.* Abhandlung über das Ausbrüten der Forellen. – Hannover. Mag., 1765, N 62.

Исторические исследования и обзоры.

Бляхер Л.Я. История эмбриологии в России (с середины XVIII До середины XIX века). М., Изд-во АН СССР, 1955.

Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.

[Гертвиг О.] Hertwig O. Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie. – Arch. mikr. Anat., 1917, 90.

Детлаф Т.А. Открытие зародышевых листков К.Ф. Вольфом и Х. Пандером и учение о зародышевых листках К.М. Бэра (очерк истории отечественной эмбриологии.) – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1953, 5, 281.

Кушакевич С. Очерк учения о зародышевых листках в его прошлом и настоящем, – Зап. Новороссийск, об-ва естествоисп., 1906, 29, 83.

Лилли Ф.Р. Проблемы оплодотворения. М., Госиздат, 1925.

Некрасов А.Д. Оплодотворение в животном царстве. История проблемы. М.-Л., Госиздат, 1930.

[Оппенгеймер Дж.] Oppenheimer J.M. Essays in the history of. embryology and biology. – Cambridge – London, 1967.

Скаткин П.Н. Изучение проблемы оплодотворения животных в середине XIX века. – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1961, 36, вып. 8, 259.

К главе 15.

Первоисточники.

Бэр К.М. Об искусственной и естественной классификации животных и растений. – В кн.: «Анналы биологии», т. 1. М., 1959.

[Бэр К.М.] Baer K. Beiträge zur Kenntnis der niederen Tiere. – Nova Acta physico-medica. Acad. Leopold. – Carol., 1827, 13, p. 2, 525.

[Жоффруа Сент-Илер Э.] Geoffroy Saint-Hilaire E. Considérations sur les pièces de la tête osseuse des animaux vertèbres et particulièrement sur celles du crâne des oiseaux. – Ann. Musée histoire natur., 1807, 10, 342.

[Жоффруа Сент-Илер Э.] Geoffroy Saint-Hilaire E. Mémoire sur une nouvelle division des mammifères et sur les principes qui doivent servir de base dans cette sorte de travail. – En commun avec Cuvier. – Mag. encycl., 1-e année, 1795, 2, 164.

[Жоффруа Сент-Илер Э.] Geoffroy Saint-Hilaire E. Dissertation sur les animaux a bourse. – Mag. encycl., 2-e année, 1796, 3, 445.

[Жоффруа Сент-Илер Э.] Geoffroy Saint-Hilaire E. Description de l'Achire barbu... – Ann. Musée histoire natur., 1802, 1, 152.

Ламарк Ж.Б. Философия зоологии. – Избранные произведения, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Мильн-Эдвардс А. Начальные основания зоологии, ч. 1–2. М., 1838–1839.

[Эйхвальд Э.И.] Eichwald E. Ideen zu einer systematischen Orycto zoology oder verändert und unverändert ausgegrabene Tiere. Mitaw. 1821.

[Эйхвальд Э.И.] Eichwald E. Ueber eine neue Einteilung der Tiere. – Z. Organ. Physik, 1833, 3, H. 3.

Исторические исследования и обзоры.

Амлинский И.Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. – Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1931, 26, Ай 3.

Житков Б.М. Предшественники Линнея. – Бюлл. МОИП, 1934, 43, Ай 2.

Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.

- Лункевич В.В.* От Гераклита до Дарвина, т. 1–2, 2-е изд. М., Учпедгиз, 1960–1961.
- Майр Э.* Методы и принципы зоологической систематики. М., ИЛ, 1956.
- Микулинский С.Р.* Развитие общих проблем биологии в России. Первая половина XIX века. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Перье Э.* Основные идеи зоологии в их историческом развитии с древних времен до Дарвина. СПб., 1896.
- Плавильщиков Н.Н.* Очерки по истории зоологии. М., Учпедгиз, 1941.

К главе 16.

Первоисточники.

- Бекетов А.Н.* О морфологических отношениях листовых частей между собою и со стеблем. – Журн. Мин-ва народн. просвещения, 1858, ч. 97, отд. 2, 127.
- [*Броньяр А.*] *Brongniart A.* Histoire des végétaux fossiles. Paris-Amsterdam, 1828.
- Вольф К.Ф.* Теория зарождения. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Гёте И.В.* Избранные сочинения по естествознанию. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- [*Горянинов П.Ф.*] *Horaniow P.* Tetractys naturae seu systema quadrimembre omnium naturalium. Petropoli, 1843.
- [*Декандоль О.Н.*] *Candolle A.P. de.* Théorie élémentaire de la botanique. Montpellier, 1813.
- [*Ламарк Ж.Б., Мирбель Б.*] *Lamarch J.B., Mirbel B.* Histoire naturelle des végétaux, classés par familles. Paris, 1803.
- [*Линней К.*] *Linnaeus C.* Philosophia botanica. Stokholmiae, 1751.
- [*Окен Л.*] *Oken L.* Lehrbuch der Naturphilosophie, Teile 1–3. Jena, 1809.
- [*Чезальпино А.*] *Cesalpino A.* De plantis libri XVI. Pirence, 1583.

Исторические исследования и обзоры.

- Баранов И.А.* История эмбриологии растений в связи с развитием представлений о зарождении организмов. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- Канаев И.И.* Иоганн Вольфганг Гёте. М.-Л., «Наука», 1964.
- Лункевич В.В.* От Гераклита до Дарвина, т. 1, 2. 2-е изд. М., «Учпедгиз», 1960.
- Микулинский С.Р.* Развитие общих проблем биологии в России. Первая половина XIX века. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Райков Б.Е.* Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 1. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1952, стр. 106–193.
- [*Сакс Ю.*] *Sache J.* Geschichte der Botanik von XVI Jahrhundert bis 1860. München, 1875.
- Тахтаджян А.Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд-во ЛГУ, 1954.
- [*Трелив В.*] *Trelease W.* The progress made in botany during the nineteenth Century. St. Louis, 1901.

К главе 17.

Первоисточники.

- [*Амичи Д.Б.*] *Amici J.B.* Observations microscopiques sur diverses espèces de plantes. – Ann. Sei. Natur. Bot., 1824, 2, 41.
- [*Амичи Д.Б.*] *Amici J.B.* Über die Befruchtung der Orchideen. – Bot. Ztg., 1847, N 21, 364–370; N 22, 381–386.
- [*Де Бару А.*] *De Bary A.* Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze Mycetozoen und Bactérien. Leipzig, 1884.
- Бекетов А.Н.* Ботанические очерки. М., 1858.

[Броньяр А.] *Brongniart A.* Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. – Ann. Sei. Natur. Bot., 1827, 12.

[Броун Р.] *Brown R.* Sur la structure de l'ovule antérieurement à l'imprégnation dans les plantes phanérogames, et sur la fleur femelle des Cycadacées et des Conifères. – Ann. Sei. Natur. Bot., 1826, 8, 211.

Воронин М.С. Sclerotinia Heteroica. – Труды С.-Петербургск. об-ва естествоиспыт., 1895, 25, отд. бот., стр. 84–91.

Воронин М. С. Микологические исследования. СПб., 1869.

[Геншель А.] *Henschel A.* Von der Sexualität der Pflanzen. Breslau, 1820.

[Гертнер К.Ф.] *Gärtner C.F.* Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart, 1849.

Горожанкин И.Н. Генезис в типе пальмеллеvidных водорослей. – Изв. об-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., 1875, 16, вып. 2.

[Горянинов П.Ф.] *Horaninow P.* Primae lineae systematis naturae. Petropoli, 1834.

[Гофмейстер В.] *Hofmeister W.* Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig, 1849.

Навашин С.Г. Результаты проверки процесса оплодотворения у *Lilium Martagon* и *Fritillaria tenella*. – Изв. Академии наук, 1898, 9, № 4, 377.

Навашин С.Г. Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. – Изв. Академии наук, 1900, 13, № 3, 335.

[Страсбургер Э.] *Strasburger E.* Über Zellbildung und Zellteilung. Jena, 1876.

[Страсбургер Э.] *Strasburger E.* Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena, 1884.

Тимирязев К.А. Факторы органической эволюции. – Соч., т. 5. М., Сельхозгиз, 1938.

Тимирязев К.А. Исторический метод в биологии. – Соч., т. 6. М., Сельхозгиз, 1939.

Исторические исследования и обзоры.

Александров В.Г. К вопросу о двойном оплодотворении. – Успехи соврем. биол., 1945, 20, вып. 1, 95.

Баранов П.А. История эмбриологии растений... М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Мейер К.И. Размножение растений. М., Сельхозгиз, 1937.

Модилеевский Я.С. История отечественной эмбриологии высших растений. Киев, Изд-во АН УССР, 1956.

Ноддубная-Арнольди В.А. Материалы к истории исследования процесса оплодотворения у покрытосеменных растений, – Труды Гл. бот. сада, 1959, 6, 7.

Тажтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., Изд. МОИП, 1948.

Финн В.В. Об оплодотворяющих элементах и половом процессе у покрытосеменных растений. – Яровизация, 1941, № 2.

Яковлев М.С. Эмбриогенез и его значение для филогении растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1960.

К главе 18.

Первоисточники.

Горянинов П.Ф. Начальные основания ботаники. СПб., 1827.

[Горянинов П.Ф.] *Horaninow P.* Primae lineae systematis naturae. Petropoli, 1834.

[Декандоль О.П.] *Cahdolle A.P. de.* Théorie élémentaire de la botanique. Montpellier, 1813.

[Жюссье А.] *Jussieu A.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Paris, 1789.

[Линней К.] *Linné K.* Species plantarum exhibentes plantas ritcognitas, t. 1–2. Holmiae,

1753.

Максимович М.А. Основания ботаники. Ч. 2. Систематика растений. М., 1831.

Радожницкий И.Т. Новая классификация растений. – Журнал садоводства, 1849, № 1, 15; № 4, 9; № 5, 8; № 6, 8; 1850, № 1, 12; № 2, 11; № 3, 12.

[*Распайль Ф.В.*] *Raspait F.V.* Nouveau système de physiologie végétale et de botanique, v. 1–2. Paris, 1837.

[*Турнефор Ж.П.*] *Tournefort J.P.* Institutiones rei herbariae. Parisiis, 1700.

[*Фрис Э.*] *Fries E.* Systeme Orbis vegetabilis. Lundae, 1825.

[*Эндлихер С.Л.*] *Endlicher S.L.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae, 1836.

Исторические исследования и обзоры.

Козо-Полянский Б.М. А.Л. Жюссье и Линней. – Бюлл. МОИП, 1937, отд. биол., 46, вып. 5, 249.

Липищ С.Ю. Русские ботаники (биографо-библиографический словарь), т. 1–4. М., Изд. МОИП, 1947–1952.

[*Мейер Э.*] *Meyer E.* Geschichte der Botanik, Bd. 1–4. Königsberg, 1854–1857.

[*Мебиус М.*] *Möbius M.* Geschichte der Botanik. Von den ersten Anfängen bis zur Gegenwart. Jena, 1937.

Очерки по истории русской ботаники. М., Изд. МОИП, 1947.

[*Рид Г.*] *Reed H.S.* A short history of the plant sciences. Waltham, 1942.

[*Сакс Ю.*] *Sachs J.* Geschichte der Botanik von XVI, Jahrhundert bis 1860. München, 1875.

Старостин Б.А. О связях естественных и филогенетических систем покрытосеменных в историческом аспекте. – Бюлл. МОИП, 1964, отд. биол., 69, вып. 3, 136.

Старостин Б.А. Системы растений в России в XVIII – начале XIX в. – Вопросы истории естествознания и техники, 1965, № 19, 135.

Тимирязев К.А. Де-Кандоли. – Соч., т. 8. М., Сельхозгиз, 1939.

[*Цунк Г.*] *Zunck H.L.* Die natürlichen Pflanzensysteme geschichtlich entwickelt. Leipzig, 1840.

К главе 19.

Первоисточники.

Буссенго Ж.Б. Избранные произведения по физиологии растений и агрохимии. 2-е изд. М., Сельхозгиз, 1957.

[*Гарро*] *Garreau.* De la respiration des plantes. – Ann. sei. natur., 1851, 15, N 3, 5.

Гельмгольц Г. О сохранении силы. М.-Л., Гостехиздат, 1934.

Декандоль А. Введение к изучению ботаники или начальный курс этой науки..., т. 1–2. М., 1837–1838; 2-е изд. М., 1839.

[*Добени Ч.*] *Daubeny Ch.* On the action of light upon plants and of plants upon the atmosphere. – Philos. Trans. Roy. Soc., 1836, 126, 149.

Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. М.-Л., Сельхозгиз, 1936.

Ловецкий А.Л. Об условиях, содействующих произрастанию растений вообще и в особенности экономических. – Новый магазин естеств. истории, физики, химии и сведений экономических, 1829, 14. 2, 163; ч. 3, 229.

Майер Р. Закон сохранения и превращения энергии. Четыре исследования (1841–1851). М.-Л., Гостехиздат, 1933.

[*Моль Г.*] *Mohl H. von.* Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Z eile. Braunschweig, 1851.

[*Найт Т.А.*] *Knight Th. A.* Account of experiments on the ascent of sap in trees. – Philos. Trans. Roy. Soc., 1801, p. 333.

[*Найт Т.А.*] *Knight Th. A.* Sechs pflanzenphysiologische Abhandlungen (1803–1812). – In «Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften». Leipzig, 1895.

Павлов М.Г. Земледельческая химия. М., 1825.

[*Сальм-Хорстмар*] *Salm-Horstmar W.F.* Versuche über die notwendigen Aschenbestandtheile einer Pflanzen – Species. – J. f. prakt. Chemie., 1849, Bd. 46, S. 193.

[*Соссюр Н.Т.*] *Saussure N.Th.* Recherches chimiques sur la végétation. Paris, 1804.

Тэр А. Основания рационального сельского хозяйства, т. 1–5. М., 1830–1835.

Усов С.М. Курс земледелия с приложением к полеводству... СПб., 1837.

Ходнев А.И. Состав студенистых растительных веществ и их физиологическое назначение. СПб., 1846.

Ходнев А.И. Курс физиологической химии... Харьков, 1847.

Шмидт К.Е. Основания химии в применении к сельскому хозяйству, технической промышленности и домашнему быту..., ч. 1–2. М., 1851–1852.

Исторические исследования и обзоры.

Базилевская Н.А., Белоконь И.П., Щербакова А.А. Краткая история ботаники. М., «Наука», 1968.

[*Мейер Э.*] *Meyer E.* Geschichte der Botanik, Bd. 1–4. Königsberg, 1854–1857.

[*Мебиус М.*] *Möbius M.* Geschichte der Botanik. Jena, 1937.

[*Сакс Ю.*] *Sachs J.* Geschichte der Botanik von XVI Jahrhundert bis 1860, Buch 3. München, 1875, S. 387.

Сенченкова Е. М. Возникновение учения о фотосинтезе и его развитие до середины XIX века. – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1960, 32, вып. 7, 91.

Серебряков К.К. Очерки по истории ботаники. М., Учпедгиз, 1941.

Тимирязев К.А. Столетние итоги физиологии растений (1901). – Соч., т. 5. М., Сельхозгиз, 1938, стр. 385.

[*Шпренгел К.*] *Sprengel K.* Geschichte der Botanik, Bd. 1–2. Leipzig, 1817–1818.

К главе 20.

Первоисточники.

[*Глейхен В.*] *Gleichen W.* Abhandlungen über die Samen und Infusionstierchen und über die Erzeugung. Nürnberg, 1778.

[*Кирхер А.*] *Kircher A.* Scrutinium pestis. Lipsiae, 1671.

[*Ледермюллер М.Ф.*] *Ledermüller M.F.* Versuch zu einer gründlichen Verteidigung derer Saamentierchen. Nürnberg, 1758.

[*Мартен Б.*] *Marten B.* A new theory of consumptions. London, 1720.

[*Мюллер О.*] *Müller O.* Animalcula infusoria fluviatilia et marina. 1786.

[*Нидхэм Дж.*] *Needham J.T.* Observations upon the génération, composition and décomposition of animaux and vegetable substances. London. 1749.

[*Пастер Л.*] *Pasteur L.* Mémoire sur les corpuscules organisés, qui existent dans l'atmosphère. – Ann. Chem, et Phys., 1862, 64.

[*Пуше Ф.А.*] *Pouchet F. A.* Hétérogénie ou traité de la génération spontanée basé sur les nouvelles expériences. Paris, 1859.

Самойлович Д. Краткое описание микроскопических исследований о существе яду язвенного, которые производил в Кременчуге... СПб., 1792.

[*Тиндаль Дж.*] *Tyndall J.* On haze and dust. – Nature, 1870, 27.

[*Шредер Г., Дюш Т.*] *Schröder H., Dusch Th. von.* Über Filtration der Luft, in Beziehung auf Fäulniss und Gährung. – Ann. Chem. und Pharmacie, 1854, 89, 232.

[*Шульце Ф.*] *Schultze F.* Vorläufige Mitteilung der Resultate einer experimentellen Beobachtung über Generatio aequivoca. – Poggend. Ann. Phys. und Chem., 1836, 39.

Исторические исследования и обзоры.

- [Баллох В.] *Bulloch W.* The history of bacteriology. London, 1938.
[Добелл К.] *Dobell C.* Antony van Leeuwenhoek and his «Little animals». London, 1932.
[Зингер К.] *Singer C.* The development of the doctrine of contagium vivum. London, 1913.
[Коэн Б.] *Cohen B.* The Leeuwenhoek letters. Baltimore, 1937.
[Клебс Э.] *Klebs E.* The history evolution of variolation. – Bull. J. Hopkins Hosp., 1913, 24.
[Озанам Д.А.] *Ozanam D.A.* Allgemeine und' besonders medizinische Geschichte der epidemischen ansteckenden und epizootischen Krankheiten. Stuttgart-Tübingen, 1820, 1.
[Свингл Д.] *Swingle D.B.* General bacteriology. N.Y., 1946.
Скорыходов Д.Я. Материалы по истории медицинской микробиологии в дореволюционной России. М., Медгиз, 1948.
Соболь С.Л. История микроскопа и микроскопических исследований в России в XVIII в. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1949.
[Форд В.] *Ford W.W.* Bacteriology. N. Y., 1939.
[Фред Э.] *Fred E.B.* Antony van Leeuwenhoek. – J. Bacteriol., 1933, 25.

К главе 21.

Первоисточники.

- [Биша Ф.Кс.] *Bichat F.X.* Anatomie générale. Paris, 1801.
[Броун Р.] *Brown R.* On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. – Trans. Linn. Soc., 1833, 16.
[Вирхов Р.] *Virchow R.* Cellularpathologie. Berlin, 1858.
[Генле Я.] *Henle J.* Allgemeine Anatomie. Lehre von den Mischungs- und Formbestandteilen des menschlichen Körpers. Leipzig, 1841.
[Дюжарден Ф.] *Dujardin F.* Recherches sur les organismes inférieurs. – Ann. sei. natur., 1835, sér. 2.
[Дюмортье Б.Ш.] *Dumortier B.Ch.* Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. Paris, 1829.
Железнов Н.И. О развитии цветка и яичка в растении *Tradescantia virginica* L. Дисс. СПб., 1840.
[Зибольд К.] *Siebold C.* Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin, 1848.
[Келликер А.] *Kölliker A.* Die Lehre von den tierischen Zellen usw. – Z. wiss. Bot., 1845, 2.
[Лейдиг Ф.] *Leydig F.* Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt, 1857.
[Майер К.] *Mayer C.* Über Histologie und eine neue Einteilung der Gewebe des menschlichen Körpers. Bonn, 1819.
[Мейен Ф.] *Meyen F.* Phytotomie. Berlin, 1830.
[Моль Г.] *Mahl H. von.* Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. – Bot. Ztg., 1846, 4, 73.
[Негели К.] *Nägeli K.* Zellkerne, Zellenbildung und Zellwachstum bei den Pflanzen. – Z. wiss., Bot., 1844, 1, 34; 3–4, 22.
[Пуркине Я.Э.] *Purkyne J.E.* Über die Analogien in den Structurelementen des tierischen und pflanzlichen Organismus. 1839. In «Opera selecta», t. 1. Praha, 1948, S. 114.
[Ремак Р.] *Remak R.* Über extracellulare Entstehung tierischen Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. – Arch. Anat. und Physiol., 1852, Bd. 2, 47.
[Унгер Ф.] *Unger F.* Über merismatische Zellbildung bei der Entwicklung des Pollens. – Amtl. Ber., 21; Vereins deutsch. Naturf. u. Aerzte, Graz, 1843 (1844), S. 168.
[Фонтана Ф.] *Fontana F.* Traité sur le vénéin delà vipère... On y a joint sur la structure

primitive du corps animal. Florence, 1781.

Шванн Т. Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных: и растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.

[*Эренберг Х.*] *Ehrenberg Ch.* Die Infusionstierchen, als vollkommene Organismen. Leipzig, 1838.

Исторические исследования и обзоры.

Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.

[*Бейкер Дж.*] *Baker J.R.* The cell-theory: a restatement, history and critique. – *Guart. J. Micr. Sei.*, 1948, 89, 103, 1949, 90, 87; 1952, 93, 157.

Вермель Е.М. История учения о клетке. М., «Наука», 1970.

[*Гейденгайн М.*] *Heidenhain M.* Historische Entwicklung der Zellenlehre und des Protoplasmabegriffes bis zum Anfang der 60-er Jahre des XIX Jahrhunderts. – In «*Plasma und Zelle*», Ed. 1, 1907, S. 2.

Кацнельсон З.С. Клеточная теория в ее историческом развитии. Л., Медгиз, 1963.

Михайлов В.П. К истории гистологии и эмбриологии в Петербургском университете в первой половине XIX века, – *Вести. Ленинградск. ун-та*, 1956, 3, серия биол., вып. 1, 99.

[*Хьюз А.*] *Hughes A.* History of cytology. London-N.Y., 1959.

К главе 22.

Первоисточники.

[*Бергхаус Г.*] *Berghaus H.* Allgemeiner zoologischer Atlas oder Atlas der Tier-Geographie. Gotha, 1851.

Болотов А.Т. Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике. М., Изд. МОИП, 1952.

Борицов И.Г. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. – *Зап. Имп. Акад. наук*, 1865, вып. 7 (приложение).

[*Бэр К.М.*] *Baer K.* Végétation et climat de Nowaja Zemlia. – *Bull. scient. Acad. Imp. Sei. St.-Pétersb.*, 1838, 3.

Бэр К.М. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях. – *Уч. зап. Имп. Акад. наук*, 1854, т.2, вып. 4.

[*Верхолст П.Ф.*] *Verhüet P.F.* Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. – *Corresp. Math. et Phys*, 1838, 10.

[*Геер О.*] *Heer O.* Die Vegetationsverhältnisse des südöstlichen Teiles des Kanton Glarus. – *Mitt. Geb. theor. Erdkunde*, 1835, 1.

[*Глогер К.*] *Gloger C.L.* Die Abänderung der Vögel durch den Einfluss des Klimas. Breslau, 1833.

[*Гумбольдт А.*] *Humboldt A.* Essais de géographie botanique. Paris, 1805. (География растений. М.-Л., Сельхозгиз, 1936.)

[*Гумбольдт А.*] *Humboldt A.* Космос, ч. 1–5. М., 1848–1863.

[*Декандоль А.*] *Candolle A. de.* Géographie botanique raisonnée. Paris-Génève, 1855.

[*Декандоль О.П.*] *Candolle A.P. de.* Physiologie végétale, t. 1–3. Paris, 1832.

[*Жоффруа Сент-Илер И.*] *Geoffroy Saint-Hilaire I.* Histoire naturelle générale des règnes organiques. Principalement étudiée chez l'homme et les animaux, t. 1–2. Paris, 1854–1859. (Общая биология, т. 1, кн. 1, 2. М., 1860; Общая естественная история органических тел. Общая биология, т. 2, ч. 1. М., 1862).

Кеплен Ф.П. Вредные насекомые, т. 1–3. СПб., 1881–1883.

[*Кетлэ А.*] *Quetelet A.* Sur le climat de la Belgique. Des phénomènes périodiques des plantes. – *Ann. Observatoire Roy. Bruxelles*, 1846, № 5.

[*Кетлэ А.*] *Quetelet A.* Sur l'homme et le développement de ses facultés ou essai de

physique sociale, v. 1–2. Paris, 1835.

[Котта Г.] *Cotta H.* Основания лесоводства СПб., 1835.

Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки, с приложением рапортов, донесений и других неопубликованных материалов. М.-Л., Географии, 1949.

Ламарк Ж.Б. Философия зоологии, т. 1, гл. VII. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1935.

[Менетрие Э.] *Menetriad E.* Catalogue raisonné des objets zoologiques recueillies dans un voyage au Caucase. М., 1832.

Миддендорф А.Ф. Разбор сочинения г. Северцова под заглавием «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии». – В кн. «Двадцать пятое присуждение учрежденных П.Н. Демидовым наград, 26 мая 1856 г.» СПб., 1856, стр. 191–212.

Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири, ч. 1–2. СПб., 1860–1877.

Милль Д.С. Система логики силлогистической и индуктивной. М., 1843.

[Нордман А.Д.] *Nordmann A.* Observations sur la Faune Pontique (voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, exécuté en 1837 sous la direction de M. Anatole de Demidoff), t. 3. Paris, 1840.

[Паллас П.С.] *Pallas P. S.* Zoographia rosso-asiatica. S.-Psb., 1811–1830.

Рулье Н.Ф. О животных Московской губернии или о главных переменах в животных первозданных, исторических и ныне живущих в Московской губернии замечаемых. М., 1845.

Рулье К.Ф. Зообиология (1850). – В кн.: Б.Е. Райков. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 437–636.

Рулье К.Ф. Жизнь животных по отношению ко внешним условиям, – В кн. «Избранные биологические произведения». М., Изд-во АН СССР, 1954.

[Рупрехт Ф.И.] *Ruprecht F.J.* Flores Samojedorum cisuralensium. St.-Petersb., 1845.

Северцов Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии, 1855. 2-е изд. М., Изд-во АН СССР, 1950.

[Скоу И.Ф.] *Schouw J.F.* Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie. Berlin, 1822.

[Спенсер Г.] *Spencer H.* A theory of population, deduced from the general law of animal fertility. – Westminster Rev., 1852, 57.

[Теетцман] *Teetzman.* lieber die Südrussischen Steppen und über die darin im Taurischen Gouvernement belegenen Besitzungen des Herzogs von Anhalt-Köthen. Beiträge zur Kenntnis des Russischen Reiches und der angrenzenden Länder Asiens, Bd. 11, 1845.

[Турман Ю.] *Thurmann J.* Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines, étude de la dispersion des plantes vasculaires envisagée principalement quant à l'influence des roches sous-jacentes, t. 1–2. Berne, 1849.

[Форбс Э.] *Forbes E.* Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution considered as bearing on geology. – Report Brit. Assoc. Adv. Sci., 1843, 13.

[Хёвен И.] *Hoeven J. Van-der.* Handbuch der Zoologie, Bd. 1. Haag, 1828.

[Хогг И.] *Hogg J.* Observations on the development and growth of *Lymnaeus stagnalis*. – Quart. J. Micr. Sci., 1854, N 2.

[Циммерман Э.] *Zimmerman E.A.W.* Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten vierfüßiger Tiere, Bd. 1–3. Leipzig, 1778–1783.

[Шмарда Л.К.] *Schmarda L.K.* Die geographische Verbreitung der Tiere, Bd. 1–3. Wien, 1853.

Эверсман Э.А. Естественная история Оренбургского края, ч. 1–3. Оренбург, 1840–1868.

[Эдвардс У.Ф.] *Edwards W.F.* De l'influence des agents physiques sur la vie. Paris, 1824.

Исторические исследования и обзоры.

Алехин В.В. Русские степи и методы исследования их растительного покрова. – Бюлл. МОИП, 1931, отд. биол., т. 50, вып. 3–4.

Гептнер В.Г. Эдуард Александрович Эверсман. Зоолог и путешественник. М., изд. МОИП, 1940.

Дементьев Г.П. Николай Алексеевич Северцов – зоолог и путешественник. 2-е изд. М., изд. МОИП, 1948.

Дементьев Г.П. Русские основоположники экологии. – В кн. «Очерки по истории экологии». М., «Наука», 1970.

Щитков Б.М. О зоогеографическом делении суши и зоологической картографии, – В кн. «Памяти академика М.А. Мензбира». М.-Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Кашикаров Д.Н. Основы экологии животных. 2-е изд. Л., Учпедгиз, 1945.

Леонов Н.И. Александр Федорович Миддендорф. М., «Наука», 1967.

Марков М.В. Из истории казанской геоботанической школы. – Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1952, 112, кн. 7, 3.

Мензбир М.А. Орнитологическая география Европейской России. – Уч. зап. Московск. ун-та, отд. естеств. – историческ., 1882, вып. 2–3.

Микулинский С.Р. К.Ф. Рулье и его учение о развитии органического мира. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Микулинский С.Р. Развитие общих проблем биологии в России. Первая половина XIX в. М., Изд-во АН СССР, 1961, стр. 61–69, 151–165, 397–438.

Никольский Г.Б. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., «Наука», 1965.

Новиков Г.А. К истории отечественной экологии наземных позвоночных животных, – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1957, 16, вып. 3, 146.

Новиков Г.А. Из истории эволюционного учения. – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1958, 24, вып. 5, 2.

Новиков Г.А. Эрнст Геккель и экология животных, – Вестник Ленинградск. ун-та, 1959, № 3.

Новиков Г.А. К.Ф. Рулье как эколог. – Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960, 65, 135.

Новиков Г.А. Э.А. Эверсман и зарождение отечественной экологии животных. – Вопросы истории естествозн. и техники, 1967, вып. 21, 88.

[*Олли У.К., Эмерсон А., Парк О., Парк Т., Шмидт К.*] *Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park Th., Schmidt K.P.* In: Principles of animal ecology. Philadelphia-London, 1949, p. 13–43.

Петров В.С. Выдающийся русский биолог К.Ф. Рулье. М., изд. МОИП, 1949.

Пузанов И.И. Александр Давидович Нордман (1803–1866). М., «Наука», 1969.

Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Соболь С.Л. Биология. – В кн. «История естествознания в России», т. 1, ч. 2. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Формозов А.Н. Предисловие редакции. – В кн. *Н.А. Северцов*. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М., Изд-во АН СССР, 1950.

Чеснова Л.В. Очерки из истории прикладной энтомологии в России. М., Изд-во АН СССР, 1962.

К главе 23.

Первоисточники.

[*Бух Л.*] *Buch L. von.* Über die Ceratiten. – Abhandl. Kgl. Acad. Wiss. Berlin, 1850, S. 1.

Бэр К.М. Всеобщий закон природы, проявляющийся во всяком развитии. – В кн.: *К. Бэр*. Избранные работы. Л., 1924.

Бэр К.М. История развития животных, т. 1. Изд-во АН СССР, 1950.

Бэр К.М. Об искусственной и естественной классификациях животных и растений. – В кн. «Анналы биологии», т. 1. М., 1959.

Бэр К.М. О развитии жизни на Земле. – В кн. «Анналы биологии». М., 1959.

Бэр К.М. О сродстве животных. – В кн. «Анналы биологии», т. 1. М., 1959.

Герцен А.И. Публичные чтения г-на профессора Рулье. – Собрание сочинений, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Гёте И.В. Избранные сочинения по естествознанию. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Горянинов П.Ф. Общая органикология. – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Содэкгиз, 1959.

Горянинов П.Ф. Первые черты системы природы. – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Содэкгиз, 1959.

Горянинов П.Ф. Четвертичность природы. – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Содэкгиз, 1959.

Двигубский И.А. Слово о нынешнем состоянии земной поверхности. – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Содэкгиз, 1959.

Жоффруа Сент-Илер Э. О степени влияния окружающей среды на изменение животных форм... – Избранные труды. М., «Наука» 1970.

[*Котта Б.*] *Cotta B.* Geologisches Glaubensbekenntnis. Dresden, 1835.

Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.-Л., Биомедгиз, 1937.

Максимович М.А. Систематика растений. М., 1831.

[*Моритци А.*] *Moritzi A.* Réflexions sur l'espèce en Histoire naturelle, 1842.

[*Мэттью П.*] *Matthew P.* On naval timber and arboriculture. London, 1831.

Нодэн Ш. О видах и разновидностях. – В кн. *О. Сажрэ, Ш. Нодэн, Г. Мендель.* «Избранные работы о растительных гибридах». М.-Л., 1935.

[*Окен Л.*] *Oken L.* Lehrbuch der Naturphilosophie. Jena, 1810–1811.

[*д'Омалиус*] *d'Omalius d'Halloy J.B.J.* Eléments de géologie. Paris, 1831.

[*д'Омалиус*] *d'Omalius d'Halloy J.B.J.* Note sur la succession des êtres vivants. – Bull. Soc. géol. France, 1846, sér. 2, 3.

Рулье К.Ф. Избранные биологические произведения. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Рулье К.Ф. О животных Московской губ. М. 1845.

[*Тревиранус Г.*] *Treviranus G.* Biologie oder Philosophie der lebenden Natur, Bd. 1–6. Göttingen, 1802–1821.

[*Эйхвальд Э.И.*] *Eichwald E.* De regni animalis limitibus atque evolutionis gradibus. Dorpat, 1821.

[*Эйхвальд Э.И.*] *Eichwald E.* Zoologia specialis, t. 1–2. Wilnae, 1829.

[*Эйхвальд Э.И.*] *Eichwald E.* Ueber eine neue Einteilung der Tiere. – Z. organ. Physik, 1833, 3, H. 3.

Исторические исследования и обзоры.

Амлинский И.Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Бляхер Л.Я. От «позвоночной теории» черепа к учению о метамерии головы позвоночных. – В кн. «Анналы биологии», т. 1. М., 1959.

Дарвин Ч. Исторический очерк. – Соч., т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 261–269.

Канаев И.И. Гёте как естествоиспытатель. Л., «Наука», 1970.

Мечников И.И. О дарвинизме. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1943, стр. 3–69.

Микулинский С.Р. Развитие общих; проблем биологии в России. Первая половина XIX в. М., Изд-во АН СССР, 1961, стр. 283–438.

Поляков И.М. Курс дарвинизма. М., Учпедгиз, 1941.

Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России, т. 1–4. М.-Л., 1951–1959.

Соболь С.Л. Принцип естественного отбора в работах некоторых английских биологов 10-30-х годов XIX в. – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1962, 40,

вып. 9, 17.

Тимиразев К.А. Исторический метод в биологии. – Соч., т. 6. М., Сельхозгиз, 1938.

[Циммерман В.] *Zimmermann W.* Evolution. Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. München, 1953.

Forerunners of Darwin, 1745–1859. Baltimore, 1959.

К главе 25.

Маркс К. Капитал. – К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. 23, примечание к стр. 353.

Энгельс Ф. Анти-Дюринг. – К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 68–75, 147.

Энгельс Ф. Диалектика природы. – К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, стр. 512, 535, 536, 622, 632, 666.

Ленин В.И. Что такое «друзья народа» и как они воюют против социал-демократов. – Полн. собр. соч., т. 1, стр. 139.

Берман З.И., Зеликман А.Д., Парамонов А.А., Полянский Ю.И. История эволюционных учений в биологии. М.-Л., «Наука», 1966.

[Вейсман А.] *Weismann A.* Charles Darwin und sein Lebenswerk. Jena, 1909.

Дарвин Чарлз. Соч., т. 1–9. М., Изд-во АН СССР, 1935–1959.

Дарвин Чарлз. Воспоминания о развитии моего ума и характера. Автобиография. Дневник работы и жизни. М., Изд-во АН СССР, 1957.

[Зейдлиц Г.] *Seidlitz G.* Die Darwinsche Theorie. Eli Vorlesungen über die Entstehung der Tiere und Pflanzen durch Naturzüchtung. 2-te Aufl. Leipzig, 1875.

Некрасов А.Д. Чарлз Дарвин. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Роменс Дж. Теория Дарвина и важнейшие из ее применений. М., 1899.

Тимиразев К.А. Чарлз Дарвин и его учение. – Соч., т. 7. М., Сельхозгиз, 1939.

Уоллес А.Р. Дарвинизм. 2-е изд. М., 1911.

Филиппченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX в. М., 1923.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. М., Изд-во АН СССР, 1946.

[Шмидт О.] *Schmidt O.* Deszendenzlehre und Darwinismus. Leipzig, 1873.

К главе 26.

Первоисточники.

Дарвин Ч. Происхождение видов. – Соч., т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1939.

Карпинский А.П. Об аммонях артинского яруса... – Собрание сочинений, т. 1. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1945.

Ковалевский В.О. Палеонтология лошадей. М., Изд-во АН СССР, 1948.

Неймайр М. Корни животного царства. М., 1898.

Неймайр М. История Земли, т. 2. СПб., 1902.

Сушкин П.П. Обратим ли процесс эволюции, Пг., 1915.

Исторические исследования и обзоры.

Борисяк А.А. Из истории палеонтологии. Л., 1926.

Борисяк А.А. В.О. Ковалевский. Его жизнь и научные труды. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Вальтер И. История Земли и жизни, вып. 1–3. СПб., 1910–1911.

Давиташвили Л.Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1948.

Давиташвили Л.Ш. В.О. Ковалевский. 2-е изд. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Давиташвили Л.Ш. Развитие и современное состояние палеонтологии. – В кн. «Основы палеонтологии». Общая часть. М., Изд-во АН СССР, 1959.

К главе 27.

Первоисточники.

[Бенеден Э.] *Bernden E. van, Julin Ch.* La Segmentation chez les Ascidien et ses rapports avec l'Organisation de la larve. – Arch. biol., 1884, Bd. 5.

[Бэр К.М.] *Baer K.M.* Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbeltiere. – Mdm Acad. Sei. SPb. 1873, Bd. 19, N 8.

[Вейсман А.] *Weismann A.* Zur Embryologie der Insecten. – Arch. Ana. und Physiol., 1864, S. 265.

Ганин М.С. История развития яйца мух (*Nematocera*). – Зап. Имп. Акад. наук, 1866, 2 (приложение), 1.

Ганин М.С. История развития сложных асцидий. – Варшавск. университетск. изв., 1870, 4, 407.

[Гатчек Б.] *Hatschek R.* Studien über Entwicklung des Amphioxus. – Arb. Zool. Inst., Wien, 1881, 4.

[Геймонс Р.] *Heymons B.* Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Jena, 1895.

Геккель Э. Теория гастрей, филогенетическая классификация животного царства и гомология зародышевых листков. – В кн.: Ф. Мюллер, Э. Геккель. Основной биогенетический закон. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940.

[Жиар А.] *Giard A.* Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. – Arch. zool. expér., et gén., 1872, 1, 501.

[Земнер К.] *Semper K.* Kritische Gänge. III. Die Keimblättertheorie und die Genealogie der Tiere. – Arb. zool.-zootom. Inst., Würzburg, 1874, 1.

Ковалевский А.О. История развития простых асцидий. – Избранные работы. М., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 41–78.

Ковалевский А.О. История развития *Amphioxus lanceolatus*. – Избранные работы, 1951, стр. 7–40.

Ковалевский А.О. Анатомия и история развития *Phoronis*. – Зап. Имп. Акад. наук, 1867, 2 (приложение).

Ковалевский А.О. К истории развития *Amphioxus lanceolatus*. – Зап. Киевск. об-ва естествоисп., 1870, стр. 27.

Ковалевский А.О. Дальнейшие исследования по развитию простых асцидий. – Избранные работы, 1951.

Ковалевский А.О. Эмбриологические последования червей и членистоногих. – Избранные работы, 1951.

Ковалевский А.О. Дальнейшие исследования истории развития *Amphioxus lanceolatus*. – Избранные работы, 1951.

[Ковалевский А.О.] *Kowalewsky A.O.* Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. – Biol. Centralbl., 1886, 6, 49.

[Купфер К.] *Kupffer C.* Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. – Arch. mikr. Anat., 1870, 6, 115.

Мечников И.И. Эмбриологические исследования насекомых. – Соч., т. 2. М., Изд-во АМН СССР, 1953.

Мечников И.И. Материалы по эмбриологии, т. 8. Эмбриональное развитие простых асцидий. – Соч., т. 2. М., Изд-во АМН СССР, 1953.

Мечников И.И. Современное состояние науки о развитии животных. – Соч., т. 2. М., Изд-во АМН СССР, 1953.

Мечников И.И. Эмбриологические исследования медуз. – Соч., т. 3. М., Изд-во АМН СССР, 1955.

Мечников И.И. Александр Онуфриевич Ковалевский. – Избранные произведения. М., Учпедгиз, 1956.

Светлов П.Г. Субституции при образовании зародышевых листков. – Труды Ин-та морфол. животн. им. А.Н. Северцова, 1959, 27.

[Цаддах Г.] *Zaddach G.* Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. 1. Heft. Die Entwicklung des Phryganideneies. Berlin, 1854.

[Шульце Л.] *Schultze L.* Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis* L. und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. – Jena. Z. Naturwiss., 1900, 33.

Исторические исследования и обзоры.

Бляхер Л.Я. История эмбриологии в России (с середины XIX до середины XX века). Беспозвоночные. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Кушакевич С. Очерк учения о зародышевых, листках в его прошлом и настоящем. – Зап. Новороссийск, об-ва естествоисп., 1906, 29, стр. 83.

Мирзоян Э.Н. Индивидуальное развитие и эволюция. (Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза). М., Изд-во АН СССР, 1963.

[Оппенгеймер Дж.] *Oppenheimer J.M.* Essays in the history of embryology and biology. Cambridge – London, 1967.

К главе 28.

Первоисточники.

[Гегенбаур К.] *Gegenbaur K.* Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig, 1870.

[Гегенбаур К.] *Gegenbaur K.* Über das Archipterygium. – Jena. Z. Naturwiss., 1872, 7.

[Геккель Э.] *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen, Bd. 1–2. Berlin, 1866.

Северцов А.Н. Очерки по истории развития мускулов, нервов и скелета конечностей низших Tetrapoda. К теории пятипалой конечности позвоночных, – Собрание сочинений, т. 2. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Холодковский Н.А. Учебник зоологии и сравнительной анатомии. СПб., 1909.

Шимкевич В.М. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. 2-е изд. СПб., М., 1912.

Исторические исследования и обзоры.

Бляхер Л.Я. От «позвоночной теории» черепа к учению о метамерии головы позвоночных. – В кн. «Анналы биологии», т. 1. М., 1959.

Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во, АН СССР, 1962.

Бляхер Л.Я. Аналогия и гомология. – В сб. «Идея развития в биологии». М., «Наука», 1965.

Канаев И.И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.-Л., «Наука», 1966.

Матвеев Б.С. Сравнительная анатомия в Московском университете (1755–1940). – Уч. зап. МГУ, Юбилейная серия. Биол., 1940, вып. 54.

[Норденшельд Э.] *Nordenskiöld E.* Die Geschichte der Biologie. Jena, 1926.

[Рассел Э.] *Russel E.S.* Form and function. A contribution to the history of animal morphology. London, 1916.

К главе 29.

Первоисточники.

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии, т. 1, 3-е изд. М., «Наука», 1964.
- [Бючли О.] *Bütschli O.* Bemerkungen zur Gastraeatheorie. – *Morphol. Jahrb.*, 1884, 9.
- Бючли О. Лекции по сравнительной анатомии, т. 1. Пг., 1917.
- [Бенеден Э. ван] *Beneden E. van.* Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf basées sur l'étude de son mode de formation et des premiers phénomènes embryonnaires. – *Mém. Acad. Bruxelles*, 1870, 34.
- [Гатчек Б.] *Hatschek B.* Lehrbuch der Zoologie. Leipzig, 1888.
- [Гатчек Б.] *Hatschek B.* Das neue zoologische System. Leipzig, 1911.
- [Геккель Э.] *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen, Bd. 2. Berlin, 1866.
- [Геккель Э.] *Haeckel E.* Die Gastreatheorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und Homologie der Keimblätter. – *Z. Med. und Naturwiss.*, 1873, 8.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. – Соч., т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Дарвин Ч. Очерк 1842 года. – Соч., т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. 5-е изд. М., «Сов. наука», 1959.
- [Карус Ю.В., Герштедкер К.] *Carus J.V., Gerstaecker K.* Handbuch der Zoologie. Leipzig, 1863.
- [Клаус К., Гроббен К.] *Claus C., Grobben K.* Lehrbuch der Zoologie. Leipzig, 1916.
- [Ланкестер Э.Р.] *Ray-Lankester E.* Treatise on Zoology, v. 1. London, 1900.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., ИЛ, 1947.
- [Перье Э.] *Perrier E.* Traité de zoologie, 1893.
- Холодковский Н.А. Учебник зоологии и сравнительной анатомии. 1-е изд. СПб., 1905.
- Шимкевич В.М. Биологические основы зоологии, т. 1–2. Пг., 1923.
- [Шнейдер К.] *Schneider K.* Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, 1902.

Исторические исследования и обзоры.

- Бляхер Л.Я. Очерк истории морфологии животных. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Гептнер В.Г. Проблема вида в современной зоологии. – В кн.: Э. Майр. Систематика и происхождение видов. Вступительная статья. М., ИЛ, 1947.
- [Карус Ю.В.] *Carus J.V.* Geschichte der Zoologie. Geschichte der Wissenschaften in Deutschland, Bd. 12, 1872.
- Курс зоологии, т. 1–2. Под ред. Б.С. Матвеева. М., Учпедгиз, 1939–1940.
- Маркевич А.П. Развитие животного мира, ч. 1. Изд-во Киевск. ун-та, 1957.
- Руководство по зоологии, т. 1. Под ред. Л.А. Зенкевича. М., Биомедгиз, 1937.
- Федотов Д.М. Очерк эволюции животного мира. – Труды Палеозоологическ. ин-та АН СССР, 1935, 4.
- Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука», 1966.

К главе 30.

Первоисточники.

- [Белл Ч.] *Bell Ch.* Idea of a new anatomy of the brain. London, 1811.
- Бернар Кл. Жизненные явления, общие животным и растениям. СПб., 1878.
- Бернар Кл. Лекции по экспериментальной патологии. М.-Л., Биомедгиз, 1937.
- Введенский Н.Е. Полное собрание сочинений, т. 1–7. Изд-во ЛГУ, 1951–1963.
- Гельмгольц Г. Популярные речи, ч. 1. СПб., 1898.

Глебов И.Т. Рассуждение о страстях (1834). – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Соцэкгиз, 1959.

Данилевский В.Я., Сеченов И.М., Вериго Б.Ф. Первые отечественные исследования по электроэнцефалографии. М., Медгиз, 1949.

Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека и животных, – Соч., т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1953.

[Дю Буа-Реймон Э.] *Du Bois-Reymond E.* Untersuchungen über tierische Elektrizität. Berlin, 1848.

Дядьковский И.Е. Рассуждение об образе действия лекарств на человеческое тело. – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Соцэкгиз, 1959.

[Мажанди Ф.] *Magendie Fr.* Experiences sur les fonctions des racines des nerfs rachidiens. Paris, 1822.

Мухин Е.О. О месте и действиях чувствительности. – В кн. «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.» М., Соцэкгиз, 1959.

[Мюллер И.] *Müller J.* Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes des Menschen und Tiere... Leipzig, 1826.

Павлов И.П. Лекции о работе главных пищеварительных желез (1897). – Полное собрание сочинений, т. 2, кн. 2. 2-е изд. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951.

Сеченов И.М. Избранные произведения, т. 1–2. М., Изд-во АН СССР, 1952–1956.

Сеченов И.М. Физиология нервной системы. СПб., 1866.

Ферворн М. Общая физиология, т. 1–2. М., 1897.

Филомафитский А.М. Физиология, изданная: для руководства своих слушателей, ч. 1–3, М., 1836–1840.

Исторические исследования и обзоры.

Анохин П.К. От Декарта до Павлова (300 лет теории рефлекса). М., Медгиз, 1945.

Гутман Э. Юрий Прохаска и рефлекторная теория. Прага, 1952.

Карлик Л.Н. Клод Вернар (1813–1878). М. «Наука», 1964.

Квасов Д.Г. Рефлексы головного мозга И.М. Сеченова и русская физиологическая наука XVIII и первой половины XIX столетия. – В сб. «Сознание и рефлекс». М.-Л., «Наука», 1966.

Коштова Х.С. Очерки по истории физиологии в России. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Микулинский С.Р. Развитие общих проблем биологии в России. Первая половина XIX в. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Микулинский С.Р., Ярошевский М.Г. Об историческом пути психофизиологии. М., «Знание», 1970.

[Ротшух К.] *Rotschuh K.* Geschichte der Physiologie. Berlin – Göttingen, 1953.

Тимирязев Н.А. Исторический метод в биологии. – Соч., т. 6. М., Сельхозгиз, 1939.

[Фостер М.] *Foster M.* Lectures on the history of physiology. Cambridge, 1924.

[Франклин К.] *Franklin K.* A short history of physiology. London, 1933.

[Фултон Дж.] *Fulton John F.* Historical development of physiological thought. N. Y., 1959.

[Фултон Дж.] *Fulton J.F., Wilson L.* Selected Readings in the History of Physiology. 2 ed. Illinois, 1966.

К главе 31.

Первоисточники.

[Аллен Дж.] *Allen J. A.* The geographical distribution of the Mammals, considered in relation to the principal ontological regions of the earth, and the laws that govern the distribution of animal life. – Bull. United State Geol. and Geogr. Survey of the Territories, 1878, 4.

- [*Апштейн К.*] *Apstein K.* Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel-Leipzig, 1896.
- Бекетов А.Н.* География растений. СПб., 1896.
- [*Бленфорд В.*] *Blanford W. T.* Presid. Address to the Geological Society. – Quart. Geol. Soc., 1890, p. 59.
- Богданов М.Н.* Лекции по зоологии позвоночных. Литографир. изд. СПб., 1884.
- Богданов М.Н.* Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины средней и нижней Волги (биогеографические материалы). – Труды Об-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, 1871, 1.
- Борицов. И.Г.* Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. – Зап. Имп. Акад. наук, 1865, 7 (приложение).
- [*Брандт К.*] *Brandt K.* Ueber den Stoßwechsel im Meere. – Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel, 1899, 4.
- Бэр К.М.* Рыболовство в Каспийском море и в его притоках. – В кн. «Исследования о состоянии рыболовства в России», т. 2. СПб., 1860.
- [*Вальтер И.*] *Walther J.* Bionomie des Meeres, 1893–1894.
- [*Варминг Е.*] *Warming E.* Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin, 1896. Русск. перев.: Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ. М., 1901; Распределение растений в зависимости от внешних условий. (Экологическая география растений). СПб., 1902.
- [*Гейлприн А.*] *Heilprin A.* The geographical and geological distribution of animals. London, 1887.
- [*Геккель Э.*] *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen, Bd. 1–2. Berlin, 1866.
- [*Гексли Т.*] *Huxley Th.H.* On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. – Proc. Zool. Soc. London, 1868, p. 294.
- [*Гризебах А.*] *Griesebach A.* Über den Einfluss des Klimas auf die Begrenzung der natürlichen Floren. In «Gesammelte Abhandlungen». Leipzig, 1838.
- [*Гризебах А.*] *Griesebach A.* Die Vegetation der Erde. Leipzig, 1866.
- [*Гризебах А.*] *Griesebach A.* Растительность земного шара согласно климатическому ее распределению, т. 1–2. СПб., 1874–1877.
- Дарвин Ч.* Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни. – Соч., т. 2. М.-Л., Биомедгиз, 1936.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. – Соч., т. 3. 1939. М., Изд-во АН СССР, стр. 314–366, 459–485, 563–605.
- [*Девенпорт Ч.*] *Davenport Ch.B.* Experimental Morphology, v. 1–2. London-N.Y.; 1897–1899.
- Докучаев В.В.* Русский чернозем. – Избранные сочинения. М., Сельхозгиз, 1954.
- Докучаев В.В.* Наши степи прежде и теперь, – Избранные сочинения. М., Сельхозгиз, 1954.
- Докучаев В.В.* К учению о зонах природы, – Избранные сочинения. М., Сельхозгиз, 1954.
- [*Друде О.*] *Drude O.* Die Florenreiche der Erde. Gotha, 1884.
- [*Друде О.*] *Drude O.* Pflanzengeographie. In: *Neumayer*: Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen. Berlin, 1888.
- [*Друде О.*] *Drude O.* Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart, 1890.
- [*Земпер К.*] *Semper K.* Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Bd. 1. Leipzig, 1880.
- [*Йегер Г.*] *Jäger G.* Deutschlands Tierwelt nach ihren Standorten eingeteilt, Bd. 1–2. Stuttgart, 1874.
- [*Каульс Г.*] *Cowles H.C.* The ecological relations of the Vegetation on the dunes of Lake Michigan. – Bot. Gaz., 1899, 27.

- [Каульс Г.] *Cowles H.C.* The physiographic ecology of Chicago and vicinity. – Bot. Gaz., 1901, 31.
- [Кернер А.] *Kerner A.* Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863.
- Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. – Труды Об-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, 1888, 18, вып. 5; 1891, 22, вып. 6.
- Костычев П.А. Почвы Черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. 1886. 2-е изд. М., Сельхозгиз, 1949.
- Костычев П.А. Связь между почвами и некоторыми растительными формациями. – Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Краснов А.Я. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. – Зап. Русск. геогр. об-ва, 1888, 19.
- Краснов А.Н. География растений. Законы распределения растений и описание растительности земного шара. – Основы земледования, вып. 4, ч. 1. Харьков, 1899.
- Крылов П.Я. Очерк растительности Томской губернии. Томск, 1898.
- [Кук А.] *Cooke A.H.* Molluscs. – Cambridge Natural History, 1895, 3.
- [Кюне В.] *Kühne W.* Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig 1864.
- Леваковский Н.Ф. О влиянии некоторых внешних условий на форму корней. – Изв. и уч. зап. Казанск. ун-та, 1868, вып. 3–4.
- [Лидекер Р.] *Lydekker B.* A geographical history of mammals. Cambridge, 1896.
- Литвинов Д.И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России. – Бюлл. МОИП, 1891, вып. 3.
- Литвинов Д.И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России. М., 1891.
- [Лоренц И.Р.] *Lorenz J.R.* Allgemeine Resultate aus den pflanzengeographischen und genetischen Untersuchungen der Moore in präalpinen Hügellande Salzburgs. – Flora, 1858, Bd. 41.
- [Лоренц И.Р.] *Lorenz J.R.* Bericht über die Bedingungen der Aufforstung und Kultivirung des croatischen Karstgebirges. Wien, 1860.
- [Лоренц И.Р.] *Lorenz J.R.* Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen in Quarnerischen Golfe. Wien, 1863.
- [Мебиус К.] *Möbius K.* Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin, 1877.
- Мензбир М.А. Орнитологическая география Европейской России. – Уч. зап. Московск. ун-та, отд. естественно-историческ., 1882, вып. 2–3, 1 – 524.
- [Меррием Ч.] *Merriam Ch.H.* The geographical distribution of life in North America. – Proc. Bioi. Soc. Washington, 1892, 7.
- [Меррием Ч.] *Merriam Ch.H.* Life Zones and Crop Zones. – Bull. Biol. Survey, 1898, 10.
- Мивдендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири, ч. 2, отд. 5. СПб., 1869.
- [Ортман А.] *Ortmann A.* Grundzüge der maritimen Tiergeographie. Jena, 1896.
- Пачоский И.К. Стадии развития флоры. – Вестник естествозн., 1891, 8.
- [Пачоский И.К.] *Paczoshi J.K.* Zycie gromadne roślin. – Wszechäwiat, 1896, 16, № 26–28.
- [Рейхенов А.] *Reichenow A.* Über die Begrenzung der zoogeographischen Regionen vom ornithologischen Standpunkte. – Zool. Jahrb., 1888, 3. Рунрехт Ф.И. Геоботанические исследования о черноземе. – Зап. имп. Акад. наук, 1867, вып. 10.
- [Рютимейер Л.] *Rutimeyer L.* Über die Herkunft unserer Tierwelt. Basel, 1867.
- [Сакс Ю.] *Sachs J.* Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig, 1865.
- Северцов Н.А. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Северцов Н.А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка. – Изв. Русск. геогр. об-ва, 1877, 13, вып. 3.
- Силантьев А.А. Фауна Падов, имения В.Л. Нарышкина Балашовского у. Саратовской губ. СПб., 1894.
- Силантьев А.А. Зоологические исследования 1894–1896 гг. – Труды экспедиции Лесн.

департ., научн. отд., 1898, 4, вып. 2.

Силантьев А.А. Вредная деятельность зайцев, водяных крыс и мышей, с кратким обзором массового размножения последних в России в 1894 г. СПб., 1898.

[Скелтер Ф.Л.] *Sclater Ph. L.* On the general geographical distribution of the members of the class Aves. – J. and Proc. Linnean Soc. London, 1858, 2.

[Скелтер Ф.Л.] *Sclater Ph. L.* The geographical distribution of mammals. – Manchester Sei. Lectures, 1874, Ser. 6, N 5.

[Скелтер В., Скелтер Ф.] *Sclater W. L. Sclater Ph. L.* The geography of mammals. London, 1899.

[Спенсер Г.] *Spencer H.* First Principles. London, 1863.

Туркин Я.В. Обзор охотничьего хозяйства России в 1893 г. – Охотничья газета, 1894, М 1, 2; № 2, 17; № 3, 38.

Уоллес А.Р. Малайский архипелаг. СПб., 1874.

[Уоллес А.Р.] *Wallace A.R.* The geographical distribution of animals, v. 1–2. London, 1876.

[Уоллес А.Р.] *Wallace A.R.* Island life. London, 1881.

[Уэлдон В.Ф.] *Weldon W.F.* Organic variations and their interpretation. – Nature, 1898, 58.

[Форбс С.] *Forbes S.A.* Noxious and beneficial insects. – Report Illin. State Entomologist, 1895, 19.

[Хульт Р.] *Hult R.* Blekinges vegetations. – Medd. Soc. fauna et flora Fennica, 1885, 12.

[Хульт Р.] *Hult R.* Die alpinen Pflanzenformationen des nördlichsten Finlands. – Medd. Soc. fauna et flora Fennica, 1888, 16.

[Хэдсон У.] *Hudson W.H.* The naturalist in La-Plata. London, 1892.

Шелфорд В.Э. Зоны жизни и современная экология. – В сб. «Вопросы экологии и биоценологии». Л., 1934.

[Шимпер А.Ф.] *Schimper A.F.* Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898.

[Шмарда Л.К.] *Schmarda L.K.* Die geographische Verbreitung der Tiere. Bd. 1–3. Wien, 1853.

[Шретер К., Нурхнер О.] *Schröter K., Kirchner O.* Die Vegetation des Bodensees. – Schritten Verein Gesch. Bodensees Umgeb., 1896, 25, S. 1; 1902, 31, S. 1.

[Энглер А.] *Engler A.* Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. 1–2. Leipzig, 1879–1892.

Исторические исследования и обзоры.

Алехин В.В. География растений (основы фитогеографии, экологии и фитоценологии). 2-е изд. М., «Сов. наука», 1944, стр. 10–19.

Базилевская Н.А., Белоконов И.П., Щербакова А.А. Краткая история ботаники. М., «Наука», 1968.

Борисов П.Г. Научно-промысловые исследования на морских и пресных водоемах. 2-е изд. М., «Пищевая промышленность», 1964, стр. 23–43.

Борисов П.Г., Никольский Г.В. Основные этапы развития отечественных биологических рыбо-хозяйственных исследований за последние 100 лет. – Зоол. журн., 1961, 40, вып. 8.

Воронов А.Г. Биогеография (с элементами биологии). Изд-во МГУ, 1963, стр. 20–23.

Воронов А.Г. Геоботаника. М., «Высшая школа», 1963, стр. 5–12.

Воронов А.Г. Развитие учения о фитоценозах. – В кн. «Очерки по истории экологии», М., «Наука», 1970, стр. 195–222.

Житков Б.М. О зоогеографическом делении суши и зоологической картографии. – В сб. «Памяти академика М.А. Мензбира». М.-Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 1. М., «Сов. наука», 1951, стр. 15–18.

Зернов С.А. Общая гидробиология. 2-е изд. М., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 11–18.

Наймарков Д.Н. Основы экологии животных. 2-е изд. Л., Учпедгиз, 1945, стр. 30–38.

- Мазурмович Б.Н.* Выдающиеся отечественные зоологи. М., Учпедгиз, 1960.
- Наумов Н.Н.* Развитие представлений о популяциях в экологии животных. – В кн. «Очерки по истории экологии». М., «Наука», 1970, стр. 106–146.
- Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., «Наука», 1965, стр. 15–29.
- Новиков Г.А.* К истории отечественной экологии наземных позвоночных животных. – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1957, 16, 146.
- Новиков Г.А.* Эрнст Геккель и экология животных. – Вестник Ленинградск. ун-та, 1959, № 3, серия биол., вып. 1.
- Новиков Г.А.* Сто лет экологии Эрнста Геккеля. – В кн. «Очерки по истории экологии». М., «Наука», 1970, стр. 22–76.
- Новиков П.А.* Зоология. – В кн. «История естествознания в России», т. 3. Геолого-геогр. и биол. наука. М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 272–346.
- [*Олли У., Эмерсон А., Парк О., Парк Т., Шмидт К.*] *Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park Th., Schmidt K.P.* Principles of animal ecology. Philadelphia-London, 1949, p. 13–43.
- Северцов С.А.* Дарвинизм и экология. – Зоол. журн., 1937, 16, вып. 4.
- Словарь-справочник энтомолога. М.-Л., Сельхозгиз, 1955.
- Суворов Е.Н.* Основы ихтиологии. 2-е изд. М., «Сов. наука», 1948, стр. 13–19.
- Ушман Г.* Определение Эрнстом Геккелем понятия «экология». – В кн. «Очерки по истории экологии», М., «Наука», 1970, стр. 10–21.
- Чеботарев Р.С.* Очерки по истории медицинской ветеринарной паразитологии, (с древнейших времен до конца XIX в.). Минск, «Наука и техника», 1965.
- Чеснова Л.В.* Очерки из истории прикладной энтомологии в России. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Шенников А.П.* Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. – Сов. ботаника, 1937, № 5.
- Шенников А.П.* Дарвинизм и фитоценология. – Сов. ботаника, 1938, № 3.
- Шенников А.П.* Введение в геоботанику. Изд-во ЛГУ, 1964, стр. 20–22.
- Щербакова А.А.* Ботаника. – В кн. «История естествознания в России», т. 3. Геолого-геогр. и биол. науки. М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 398–447.
- Ярошенко П.Д.* Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1961, стр. 6–18.

К главе 32.

- Первоисточники.*
- Баталин А.Ф.* О дихогамии у *Sy. inga*, *Sagina* и др. *Alsineae*. – Труды Второго съезда русск. естествоиспыт. в Москве в 1869 г., ч. 2, 1870, протоколы заседаний Бот. отд., стр. 13.
- Бородин И.П.* Процесс оплодотворения в растительном царстве. 2-е изд. СПб., 1896.
- [*Гиньяр Л.*] *Guignard L.* Note sur la structure et les fonctions du suspenseur embryonnaire chez quelques Légumineuses. – Bull. Soc. bot., 1880, 27, 253.
- [*Гиньяр Л.*] *Guignard L.* Sur les anthéroзоïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. – С. г. Acad. Sci. Paris, 1899, 128, 864.
- Горожанкин И.Н.* О корпускулах и половом процессе у голосеменных растений. – Уч. зап. Московск. ун-та, 1880, 1, 174.
- [*Гофмейстер В.*] *Hofmeister W.* Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851.
- Дарвин Ч.* Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми, – Соч., т. 6. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Дарвин Ч.* Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. –

Соч., т. 6. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Дарвин Ч. Различные формы цветов у растений одного и того же вида. – Соч., т. 7. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1948.

Железнов Н.И. О происхождении зародыша и теориях происхождения растений. СПб., 1842.

Железнов Н.И. О развитии цветка и яичка в растении *Tradescantia virginica* L. СПб., 1840.

[Лецик-Суминский М.] *Leszczyc-Sumrashi M.H.* Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter. Berlin. 1848.

Навашин С.Г. Краткий отчет о продолжении наблюдений над оплодотворением в семействе березовых. – Труды СПб. об-ва естествоисп., 1894, 24, вып. 3, отд. бот., 11.

Навашин С.Г. О пыльцевой трубке у вяза. – Изв. Академии наук, 1898, 8, № 5, 345.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1964.

[Прингсгейм Н.] *Pringsheim N.* Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. – Jahrb. wiss. Bot., 1858, 1, 1.

[Радлькофер Л.] *Radihofer L.* Die Befruchtung der Phanerogamen. Leipzig, 1856.

[Тюлан Л.] *Tulasne L.R.* Etudes d'embryogénie végétale. – Ann. Sei. Nat. Bot., 1849, 12, 21.

[Тюре Ж.] *Thuret G.* Sur la fécondation des Fucacées. – C. r. Acad. Sei. Paris, 1853, 36, 745.

Ценковский Л.С. Несколько факторов из истории развития хвойных растений. Рассуждение написанное для получения степени магистра. СПб., 1846.

[Шахт Г.] *Schacht H.* Ueber Pflanzen-Befruchtung. – Jahrb. wiss. Bot., 1858, 1, 193–232.

[Шельвер Ф.] *Schelver F.J.* Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze. Heidelberg, 1812.

[Шлейден М.] *Schleiden M.J.* Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. – Arch. Naturgesch., 1837, 1, 289.

[Шлейден М.] *Schleiden M.J.* Grundriss der Botanik zum Gebrauch bei seinen Vorlesungen. Leipzig, 1846.

[Шлейден М.] *Schleiden M.J.* Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo's bei den Phanerogamen. – Nova Acta physico-medica. Acad. Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum, 1839, 19, 27.

Исторические исследования и обзоры.

Каменский Ф. К истории полового процесса у растений. Одесса, 1897.

Курсанов Л.И. Антон де Бари и его значение в развитии микологии и фитопатологии. – Уч. зап. Московск. ун-та, 1940, вып. 36, 112.

Курсанов Л.И. Микология. М., Учпедгиз, 1940.

Мейер К.И. Работы Вильгельма Гофмейстера и их значение. – Труды Бот. сада Московск. ун-та, 1941, вып. 4, 20.

К главе 33.

Первоисточники.

[Арбер Н., Паркин Дж.] *Arber N., Parkin J.* On the origin of Angiosperms. – J. Linnean Soc. Bot., 1907, 38, 29.

[Ашерзон П.] *Ascherson P.* Flora der Provinz Brandenburg, der Altmark und des Herzogthums Magdeburg. Berlin, 1864.

[Бессу Ч.] *Bessey Ch.* The phylogeny and taxonomy of Angiosperms. – Bot. Ztg, 1917, 24, 145.

[Бунге А.] *Bunge A.* Generis Astrogali species gerontogae. St.-Petersb., 1869.

[Гофмейстер В.] *Hofmeister W.* Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenebildung der Coniferen. Leipzig, 1851.

[Дитель П.] *Dietel P.* Betrachtungen über die Verteilung der Uredineen. – Cbl. Bakteriол., 1904, 2. Abt., 12.

[Краузе Э.] *Krause E.* Die botanische Systematik in ihrem Verhältnis zur Morphologie. Weimar, 1866.

[Энглер А., Прантль К.] *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 188? – 1907.

Исторические исследования и обзоры.

[Аллан М.] *Allan M.* The Hookers of Kew. London, 1967.

Базилевская Н.А., Мейер К.Н., Станков С.С., Щербакова А.А. Выдающиеся отечественные ботаники. М., Учпедгиз, 1957.

[Бауэр Ф.] *Bower F.O.* Joseph Dalton Hooker. London-N.Y., 1919.

[Грин Дж.] *Green J.R.* A history of botany. 1860–1900. Oxford, 1909.

Гроссгейм А.А. К вопросу о графическом изображении с тотемы цветковых растений. – Советская ботаника, 1945, 13, № 3.

[Дилз Л.] *Diels L.* Adolf Engler zum Gedächtnis. – Naturwissenschaften, 1931, Н. 48, 962.

[Дьюпри А.] *Dupree A.H.* Asa Gray. Cambridge, 1959.

Имс А.Дж., Мак-Даниэльс Л.Г. Введение в анатомию растений. М.-Л., Сельхозгиз, 1935, стр. 308.

[Костантен Ж.] *Costantin J.* Aperçu historique des progrès de la botanique depuis cent ans (1834–1934). Paris, 1934.

Мейер К.И. Работы Вильгельма Гофмейстера и их значение. – Труды Бот. сада Московск. ун-та, 1941, вып. 4, 20.

[Мебиус М.] *Möbius M.* Geschichte der Botanik. Von den ersten Anfängen zur Gegenwart. Jena, 1937.

Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 4. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 468–612.

[Рид Х.] *Reed H.S.* A short history of the plant Sciences. Waltham, 1942.

Старостин Б.А. О связях естественных и филогенетических систем покрытосеменных в историческом аспекте. – Бюлл. МОИП, 1964, 69, вып. 3, 129.

Старостин Б.А. Первые естественные системы покрытосеменных в России в додарвиновский период. – Вопросы истории естествознания и техники, 1966, М, 20, 69–70.

[Трелиз В.] *Trelease W.* The progress made in botany during the nineteenth century. – Trans. Acad. Sci. Louis., 1901, 11, № 7.

К главе 34.

Первоисточники.

Баранецкий О.В. Исследования над диосмосом по отношению его к растениям. СПб., 1870.

Баранецкий О.В. О периодичности истечения сока травянистых растений и причинах этой периодичности. – Труды СПб. об-ва естествоисп., 1873, 4, вып. 1, 1.

Баталин А.Ф. Новые наблюдения над движением листьев у *Oxalis*. – Труды СПб. бот. сада, 1871, 1, вып. 1, 35.

Баталин А.Ф. О влиянии света на образование формы растения. СПб., 1872, стр. 50.

Бородин И.П. Физиологические исследования над дыханием листоносных побегов. – Труды СПб. об-ва естествоисп., 1876, 7, 1.

Буссенго Ж.Б. Избранные произведения по физиологии растений и агрохимии. М., Сельхозгиз, 1957.

Вальц Я.Я. О влиянии света на некоторые процессы растительной жизни. – Зап. Новороссийск. ун-та, 1876, 18, 1-28.

[Визнер Ю.] *Wiesner J.* Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien, 1877.

Воронин М.С. Избранные произведения. М., Сельхозиздат, 1961.

Вотчал Е.Ф. О движении пасоки в растении. М., 1897.

Гайдуков Н.М. О влиянии окрашенного света на окраску осциллярий. – Бот. зап., 1903, вып. 22.

[Гофмейстер В.] *Hofmeister W.* Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig, 1867.

Дарвин Ч. Соч., т. 8. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1941, стр. 153–502.

Зайкевич А.Е. Физиологическое исследование над дыханием корней. – Труды об-ва естествоисп. природы Харьковск. ун-та, 1877, 2, 47-106.

Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. М., 1905.

Леваковский Н.Ф. О движении раздражимых органов растений. Харьков, 1867.

Либих Ю. Химия в приложении, к земледелию и физиологии растений. М.-Л., Сельхозгиз, 1936.

[Лоуз Дж. В., Джильберт Дж. Г.] *Lowes J.B., Gilbert J.H.* On the present position of the question of the sources of the nitrogen of vegetation. – Philos. Trans. Roy. Soc., 1888, 43.

[Мархлевский Л.] *Marchlewski L.* Die Chemie des Chlorophylls. Leipzig, 1895.

Палладин В.И. Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Прянишников Д.Н. Избранные сочинения, т. 1–3. М., «Колос», 1965.

[Пфеффер В.] *Pfeffer W.* Osmotische Untersuchungen. Basel, 1877.

[Пфеффер В.] *Pfeffer W.* Pflanzenphysiologie, t. 1–2. 2 Aufl. Leipzig, 1897–1904.

Рачинский С.А. О движении высших растений. М., 1858.

Сакс Ю. Руководство к опытной физиологии растений. Отправление органов растений при обыкновенных условиях их жизни. СПб., 1867.

Сапожников В.В. Белки и углеводы зеленых листьев как продукты ассимиляции. Томск, 1894.

Тимирязев К.А. Соч., т. 1–3. М., Сельхозгиз, 1937.

Фаминцын А.С. Действие света на водоросли, и некоторые близкие к ним организмы. СПб., 1866.

Фаминцын А.С. Обмен веществ и превращение энергии в растениях. СПб., 1883.

Храповицкий В. Наблюдения над образованием белковых веществ в хлорофиллоносных растениях. СПб., 1887.

Цвет М.С. Физико-химическое строение хлорофильного зерна. – Труды Казанск. об-ва естеств., 1900, 35, вып. 3, 268.

[Энгельман Т.] *Engelmann T.* Farbe und Assimilation. – Bot. Ztg., 1883, S. 1-13, 17–29.

Исторические исследования и обзоры.

Базилевская Н.А. и др. Краткая история ботаники. М., «Наука», 1968.

Вербин А.А. Очерки по развитию отечественной агрономии. М., «Сов. наука», 1958.

[Грин Д.Р.] *Green J.R.* A history of botany. 1860–1900, chapter 3. Oxford. 1909, p. 245–539.

Калмыков К.Ф. Физиология растений. – В кн. «История естествознания в России», т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1962.

[Костантен Ж.] *Costantin J.* Aperçu historique des progrès de la botanique depuis cent ans (1834–1934). Chap. 6. Morphologique et Physiologie. Paris, 1934, p. 121–144.

Максимов Н.А. Физиология растений. – В кн. «Очерки по истории русской ботаники». М., изд. МОИП, 1947.

[Мебиус М.] *Möbius M.* Geschichte der Botanik. Jena, 1937.

[Рид Х.] *Reed H.S.* A short history of the plant science. Waltham, 1942, Ch. 12–16 p 176–266.

Серебряков К.К. Очерки по истории ботаники, ч. 1. М., Учпедгиз, 1941.

Тимирязев К.А. Столетние итоги физиологии растений (1901). – Соч., т. 5. М., Сельхозгиз, 1938.

К главе 35.

Первоисточники.

- Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М., Изд-во АН СССР, 1952.
Гамалея Н.Ф. Основы общей бактериологии. СПб., 1899.
[Генле Я.] Herde J. Pathologische Untersuchungen. Berlin, 1840.
Ивановский Д.И. Избранные произведения. М., Медгиз, 1953.
Кон Ф. Бактерии. СПб., 1902.
Омелянский В. Л. Общая микробиология. Исторический очерк, – Медицинская микробиология, 1912, 1.
Пастер Л. Избранные труды. М. Изд-во АН СССР, 1960.
[Тиман К.] Thimann K.V. The life of bacteria. N.Y., 1963.
Ценковский Л.С. Микроорганизмы. Харьков 1882.

Исторические исследования и обзоры.

- [Броун В.] Brown W. Short review of advances in microbiology over the past quarter-century. Proc. Nat. Acad. Sci., 1927, 27, N 2, 65.
[Баллох В.] Bulloch W. The history of bacteriology. London, 1938.
[Вудраф Л.] Woodruff L. The development of the science. London, 1941.
[Дибль Дж.] Bible J. H. Recent advances in bacteriology and the study of the infections. London, 1929.
[Дюкло Э.] Duclaux E. Traité de microbiologie, t. 1. Paris, Masson, 1898.
[Зингер Ч.] Singer Ch. A short history of medicine. Oxford, 1928.
[Зингер Ч.] Singer Ch. The development of the doctrine of Contagium Vivum. London, 1913.
[Клифтон Ч.] Clifton C.E. Introduction to the bacteria. N.Y., 1950.
[Лефлер Ф.] Löffler F. Vorlesungen über die geschichtliche Entwicklung der Lehre Von den Bacterie. Leipzig, 1887.
[Мебиус М.] Möbius M. Geschichte der Botanik. Jena, 1937.
Microbiology. Historical contributions from 1776 to 1908. New Jersey, 1960.
[Париш Х.] Parish H.J. A history of Immunization. Edinburgh, 1965.
[Свингл Д.] Swingle B.B. General bacteriology, N.Y., 1926.
[Форд В.] Ford W. Bacteriology. N.Y., 1939.
[Форд В.] Ford W. The life and work of R. Koch, – Bull. J. Hopkins Hosp., 1911, 22, 415.

К главе 36.

Первоисточники.

- [Баранецкий О.В.] Baranezhky O. Kernteilung in den Po/lenmutterzellen einiger Tradeskantien. – Bot. ztg., 1880, 98, S. 240–248 265–274, 281–296.
[Бенеден Э.] Beneden E. van. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. – Arch. biol., 1883, 4.
[Бергман К.] Bergmann K. Die Zerklüftung und Zellenbildung im Froschdotter. – Arch. Anat Physiol., 1841.
[Бючли О.] Bütschli O. Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. – Z. j Zool 1875, 25.
[Гофмейстер В.] Hofmeister W. Über die Entwicklung des Pollens. – Bot. Ztg., 1848 e 425–

434, 649–661, 670–674.

[Гофмейстер В.] *Hofmeister W.* Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. – Abh. Sachs. Ges. Naturwiss. math.-phys. Kl., 1861, 5.

[Дюмортье Б.Ш.] *Dumortier B.Ch.* Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. Paris, 1829.

Майзель В. О регенерации эпителия, – В кн. «Работы, произведенные в лабораториях медицинск. фак-та Варшавск. ун-та», 1878, вып. 4.

[Перемежко П.И.] *Peremeschko P.* Über die Teilung der tierischen Zellen. – Arch. mikr Anat., 1879, 16, N 3, 437; 1880, 17, N 2, 168.

[Пуркине Я.Э.] *Purkyni J.E.* Über die Analogien in den Structurelementen des tierischen und pflanzlichen Organismus (1839). Opera Selecta, I. Praha, 1948, S. 114–115.

[Пфицнер В.] *Pfitzner W.* Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns Morpbol. Jahrb., 1882, Bd. 7.

[Ремак Р.] *Remak R.* Über extracelluläre Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. – Arch. Anat. und Physiol., 1852, 2.

[Руссов Э.] *Russow E.* Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histologie der vegetativen und Sporenbildenden Organe und die Entwicklung derj Sporen der Leitbündel-Kryptogamen etc. – Mem. Acad. Sei. SPb., 1873, 19, N 1.

[Страсбургер Э.] *Strasburger E.* Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. – Bot. Ztg., 1879, 37, 265–279, 281–288.

[Унгер Ф.] *Unger F.* Über merismatische Zellbildung bei der Entwicklung des Pollens. – Amtl. Ber. Ver. deutsch. Naturf. und Aerzte, Graz, 1842, 21, S. 168.

[Флемминг В.] *Flemming W.* Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. – Arch. mikr. Anat., 1879, 16.

[Фонтана Ф.] *Fontana F.* Traité sur le Vénin delà vipère... On yajoint sur la structure primitive du corps animal. Florence, 1781.

[Чистяков И.Д.] *Tschistjakov J.* Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. – Nuovo Giorn. bot. Ital., 1874, 6.

Шванн Т. Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.

[Шнейдер А.] *Schneider A.* Untersuchungen über Plathelminthen. – Ber. Oberhess. Ges. Natur- und Heilkunde, 1873, 40.

[Эренберг Х.] *Ehrenberg Ch.* Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig, 1838.

Исторические исследования и обзоры.

[Бейкер Дж.] *Baker J.* The cell-theorie: a restatement, history and critique. Pt IV. The multiplication of cells. Pt. V. The multiplication of nuclei. – Quart. J. Micr. Sei., 1953, 94, 407, 1955, 96, 449.

Бляхер Л.Я. Возникновение клеток в онтогенезе, (Этюды по истории морфологии). (2). – Труды Ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1960, 32, вып. 7.

Кацнельсон З.С. К истории открытия кариокинеза. – Цитология, 1959, 1, № 2.

Кацнельсон З.С. Клеточная теория в ее историческом развитии. Л., Медгиз, 1963.

К главе 37.

Первоисточники.

[Агассис Л.] *Agassiz L.* De l'espèce et de la classification en zoologie. Paris, 1869.

[Бампус Г.] *Bumpus H.C.* Thé variations and mutations of the introduced sparrow. – Biol. Lectures, Woods Holl, 1897.

[Боннье Г.] *Bonnier G.* Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. – Ann. sc. natur. bot., 1895, Sér. 7, t. 20, 217.

[Бэр К.М.] *Baer K.* Reden gehalten und kleinere Aufsätze, Bd. 2. St.-Petersburg, 1876.

[Вагнер М.] *Wagner M.* Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Jena, 1868.

Вейсман А. Всомогущество естественного подбора. – В кн.: А. Вейсман, Г. Спенсер. Естественный подбор. СПб., 1894.

[Виганд А.] *Wigand A.* Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. 3 Bände. Braunschweig, 1874.

[Гальтон Ф.] *Galton F.* Experiment in pangenesis. London, 1871.

[Геккель Э.] *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Jena, 1866.

Геккель Э. Борьба за эволюционную идею. СПб., 1909.

Данилевский Н.Я. Дарвинизм, т. 1, 2. СПб., 1885.

Дарвин Ч. Происхождение видов. – Соч., т. 3. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.

[Додерлейн Л.] *Doderlein L.* Philogenetische Betrachtungen. – Biol. Cbl., 1887–1888, 7, № 13, 394.

[Дорфмейстер Г.] *Dorfmeister G.* Über die Ein Wirkung verschiedener, während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. – Mitt. naturwiss. Ver. Steirmark, 1864. II, 126.

Коржинский С.И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. I. – Зап. Имп. Акад. наук, 1899, серия 8, 9, 1-94.

[Коуп Э.] *Cope E.* The primary factors of organic evolution. N.Y., 1896.

[Майварт С.] *Mivart S.* On the genesis of species. London, 1871.

[Мюллер Ф.] *Müller F.* Für Darwin. Leipzig, 1864.

[Негели К.] *Nägeli K.* Erstellung und Begriff der naturhistorischen Art. München, 1865.

[Негели К.] *Nägeli K.* Über den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. – Sitzber. bayer. Acad. Wiss., 1865.

[Негели К.] *Nägeli K.* Das gesellschaftliche Entstehen neuer Species. – Bot. Mitt., 1873, Bd. 3.

[Негели К.] *Nägeli K.* Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, 1884.

[Оуэн Р.] *Owen R.* Anatomy of Vertebrata, v. III. London, 1868.

[Пултон Э.] *Poulton E.* Essays on evolution. Oxford, 1908.

[Роменс Дж.] *Romanes J.* Physiological selection. – J. Linnean Soc., 1885.

Спенсер Г. Основания биологии. СПб., 1870.

Спенсер Г. Недостаточность естественного отбора. СПб., 1894.

[Спенсер Г.] *Spencer H.* The factors of organic evolution. London, 1896.

Уоллес А. Дарвинизм. М., 1911.

[Шманкевич В.] *Schmanhewiisch W.* Über das Verhältniss der Artemia salina zur Artemia Muhlhausenii und dem Genus Branchipus. – Z. wiss. Zool. 1875.

Исторические исследования и обзоры.

Берман З.И., Зеликман А.Л., Полянский В.И., Полянский Ю.И. История эволюционных учений в биологии. М.-Л., «Наука», 1966.

Давиташвили Л.Ш. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Делаж Ив., Гольдсмит М. Теории эволюции. Пг., 1916.

[Зингер Ч.] *Singer Ch.* Histoire de la bio'ogie. Paris, 1934.

[Зиркс М., Циркл К.] *Sirhs M., Zirkle C.* The evolution of biology. N. Y., 1964.

[Катрфаж А.] *Quatrefages A.* Charles Darwin et ses précurseurs français. Etude sur le transformisme. Paris, 1870.

[Келликер А.] *Köllicher A.* Über die Darwinsche Schopfungstheorie. – Z. wiss. Zool., 1864,

Bd. 14, 114.

[*Остойя П.*] *Ostoya P.* Les théories de l'évolution. [Paris, 1951.

Ролле Ф. Учение Дарвина о происхождении видов. (Перев. с нем. изд. 1863). М., 1865.

[*Ростан Ж.*] *Rostand J.* Le passé du transformisme. – *Année biol.*, 1962, 1, f. 7–8, 339.

Тимирязев К.А. Опровергнут ли дарвинизм? – Соч., т. 7. М., Сельхозгиз, 1939.

Тимирязев К.А. Бессильная злоба антидарвиниста. – Соч., т. 7. М., Сельхозгиз, 1939.

Тимирязев К.А. Основные черты истории развития биологии в XIX столетии. – Соч., т. 8. М., Сельхозгиз, 1939.

Холодковский Н.А. Биологические очерки. М.-Пг., ГИЗ, 1923.

Именной указатель

Абель Нильс Генрик (Abel N.) (1802–1829) – норвежский математик.

Аверроэс – см. *Ибн-Росид*.

Авиценна – см. *Ибн-Сина*.

Авогадро Амедео (Avogadro A.) (1776–1856) – итальянский физик и химик.

Агассис Луи (Agassiz L.) (1807–1873) – швейцарский естествоиспытатель, профессор зоологии и геологии в Северной Америке, автор капитального труда по ископаемым рыбам.

Агрикола (Agricola) латинизированное имя Георга Бауэра (ок. 1494–1555) – немецкий врач и ученый.

Адамюк Эмилиян Валентинович (1839–1906) – русский офтальмолог, профессор Казанского университета.

Адансон Мишель (Adanson M.) (1727–1806) – французский ботаник и путешественник.

Азелли Гаспаре (Aselli) (15814–1626) – итальянский анатом и физиолог, профессор Падуанского университета.

Алкмеон из Кротона (ок. 520 до н. э.) – древнегреческий философ и врач, последователь пифагорейской школы.

Альберт Великий, *Альберт фон Больштедт* (ок. 1206–1280) – немецкий философ-схоласт, профессор теологии в Париже и Кёльне.

Альгазен – см. *Хайсам Абу Али*.

Альдорованди Улиссе (Aldrovandi U.) (1522–1605) – итальянский натуралист, автор многотомных трудов по естественной истории.

Амалицкий Владимир Прохорович (1860–1917) – русский геолог и палеонтолог.

Амбодик-Максимович Нестор Максимович (1744–1812) – русский ученый, один из основоположников акушерства в России.

Амичи Джованни Батиста (Amici G.) (1786–1863) – итальянский оптик и ботаник.

Ампер Андре Мари (Ampère A.) (1775–1836) – французский физик и математик, один из основоположников электродинамики.

Анаксагор из Клазомен в Малой Азии (ок. 500–428 до н. э.) – древнегреческий философ.

Анаксимандр из Милета (ок. 610–546 до н. э.) – древнегреческий философ.

Анаксимен (VI в. до н. э.) – древнегреческий философ.

Андрусов Николай Иванович (1861–1924) – русский геолог и палеонтолог.

Анучин Дмитрий Николаевич (1843–1923) – советский антрополог, этнограф, археолог и географ, профессор Московского университета.

Аппер Шарль (Apper Ch.) (1750–1840) – француз, ский предприниматель, положил начало производству консервов.

Аристотель (384–322 до н. э.) – древнегреческий философ.

Арнольди Владимир Митрофанович (1871–1924) – русский альголог.

Ароматари Джузеппе (Aromatari G.) (1586–1660) – итальянский ботаник.

Аскенази Евгений (Askenasy E.) (1845–1903) – немецкий физиолог растений.

Аутенриет Герман Фридрих (Authenrieth G.P.) (1772–1835) – немецкий анатом, физиолог и эмбриолог.

Ашерзон Пауль Фридрих Август (Ascherson P.P.A.) (1834–1913) – немецкий ботаник, флорист.

Аюи – см. *Гаюи*.

Баадер Франц (1765–1841) – немецкий философ-идеалист-мистик.

Бабухин Александр Иванович (1835–1891) – русский гистолог и физиолог, профессор Московского университета.

Байер Адольф (Baeyer A.) (1835–1917) – немецкий химик, лауреат Нобелевской премии.

Бакст Николай Исаакович (1843–1904) – русский физиолог.

Баливи Джорджиджио (Bagliyi G.) (1668–1706) – итальянский ученый, последователь ятромеханических воззрений, ученик Ворелли.

Бальзак Оноре де (Balzac H.) (1799–1850) – французский писатель.

Бальфур Фрэнсис Мейтленд (Balfour F.) (1851–1882) – английский эмбриолог, автор одного из первых руководств по сравнительной эмбриологии.

Баранецкий Осип Васильевич (1843–1905) – русский физиолог и анатом растений, профессор Киевского университета.

Бардах Яков Юльевич (1857–1929) – советский бактериолог.

Бари М. (Baru M.) (1802–1855) – ботаник, протистолог.

Бартолин Томас (Bartholin Th.) (1616–1680) – датский анатом, профессор Копенгагенского университета.

Басов Василий Александрович (1812–1879) – русский хирург, профессор Московского университета.

Басси А. (Bassi A.) (1773–1856) – итальянский натуралист.

Бастиян Анри (Bastian H.) (1837–1915) – французский химик.

Баталин Александр Федорович (1847–1896) – русский ботаник, автор многочисленных работ по физиологии и экологии растений, профессор Военно-медицинской академии.

Баухин Иоганн (Bauhin J.) (1541–1613) – швейцарский ботаник.

Баухин Каспар (Bauhin C.) (1560–1624) – швейцарский ботаник и систематик.

Бауэр Фредерик (Bower F.) (1855–1948) – английский ботаник.

Бах Алексей Николаевич (1857–1946) – основатель советской школы биохимиков.

Бebelь Август (1840–1913) – один из основателей Немецкой социал-демократической партии.

Безеке Иоганн Мельхиор Готлиб (1746–1802) – уроженец Магдебурга, с 1774 г. жил в Митаве (ныне Елгава), по образованию юрист, автор нескольких сочинений по естествознанию и труда «Опыт истории естествознания» (1802).

Безредка Александр Михайлович (1870–1940) – русский микробиолог, основные труды посвящены проблемам иммунитета и анафилаксии.

Бейеринк Мартин (Beijerinck M.) (1851–1931) – голландский микробиолог, один из основоположников вирусологии.

Бейкер Дж. (Baker J.R.) – современный американский цитолог и историк клеточной теории.

Бейлисс Уильям (Bayliss W.) (1866–1927) – английский физиолог.

Бек Адольф (Beck A.) (1863–1939) – польский физиолог.

Бекетов Андрей Николаевич (1825–1902) – русский ботаник, морфолог и фитогеограф, профессор Петербургского университета.

Беклемишев Владимир Николаевич (1890–1962) – советский зоолог, один из создателей советской школы эволюционной паразитологии.

Белинский Виссарион Григорьевич (1811–1848) – русский революционный демократ, литературный, критик.

Белл Чарлз (Bell Ch.) (1774–1842) – английский анатом и физиолог, профессор Эдинбургского университета.

Беллини Лоренцо (Bellini L.) (1643–1704) – итальянский врач и физиолог, ятромеханик.

Белловуа (Bellevoüe) – французский энтомолог конца XIX в., автор математической интерпретации биологического контроля популяций насекомых.

Белон Пьер (Belon P.) (1517–1564) – французский натуралист и путешественник.

Беляев Владимир Иванович (1855–1911) – русский ботаник-морфолог, профессор Варшавского университета.

Бем Йозеф Антон (Böhm J.A.) (1831–1893) – немецкий ботаник, физиолог растений.

Бенеден Пьер Жозеф ван (Beneden P. van) (1809–1894) – бельгийский зоолог, автор многочисленных работ по эмбриологии беспозвоночных, паразитологии и общим вопросам биологии.

Бенеден Эдуард ван (Beneden E. van) (1846–1910) – бельгийский зоолог, профессор Льежского университета, главнейшие работы посвящены морфологии клетки и эмбриологии низших животных.

Бентам Джордж (Bentham G.) (1800–1884) – английский ботаник и путешественник, систематик растений.

Бентам Иеремия (Bentham J.) (1748–1832) – английский моралист и правовед.

Бергман Карл (Bergmann K.) (1814–1865) – немецкий гистолог и эмбриолог.

Бергхаус Генрих (Berghaus H.) (1797–1884) – немецкий географ.

Берегин Иван Григорьевич (1837–1866) – русский врач-физиолог, ученик И.М. Сеченова.

Беринг Эмиль (Behring E.) (1854–1917) – немецкий бактериолог, лауреат Нобелевской премии.

Бернар Клод (Bernard Cl.) (1813–1878) – французский физиолог.

Бернулли Даниил (Bernoulli D.) (1700–1782) – швейцарский математик и механик, изучал движение крови в организме, с 1725 по 1733 г. работал в Петербургской Академии наук.

Бернштейн Юлиус (Bernstein J.) (1839–1917) – немецкий физиолог.

Берталанфи Людвиг (Bertalanffy L.) – современный австрийский биолог и философ, эмигрировал накануне второй мировой войны в Канаду, затем в США, автор многих работ по теоретическим проблемам биологии и теории систем.

Бертло Пьер Эжен Марселей (Berthelot M.) (1827–1907) – французский химик.

Берцелиус Йене Якоб (Berzelius J.) (1779–1848) – шведский химик и минералог.

Бесси Чарлз (Bessey Ch.) (1845–1915) – американский ботаник и филогенетик.

Беттчер А. (Böttcher A.) (1831–1889) – немецкий гистолог, профессор Дерптского (ныне Тартуского) университета.

Бехтерев Владимир Михайлович (1857–1927) – русский невропатолог, психиатр, психолог и физиолог.

Биддер Фридрих Генрих (Bidder Fr. H.) (1810–1894) – профессор анатомии и физиологии Дерптского (ныне Тартуского) университета.

Биша Мари Франсуа Ксавье (Bichat M.F.X.) (1771–1802) – французский анатом, физиолог и врач, основоположник учения о тканях.

Бишоф Теодор Людвиг (Bischoff Th. L.) (1807–1882) – немецкий анатом, эмбриолог и физиолог.

Бленвиль Анри (Blainville H.) (1777–1850) – французский зоолог, ученик и последователь Кювье.

Бленфорд В. (Blanford W.T.) – английский орнитолог.

Блит Эдвард (Blyth E.) (1810–1873) – английский зоолог, большую часть жизни работал в Австралии.

Блондло Николай (Bolondlot N.) (1810–1877) – французский химик и хирург, в 1843 г. опубликовал работу о пищеварении, в которой сообщил о способе наложения желудочной

фистулы.

Блуменбах Иоганн Фридрих (Blumenbach J.F.) (1752–1840) – немецкий сравнительный анатом, антрополог и физиолог, профессор Гёттингенского университета.

Блэк Джозеф (Black J.) (1728–1799) – шотландский химик.

Бобарт Я. (Bobart J.) (1599–1680) – смотритель Оксфордского ботанического сада.

Богданов Анатолий Петрович (1834–1896) – русский зоолог и антрополог, профессор Московского университета.

Богданов Модест Николаевич (1841–1888) – русский зоолог и путешественник, профессор Петербургского университета, изучал фауну Европейской России, положил начало зоогеографическому картированию этого района.

Бойль Роберт (Boyle R.) (1627–1691) – английский физик и химик, один из основоположников химии как науки и создателей Лондонского Королевского общества.

Бок Иероним (1498–1554) – немецкий ботаник.

Болдуин Джеймс Марк (Baldwin J.M.) (1861–1934) – американский психолог, зоопсихолог.

Болл Франц Христиан (Boll F. Ch.) – немецкий физиолог.

Болотов Андрей Тимофеевич (1738–1833) – русский ученый, один из основоположников русской агрономической науки.

Бонне Шарль (Bonnet Ch.) (1720–1793) – швейцарский естествоиспытатель и философ.

Боннье Гастон (Bonnier G.) (1853–1901) – французский ботаник.

Бор Христиан (Bohr Ch.) (1855–1911) – датский физиолог, ученик К. Людвига.

Борелли Джованни Альфонсо (Borrelli G.A.) (1608–1679) – итальянский естествоиспытатель, основоположник гидромеханики.

Борзенков Яков Андреевич (1825–1883) – сравнительный анатом и эмбриолог, ученик К.Ф. Рулье, профессор Московского университета.

Бородин Иван Парфеньевич (1847–1930) – ботаник, морфолог растений.

Бородин Н.А. – русский ихтиолог и рыбовод, проводил, в частности, работы по искусственному разведению осетровых в устье р. Урал и на р. Куре.

Боруттау Генрих (Boruttau H.) (1869–1923) – немецкий физиолог и историк этой науки.

Борицов Илья Григорьевич (1833–1878) – русский ботаник широкого диапазона, профессор Киевского университета, работал в области систематики, фитогеографии, анатомии, физиологии и биохимии растений.

Боткин Сергей Петрович (1832–1889) – русский клиницист, основоположник физиологического направления в клинической медицине, крупный общественный деятель, профессор Петербургской Медико-хирургической академии.

Боудич Генри Пикеринг (Bowditch H.P.) (1840–1911) – американский физиолог.

Боумен Вильям (Bowmann W.) (1816–1892) – английский анатом и физиолог, автор классической работы по анатомии и физиологии почки.

Браге Тихо (Brahe T.) (1546–1601) – датский астроном.

Брандт К. (Brandt K.) – немецкий естествоиспытатель, исследовал влияние физико-химических условий на продуктивность водных бассейнов.

Браун Александр (Braun A.) (1805–1877) – немецкий ботаник, профессор ботаники и директор ботанического сада в Берлине, один из главных представителей идеалистической морфологии.

Браун Горас (Brown H.) (1848–1925) – английский химик и физиолог растений.

Брауэлл Фридрих (Brauell F.) (1803–1882) – ветеринар и бактериолог, профессор Дерптского (ныне Тартуского) университета.

Брейер Йозеф (Brauer J.) – немецкий физиолог.

Брефельд Оскар (Brefeld O.) (1839–1925) – немецкий миколог.

Бриссон Матюрэн (Brisson M.) (1723–1806) – французский натуралист и физик.

Брока Поль (Broca P.) (1824–1880) – французский анатом и антрополог, открыл

двигательный центр речи, названный центром Брока.

Брокки Дж. (Brocchi G.) (1772–1823) – итальянский палеонтолог.

Брони Генрих Георг (Bronn H.G.) (1800–1862) – немецкий палеонтолог и зоолог, профессор университета в Гейдельберге.

Броньяр Адольф (Brongniart A.) (1801–1876) – французский ботаник.

Броньяр Александр (Brongniart A.) (1770–1847) – французский геолог.

Броун Роберт (Brown R.) (1773–1858) – английский ботаник.

Броун-Секар Шарль Эдуард (Brown-Séguard Ch.E.) (1818–1894) – французский физиолог и невропатолог.

Бруно Джордано (Bruno G.) (1548–1600) – итальянский мыслитель-материалист и атеист, смелый критик схоластики.

Брунфелс Отто (Bruntels O.) (1488–1534) – немецкий ученый, автор первой «Флоры Германии».

Брунхорст (Brunchorst J.) (1862–1917) – немецкий ботаник.

Брюгьер Жан (Bruguère J.) (1750–1798) – французский натуралист и путешественник.

Брюкке Эрнст (Brücke E.) (1819–1892) – немецкий физиолог, профессор Венского университета.

Бугенвиль Луи Антуан (1729–1811) – французский мореплаватель.

Буллэ Феликс Полидор (Builay F.P.) (1806–1835) – французский химик.

Бунге Александр Андреевич (1803–1890) – русский флорист-систематик и путешественник, один из основоположников географо-морфологического метода в систематике растений, профессор Казанского, затем Дерптского (ныне Тартуского) университетов.

Бунзен Роберт Вильгельм (Bunsen R.) (1811–1899) – немецкий химик.

Бургава Герман (Boerhaave H.) (1668–1738) – голландский медик, химик и ботаник, сторонник ятрофизических представлений.

Бурдах Карл Фридрих (Burdactl K.F.) (1776–1847) – немецкий анатом и физиолог, профессор Дерптского (ныне Тартуского), затем Кенигсбергского университетов.

Буркгард Жан (Burckard J.) (1672–1738) – ботаник.

Буссенго Жан Батист (Boussingaut J.B.) (1802–1887) – французский ученый, один из основателей современной агрохимии.

Бутлеров Александр Михайлович (1828–1886) – русский химик-органик.

Бух Леопольд фон (Buch L. von) (1774–1853) – немецкий геолог и палеонтолог, почетный член Петербургской Академии наук.

Бухгольц Федор Владимирович (1872–1924) – русский миколог.

Бухнер Ганс (Buchner G.) (1850–1902) – немецкий микробиолог и иммунолог.

Бухнер Эдуард (Buchner E.) (1860–1917) – немецкий химик-органик, бактериолог, в 1907 г. получил Нобелевскую премию.

Бэкон Роджер (Bacon R.) (ок. 1214–1294) – английский философ, предвестник опытной науки нового времени.

Бэкон Фрэнсис (Bacon F.) (1561–1626) – английский философ, основатель материализма нового времени, поборник экспериментального метода науки.

Бжуэл Роберт (Bekewell R.) (1725–1795) – английский животновод, приобрел мировую известность совершенствованием пород овец и рогатого скота путем искусственного отбора.

Бэр Карл Максимович (1792–1876) – основоположник научной эмбриологии, академик Петербургской Академии наук.

Бэрри Мартин (Barry M.) (1802–1855) – немецкий ботаник.

Бэтс Генри – английский энтомолог, друг Уоллеса, совместно с ним принявший участие в путешествии по Амазонке, изучал изменчивость насекомых и мимикрию.

Бэтсон Вильям (Bateson W.) (1861–1926) – английский биолог, один из основоположников генетики, антидарвинист.

Бюргерштейн Альфред (Burgerstein A.) (1850–1929) – немецкий физиолог растений.

Бюффон Жорж Луи Леклерк (Buifon G.L.L.) (1707–1788) – французский натуралист.
Бюхнер Георг (Büchner G.) (1813–1837) – немецкий поэт.
Бюхнер Людвиг Карл Кристиан (Büchner L.) (1824–1899) – немецкий врач и философ-материалист.
Бючли Отто (Bütschli O.) (1848–1920) – немецкий зоолог, профессор Гейдельбергского университета, работал в области цитологии и протистологии.

Вааген В. (Waagen W.) (1841–1900) – палеонтолог.
Вагнер Владимир Александрович (1849–1934) – русский зоопсихолог.
Вагнер Мориц (Wagner M.) (1813–1887) – немецкий естествоиспытатель и путешественник.

Вагнер Пауль (Wagner P.) (1843–1930) – немецкий агрохимик, один из авторов вегетативного метода почвенных культур.

Вагнер Рудольф (Wagner R.) (1805–1864) – немецкий физиолог и антрополог, одна из работ по антропологии в соавторстве с К.М. Бэрм.

Вай Ян Вилем фон (J. van Wyhe) (1856–1935) – голландский эмбриолог.

Валентин Габриэль (Valentin G.) (1810–1883) – ученик и сотрудник Пуркине, автор работ по гистологии, эмбриологии и физиологии, профессор университета в Берне.

Валлисниери Антонио (Vallisnieri A.) (1661–1730) – итальянский врач и естествоиспытатель, профессор Падуанского университета.

Валиден (Пауль) Павел Иванович (Walden P.) (1863–1957) – химик и историк химии, автор «Истории органической химии» (1941), уроженец Прибалтики, с 1910 г. член Петербургской, Академии наук, после революции эмигрировал в Германию.

Вальтер Александр Петрович (1817–1889) – русский анатом и физиолог, профессор Киевского университета, автор ряда работ по вопросу о теплообразовании в животном организме, о влиянии холода и тепла на физиологические процессы и т. д., открыл влияние симпатических нервов на кровеносные сосуды.

Вальтер Иоганнес (Walther J.) (1860–1937) – немецкий геолог и палеонтолог. Оказал влияние на развитие экологии ископаемых животных и развитие палео-океанографии.

Вальц Яков Яковлевич (1841–1904) – русский ботаник.

Ван-Тигем Филипп (Van-Tieghem Ph.) (1839–1914) – французский ботаник, анатом растений.

Ван Чун (I в. н. э.) – китайский философ-материалист.

Варминг Евгений (Warming E.) (1841–1924) – датский ботаник, профессор Копенгагенского университета, один из основателей экологического направления в ботанике.

Варнек Николай Александрович (1821–1876) – русский зоолог, профессор Московского университета, в 1850 г. впервые описал созревание женских половых клеток (яиц), описал процесс оплодотворения и первые стадии дробления яйца.

Васко да Гама (1469–1524) – португальский мореплаватель.

Введенский Николай Евгеньевич (1852–1922) – русский физиолог, основоположник учения об общих закономерностях реагирования возбудимых систем организма, профессор Петербургского университета.

Вебер Вильгельм Эдуард (Weber W.E.) (1804–1891) – немецкий физик и физиолог.

Вебер Эдуард Фридрих (Weber E.Fr.) (1806–1870) – немецкий физиолог, брат Эрнста Вебера.

Вебер Эрнст Генрих (Weber E.H.) (1795–1878) – немецкий физиолог, сравнительный анатом и гистолог.

Везалий Андреас (Vesalius A.) (1514–1564) – анатом, профессор Падуанского университета, автор классического труда «О строении человеческого тела» (1543).

Вейгерт Карл (Weigert K.) (1843–1904) – немецкий микробиолог.

Вейсман Август (Weismann A.) (1834–1914) – немецкий биолог-эволюционист, профессор Фрайбургского университета, один из основателей неодарвинизма, автор теории

непрерывности зародышевой плазмы.

Вейсе Отто (Weiss O.) (1871–1943) – немецкий физиолог.

Велер Фридрих (Wöhler Fr.) (1800–1882) – немецкий химик.

Велла Луиджи (Vella L.) (1825–1886) – итальянский физиолог.

Велланский (Кавунник) Данило Михайлович (1774–1847) – русский натурфилософ, – профессор физиологии Петербургской медико-хирургической академии.

Вериг о Бронислав Фортунатович (1860–1925) – русский физиолог.

Вернике Харл (Wernicke K.) (1848–1905) – немецкий психиатр.

Верхолст П.Ф. (Verhulst P.F.) (1804–1849) – бельгийский ученый.

Веск Жюль (Vesque J.) (1848–1895) – французский физиолог растений.

Веттштейн Рихард (Wettstein R.) (1863–1931) – австрийский ботаник, его труды относятся к морфологии, систематике и ботанической географии, с 1927 г. иностранный член Академии наук СССР.

Виганд Альберт (Wigand A.) (1821–1886) – немецкий ботаник, антидарвинист.

Вигман (Wiegmann A.F.L.) (1771–1853) – немецкий ботаник и растениевод.

Видлер А. (Widler A.) – немецкий ботаник.

Визнер Юлиус (Wiesner J.) (1838–1916) – австрийский ботаник.

Вик д'Азир Феликс (Vicq d'Azyr F.) (1748–1794) – французский сравнительный анатом.

Вилер Арви Людвиг (Wieler A.L.) (1858–1936) – немецкий ботаник.

Виллемин Жан Антон (Willemin J.A.) (1827–1892) – французский хирург и бактериолог.

Виллис Томас (Willis Th.) (1621(2) – 1675) – английский анатом и физиолог.

Виль Жорек (1824–1897) – французский агрохимик.

Вильфарт Герман (Willfarth H.) (1853–1904) – немецкий агрохимик.

Виндельбанд Вильгельм (1848–1915) – немецкий историк философии, неокантианец.

Винкельман Август (Winkelmann A.) – немецкий физиолог первой половины XIX в., представитель «романтической» физиологии.

Виноградский Сергей Николаевич (1856–1953) – русский микробиолог, один из основоположников почвенной микробиологии.

Винтерштейн Ганс (Winterstein H.) – немецкий физиолог, профессор физиологии в Бреславле и Стамбуле, автор руководства по сравнительной физиологии.

Винцент (Венсан) де Бове (Vincent de Beauvais) (1190–1264) – доминиканский монах, получил образование в Парижском университете, автор энциклопедии «Зеркало мира», одна из частей которой – «Зеркало природы» отразила естественнонаучные знания XIII в.

Вирхов Рудольф (Virchow B.) (1821–1902) – немецкий ученый, основатель целлюлярной патологии.

Вислиценус Иоганн (Wislicenus J.) (1835–1902) – немецкий химик-органик.

Вителло из Силезии (ок. 1230–1275) – польский мыслитель и физик, автор работы о преломлении света.

Виттандини Карл (Vittandini C.) (1800–1865) – итальянский натуралист.

Вольта Алессандро (Volta A.) (1745–1827) – итальянский физик и физиолог.

Вольф Густав (Wolif G.) – немецкий зоолог, сторонник витализма, последователь Г. Дриша.

Вольф Каспар Фридрих (Wolff C.F.) (1733–1794) – естествоиспытатель, один из основоположников эмбриологии животных, академик Петербургской Академии наук.

Вольф Христиан (Wollt Ch.) (1679–1754) – немецкий философ-идеалист, метафизик.

Вольфхюгель Густав (Wolffhügel G.) (1854–1899) – немецкий бактериолог и гигиенист.

Воронин Михаил Степанович (1838–1903) – русский миколог.

Вортман Юлиус (Wortmann J.) (1856–1925) – немецкий ботаник.

Вотчал Евгений Филиппович (1864–1937) – советский физиолог растений.

Вошер Ж. (Vaucher J.) (1763–1841) – швейцарский ботаник, учитель Декандоля.

Вудворд Джеймс (Woodward J.) (1665–1728) – английский ученый.

Высокович Владимир Константинович (1854–1912) – русский врач, патолог и

эпидемиолог.

Высоцкий Георгий Николаевич (1865–1940) – советский почвовед-геоботаник и лесовед.
Вюртенбергер Леопольд (Würtenberger L.) – немецкий палеонтолог-дарвинист.

Габерландт Фридрих (Haberlandt F.) (1826–1878) – немецкий ботаник.

Габричевский Георгий Норбертович (1860–1907) – русский врач, один из основоположников отечественной микробиологии.

Гаевская Надежда Станиславовна (1889–1969) – советский зоолог и гидробиолог.

Гайэтт Альфус (Hyatt A.) (1838–1902) – американский палеонтолог.

Галахов Алексей Дмитриевич (1807–1892) – окончил естественное отделение Московского университета, автор нескольких сочинений по вопросам зоологии, позднее стал литературоведом.

Гален Клавдий (Galen Cl.) (ок. 130–200) – римский врач и естествоиспытатель.

Галилей Галилео (Galilei G.) (1564–1642) – итальянский физик, механик и астроном, один из основателей точного естествознания.

Галлер Альбрехт (Haller A.) (1708–1777) – швейцарский естествоиспытатель и поэт, профессор Гёттингенского университета.

Галлир Ганс (Hallier H.) (1868–1932) – немецкий ботаник-систематик.

Галь Франц Иосиф (Gall F.J.) (1758–1828) – австрийский врач и анатом, основатель «френологии».

Гальвани Луиджи (Galvani L.) (1737–1798) – итальянский физиолог, один из основателей учения об электричестве, профессор Болонского университета.

Гальтон Фрэнсис (Galton F.) (1822–1911) – английский ученый, один из основоположников биометрического метода изучения наследственности, занимался также географией, метеорологией и проблемами наследования интеллектуальных способностей человека.

Гаммарстен Олаф (Hammarsten O.) (1841–1932) – шведский физиолог.

Ганин Митрофан Степанович (1839–1894) – русский зоолог и эмбриолог.

Гаништейн Иоганн (Hansetein J.) (1822–1880) – немецкий ботаник, анатом растений.

Гарвей Вильям (Harvey W.) (1578–1657) – английский врач, один из основоположников научной физиологии.

Гарро Л. (Gagneau L.) (род. 1812) – французский ботаник и фармацевт 228, 456, 520.

Гартиг Теодор (Hartig Th.) (1805–1880) – немецкий анатом и эмбриолог растений.

Гартман Эдуард (Gartmann E.) (1842–1906) – немецкий философ-идеалист, антидарвинист.

Гартсекер Николаус (Harts oeker N.) (1656–1725) – голландский микроскопист, физик и математик, профессор в Гейдельберге.

Гаскелл Уолтер Холбрук (Gaskell W.H.) (1847–1914) – английский физиолог.

Гассенди Пьер (Gassendi P.) (1592–1655) – французский философ и естествоиспытатель.

Гассенфратц Жан Анри (Hassenfratz J.H.) (1755–1827) – французский натуралист.

Гатчек В. (Hatschek B.) – австрийский зоолог-систематик.

Гаффки Георг (Gaffky G.) (1850–1918) – немецкий микробиолог и эпидемиолог.

Гаюи (правильнее Аюи) *Рене Жюст* (Haüy R.) (1743–1822) – французский кристаллограф и минералог, открыл один из основных законов кристаллографии – закон целых чисел (закон Гаюи).

Гебель Карл (Goebel K.) (1855–1932) – немецкий ботаник.

Гегель Георг Вильгельм Фридрих (Hegel J.W.F.) (1770–1831) – немецкий философ, один из основоположников немецкой классической философии, объективный идеалист.

Гегенбаур Карл (Gegenbaur K.) (1826–1903) – немецкий сравнительный анатом, профессор Йенского и Гейдельбергского университетов.

Гедвиг Иоганн (Hedwig J.) (1730–1799) – немецкий ботаник.

Геер Освальд (Heer O.) (1809–1893) – швейцарский ботаник.

Гейденгайн Мартин (Heidenhain M.) (1864–1949) – немецкий гистолог, профессор Тюбингенского университета.

Гейденгайн Рудольф Петер Генрих (Heidenhain B.) (1834–1897) – немецкий физиолог и гистолог, профессор Бреславльского университета.

Гейдер Карл (Heider K.) (1856–1935) – австрийский зоолог.

Гейлс Стивен (Hales S.) (1677–1761) – английский ботаник и химик.

Гей-Люссак Жозеф Луи (Gay-Lussac J.L.) (1778–1850) – французский химик и физик, профессор Парижского университета, почетный член Петербургской Академии наук.

Гейманс Жан Франсуа (Heymans J.P.) (род. 1859) – бельгийский физиолог и фармаколог.

Гейманс Корнель (Heymans C.) (род. 1892) – бельгийский физиолог и фармаколог, лауреат Нобелевской премии.

Гейне Генрих (Heine H.) (1797–1856) – немецкий поэт и публицист.

Геккель Эрнст (Haeckel E.) (1834–1919) – немецкий биолог, последователь Ч. Дарвина.

Гексли Томас Генри (Huxley Th. H.) (1825–1895) – английский биолог, ближайший соратник Ч. Дарвина.

Гельвеций Клод Адриан (Helvetius C.A.) (1715–1771) – французский философ-материалист.

Гельмгольц Герман Людвиг Фердинанд (Helmholtz H.) (1821–1894) – немецкий естествоиспытатель, работавший в области физики, математики, физиологии и психологии.

Гельмонт Ян Баптист ван (Helmont J.B. van) (1577–1644) – голландский естествоиспытатель, один из виднейших представителей ятрохимии.

Гельригель Герман (Hellriegel H.) (1831–1895) – немецкий агрохимик.

Гензен Виктор (Hensen V.) – профессор физиологии Нильского университета, основатель комиссии по изучению германских морей (1870), разрабатывал количественные методы определения производительности моря.

Генле Фридрих Густав Якоб (Henle F.G.J.) (1809–1885) – немецкий анатом и гистолог, ученик И. Мюллера.

Генсло Джон Стивен (Henslow J.S.) (1796–1861), – английский минералог и ботаник.

Геншель А. (Henschel A.) (1790–1856) – немецкий ботаник.

Гепперт А. (Gerpert A.) (1847–1920) – немецкий физиолог.

Гераклит Эфесский (ок. 530–470 до н. э.) – древнегреческий философ-материалист, один из главных представителей античной диалектики.

Гердер Иоганн Готфрид (Herder J.G.) (1744–1803) – немецкий философ-просветитель и писатель.

Геринг Эвальд (Hering E.) (1834–1918) – немецкий физиолог, профессор Лейпцигского университета.

Германн Лудимар (Hermann L.) (1838–1914) – немецкий физиолог, профессор Цюрихского и Кенигсбергского университетов.

Герофил (род. ок. 300 до н. э.) – древнегреческий врач, один из родоначальников александрийской медицинской школы.

Гертвиг Оскар (Hertwig O.) (1849–1922) – немецкий зоолог.

Гертвиг Рихард (Hertwig R.) (1850–1937) – немецкий зоолог, брат О. Гертвига.

Гертнер Иосиф (Gaertner J.) (1732–1791) – немецкий анатом растений.

Гертнер Карл Фридрих (Gaertner K.F.) (1772–1850) – немецкий ботаник, последователь Кельрейтера, автор капитального труда «Опыты и наблюдения образования гибридов» (1849).

Герцен Александр Иванович (1812–1870) – русский революционный демократ, писатель, мыслитель-материалист.

Герцен Александр Александрович (род. 1839) – физиолог, сын А.И. Герцена.

Гершель Вильям (Herschel W.) (1738–1822) – английский астроном и оптик.

Герштеcker Карл Эдуард Адольф (Gerstaecker K.E.A.) (1828–1895) – немецкий

ЭНТОМОЛОГ.

- Гесснер Конрад* (Gessner C.) (1516–1565) – швейцарский естествоиспытатель.
- Геттар Жан* (Guettard J.) (1715–1786) – Французский естествоиспытатель.
- Гёте Иоганн Вольфганг* (Goethe J.W.) (1749–1832) – немецкий естествоиспытатель и поэт.
- Гетте А.* (Goette A.) – немецкий морфолог.
- Геттон* (правильнее *Хаттон*) *Джемс* (Hutton J.) (1726–1797) – английский натуралист-геолог.
- Гиббс Джозайя Уиллард* (Gibbs J.) (1839–1903) – американский физик, профессор Йельского университета.
- Гильдебранд Фридрих* (Hildebrand F.) (1835–1915) – немецкий ботаник.
- Гильденштедт И.А.* (1745–1781) – русский медик, естествоиспытатель и путешественник.
- Гиньяр Леон* (Guignard L.) (1852–1928) – французский ботаник-цитолог.
- Гиппократ* (ок. 460–377 до н. э.) – древнегреческий врач.
- Гис Вильгельм* (His W.) (1831–1904) – немецкий эмбриолог и анатом, профессор Базельского и Лейпцигского университетов, идеалист, антидарвинист.
- Гитциг Эдуард* (Hitzig E.) (1838–1907) – швейцарский психиатр.
- Глебов Иван Тимдфеевич* (1806–1884) – русский физиолог и анатом, профессор Московского университета.
- Гледич Иоганн* (Gleditch J.) (1715–1786) – немецкий ботаник, создатель Берлинского ботанического сада.
- Глиссон Фрэнсис* (Glisson P.) (1597–1677) – английский врач, анатом и физиолог, профессор Кембриджского университета.
- Глогер Константин* (Gloger K.) – польский орнитолог.
- Гмелин Иоганн Георг* (Gmelin J.G.) (1709–1755) – натуралист.
- Гмелин Леопольд* (Gmelin L.) (1788–1853) – немецкий химик, профессор университета в Гейдельберге.
- Гмелин Самуил Готлиб* (Gmelin S.G.) (1745–1774) – путешественник, член Петербургской Академии наук, посетил бассейн Дона, низовье Волги, Кавказ, собрал ценные сведения о природе.
- Гоббс Томас* (Hobbes Th.) (1588–1679) – английский философ-материалист.
- Гоголь Николай Васильевич* (1809–1852) – русский писатель.
- Годлевский Эмиль* (Godlewski E.) (1847–1930) – польский ботаник.
- Годри Альбер* (Gaudry A.) (1827–1908) – французский палеонтолог.
- Годрон Д.* (Godron D.) (1807–1880) – французский ботаник.
- Гольбах Поль Анри Дитрих* (Holbach P.H.D.) (1723–1789) – французский философ-материалист.
- Гольдфус Георг* (Goldfuss G.) (1782–1848) – немецкий зоолог.
- Гольц Фридрих Леопольд* (Goltz Pr. L.) (1834–1902) – немецкий физиолог.
- Гомер* (между XII и VIII вв. до н. э.) – легендарный древнегреческий поэт.
- Гоппе-Зейлер Феликс* (Hoppe-Seyler P.) (1825–1895) – немецкий физиолог и биохимик.
- Горкель Иоганн* (Horkel J.) (1769–1846) – немецкий ботаник.
- Горожанкин Иван Николаевич* (1848–1904) – русский ботаник-морфолог, профессор Московского университета.
- Горянинов Павел Федорович* (1796–1865) – русский ботаник-систематик, профессор Петербургской Медико-хирургической академии.
- Гофман Фридрих* (Hoffmann Fr.) (1660–1742) – немецкий врач, профессор университета в Галле.
- Гофмейстер Вильгельм* (Hofmeister W.) (1824–1877) – немецкий ботаник, профессор Гейдельбергского, а затем Тюбингенского университетов.
- Гофф Карл Эрнст Адольф* (Hoff K.E. A.) (1771–1837) – немецкий геолог.

Гоффман Г. (Hoffman G.) (1819–1891) – немецкий ботаник.
Грааф Ренье де ((Graaf R. de) (1641–1673) – голландский анатом.
Грам Христиан (Gram Ch.) (1853–1938) – датский микробиолог.
Грант Роберт Эдмон (Grante R.E.) (1793–1874) английский сравнительный анатом, эволюционист.
Грасси Батиста (Grassi B.) (1853–1925) – итальянский зоолог и паразитолог.
Грей Аза (Gray A.) (1810–1888) – американский ботаник.
Грехем Томас (Graham Th.) (1805–1869) – немецкий химик.
Гри Артур (Gries A.) (1829–1872) – французский ботаник.
Гризебах Генрих Рудольф Август (Griesebach H.R.A.) (1814–1879) – немецкий ботаник и географ растений.
Гризингер Вильгельм (Griesinger W.) (1817–1868) – немецкий психиатр и невропатолог.
Гримм Оскар Андреевич (1846–1920) – русский зоолог, ихтиолог.
Гроббен К. (Grobben K.) – немецкий зоолог-систематик, совместно с К. Клаусом выпустил в 1916 г. учебник зоологии.
Грубе А.Э. (Crube A.E.) (1812–1880) – зоолог, профессор Дерптского (ныне Тартуского) университета.
Грум-Гржимайло Григорий Ефимович (1860–1936) – русский исследователь Средней и Центральной Азии.
Грю Незмия (Grew N.) (1641–1712) – английский ботаник.
Гук Роберт (Hooke R.) (1635–1703) – английский естествоиспытатель.
Гукер Джозеф Далтон (Hooker J.D.) (1817–1911) – английский ботаник, систематик растений.
Гулик Джон Томас (Gulick J. Th.) (1832–1923) – американский эволюционист.
Гумбольдт Александр Фридрих Вильгельм (Humboldt A.F.W.) (1769–1859) – немецкий естествоиспытатель и путешественник, один из основоположников современной географии растений, геофизики, гидрографии.
Гурлт Эрнст Фридрих (Gurlt E.F.) (1794–1882) – немецкий сравнительный анатом и физиолог, автор учебника сравнительной физиологии домашних млекопитающих животных (1837).
Гутенберг Иоганн (Gutenberg J.) (1400–1468) – немецкий изобретатель, создатель книгопечатания подвижными литерами.

Давэн Казимир Джозеф (Davaine C.J.) (1812–1882) – французский врач и биолог.
Дальтон Джон (Dalton J.) (1766–1844) – английский химик и физик.
Данилевский Василий Яковлевич (1852–1939) – советский физиолог.
Данилевский Николай Яковлевич (1822–1895) – русский ученый, антидарвинист.
Данте Алигьери (1265–1321) – итальянский поэт.
Дарвин Франсис (Darwin F.) (1848–1925) – английский ботаник, сын Ч. Дарвина.
Дарвин Чарлз Роберт (Darwin Ch. R.) (1809–1882) – английский естествоиспытатель.
Дарвин Эразм (Darwi E.) (1731–1802) – английский врач, натуралист и поэт, дед Ч. Дарвина.
Д’Арсонваль Жак Арсен (D’Arsonval J.A.) (1851–1940) – французский физиолог и физик, один из основателей биофизики.
Дастр Альберт (Dastre A.) (1844–1917) – французский физиолог.
Двигубский Иван Алексеевич (1771–1839) – русский естествоиспытатель, профессор Московского университета.
Де Бари Антон (De Bary A.) (1831–1888) – немецкий миколог и анатом растений, его работы легли в основу современной морфологии грибов.
Девенпорт Ч.Б. (Dayenport Ch. B) – американский зоолог.
Дегерен Пьер Пауль (Deherain P.P.) (1830–1902) – французский химик.
Декандоль Альфонс (De Candolle A.) (1806–1893) – швейцарский ботаник, сын О.П.

Декандоля, один из основателей научной географии растений.

Декандоль Огюст Пирам (De Candolle A.P.) (1778–1841) – швейцарский ботаник, профессор университетов в Монпелье и в Женеве.

Декарт Рене (Descartes R.) (1596–1650) – французский философ, физик, математик, физиолог.

Деламетри Жан Клод (Delametherie J.C.) (1743–1817) – французский физик и геолог.

Деллингер Игнац фон (Döllinger I.) (1799–1890) – немецкий анатом и эмбриолог.

Деляфо Д. (Delafaut D.) (1805–1861) – французский врач.

Демазьер Жан Батист (Demazier J.B.) (1783–1862) – французский химик.

Демаре Никола (Desmarest N.) (1725–1815) – французский геолог.

Демокрит (460–370 до н. э.) – древнегреческий философ-материалист.

Депре Сезар (Despretz C.) (1792–1863) – французский физик.

Детмер В. (Detmer W.) (1850–1930) – немецкий физиолог растений.

Джеффри Эдуард Чарлз (Jeffrey E. Ch.) (1866–1952) – американский ботаник, анатом растений.

Джилльберт Джозеф Генри (Gilbert J.H.) (1817–1901) – английский агрохимик.

Джоуль Джеймс Прескотт (Joule J.P.) (1818–1889) – английский физик.

Дидро Дени (Diderot D.) (1713–1784) – французский философ, просветитель.

Диксон Генри (Dixon H.) (1869–1963) – английский естествоиспытатель.

Диоскорид Педаний (I в. н. э.) – древнегреческий врач.

Добантон Луи Жан Мари (Daubenton L.J.M.) (1716–1800) – французский врач и натуралист.

Добени Чарлз (Dauheni Ch.) (1795–1867) – английский геолог и ботаник.

Добролюбов Николай Александрович (1836–1861) – русский революционный демократ, материалист, критик и публицист.

Догель Валентин Александрович (1882–1955) – советский протистолог.

Догель Иван Михайлович (1830–1916) – русский фармаколог, профессор Казанского университета.

Додерлеин Л. (Doderlein L.) (1855–1936) – немецкий палеонтолог.

Докучаев Василий Васильевич (1846–1903) – русский естествоиспытатель, основатель современного научного почвоведения.

Долло Луи (Dollo L.) (1857–1931) – бельгийский палеонтолог-дарвинист, профессор Брюссельского университета.

Дондерс Франциск (Donders Fr.) (1818–1889) – голландский физиолог и окулист.

Донне Альфред (Donné A.) (1801–1878) – французский врач.

Дорн Антон (Dohrn A.) (1840–1909) – немецкий зоолог.

Дреббель Корнелий (Drebbel K.) (1572–1634) – итальянский физик.

Дриш Ганс (Driesch H.) (1867–1941) – немецкий биолог-виталист, профессор Лейпцигского университета.

Друде Оскар (Drude O.) (род. 1852) – немецкий ботаник, систематик и фитогеограф.

Душ Теодор фон (von Duch. T.) (1824–1890) – немецкий химик и физиолог растений.

Дыбовский В.И. – польский натуралист, участвовал в изучении фауны Восточной Сибири.

Дэви Гемфри (Davy H.) (1778–1829) – английский химик и физик.

Дюбрэнфо Августин Пьер (Dubrunfaut A.P.) (1779–1881) – французский химик.

Дю-Буа-Реймон Эмиль (Du Bois-Reymond E.) (1818–1896) – немецкий физиолог.

Дюжарден Феликс (Dujardin P.) (1801–1860) – французский биолог, занимавшийся изучением одноклеточных.

Дюкло Пьер Эмиль (Duclaux P.E.) (1840–1904) – французский химик и микробиолог.

Дюланг Пьер Луи (Dulong P.L.) (1785–1838) – французский физик и химик.

Дюма Жан Батист Андре (Dumas J.B.A.) (1800–1884) – французский химик.

Дюмортье Бартоломео Шарль (Dumortier B. Ch.) (1797–1878) – французский ботаник.

Дютроше Анри (Dutrochet H.) (1776–1847) – французский физиолог.
Дюшен А. (Duchesne A.) (1747–1827) – французский садовод.
Дядьковский Иустин Евдокимович (1784–1841) – русский терапевт, профессор Московского университета.

Евстахио Бартоломео (Eustachius B.) (ок. 1510–1574) – итальянский анатом.
Еленкин Александр Александрович (1873–1942) – советский ботаник.

Железнов Николай Иванович (1816–1877) – русский ботаник и агроном.
Жобло Л. (Goblot L.) (1645–1725) – французский естествоиспытатель.
Жоффруа Сент-Илер Исидор (Geoffroy Saint-Hilaire I.) (1805–1861) – французский зоолог, сын Этьена Жоффруа Сент-Илера.
Жоффруа Сент-Илер Этьен (Geoffroy Saint-Hilaire E.) (1772–1844) – французский зоолог, один из основоположников сравнительной анатомии.
Жюлен Шарль (Julin Ch.) – бельгийский эмбриолог.
Жюммель Г. (Jummelle H.) (1866–1935) – французский ботаник.
Жюссье Антуан Лоран (Jussieu A.L.) (1748–1836) – французский ботаник.
Жюссье Бернар (Jussieu B.) (1699–1777) – французский ботаник.

Заболотный Даниил Кириллович (1866–1929) – советский микробиолог и эпидемиолог.
Зайкевич Анастасий Егорович (1842–1931) – русский физиолог растений.
Заленский Владимир Владимирович (1847–1918) – русский зоолог, эмбриолог.
Залузянский Адам (Zaluzianski A.) (ум. 1613) – чешский ботаник.
Зейдлиц Георг (Zeidlitz G.) (1840–1917) – зоолог, в 70-е годы приват-доцент Дерптского (ныне Тартуского) университета, затем работал в Германии.
Зембницкий Яким Григорьевич (1784–1851) – русский ботаник и палеонтолог.
Земмельвейс Игнац (Semmelweis I.) (1818–1865) – венгерский врач.
Земон Рихард (Semon R.) (род. 1859) – немецкий зоолог, автор книги «Мнема, как сохраняющее начало в смене органических состояний» (1904).
Земпер К. (Semper K.) (1832–1893) – немецкий зоолог.
Зенкевич Лев Александрович (1899–1970) – советский зоолог беспозвоночных и океанолог.
Зибольд Карл (Siebold C.) (1804–1885) – немецкий зоолог.
Зингер Чарльз (Singer Ch.) – английский историк биологии и медицины.
Зув Василий Федорович (1754–1794) – русский естествоиспытатель и путешественник.
Зыбелин Семен Герасимович (1735–1802) – русский медик, профессор Московского университета.
Зюсс Эдуард (Suess E.) (1831–1914) – австрийский геолог и палеонтолог, профессор Венского университета.

Ибн-Рошд (Аверроэс) (1126–1198) – арабский философ, врач, естествоиспытатель.
Ибн-Сина Абу-Али (Авиценна) (ок. 980–1037) – философ, естествоиспытатель, врач, математик и поэт, крупнейший ученый средневековья.
Иванов Петр Павлович (1878–1942) – советский эмбриолог.
Ивановский Дмитрий Иосифович (1864–1920) – русский ботаник, один из основоположников вирусологии.
Иегер Г. (Jäger G.) – немецкий зоолог.
Иенсон Бернс (Jönsson B.) (1849–1911) – шведский эмбриолог и физиолог растений.
Измаильский Александр Алексеевич (1851–1914) – русский агроном.
Икено Сейтиро (Ikano S.) (1866–1943) – японский ботаник.
Иксюль Якоб Иоганн (Uexküll J.J.) (1864–1944) – немецкий физиолог, декларируя объективный подход к изучению животных, отрицал возможность естественнонаучного

объяснения психики.

Ингенхауз Ян (Ingen-Housz J.) (1730–1799) – голландский врач и естествоиспытатель.

Иовский Александр Алексеевич (1796–1854) – русский химик и фармаколог, профессор Московского университета.

Исаев Василий Исаевич (1854–1911) – русский врач и микробиолог.

Исаченко Борис Лаврентьевич (1871–1948) – советский микробиолог.

Кабанис Пьер Жан Жорж (Cabanis P.J.G.) (1757–1808) – французский врач, философ-материалист, просветитель.

Кавендиш Генри (Cavendish H.) (1731–1810) – английский физик и химик.

Каверзнев Афанасий Аввакумович (род. 1748) – русский биолог.

Кайданов Яков Кузьмич (1779–1855) – русский врач и ученый.

Камерариус Рудольф Якоб (Kamerarius R.J.) (1665–1721) – немецкий ботаник и врач.

Кампер Петер (Camper P.) (1722–1789) – голландский анатом и натуралист.

Кант Иммануил (Kant I.) (1724–1804) – немецкий философ, один из родоначальников немецкого классического идеализма.

Каньяр-де-Латур Шарль (Cagniard de Latour Ch.) (1777–1859) – французский ботаник.

Кардано Джеронимо (1501–1576) – итальянский ученый, математик и врач.

Карлвиль Томас (1795–1881) – английский буржуазный философ и историк.

Карно Никола Леонар Сади (Carnot N.L.S.) (1796–1822) – французский физик и инженер.

Карпендер Стефен Хаскинс (Carpenter S.H.) (1831–1878) – английский биолог.

Карпинский Александр Петрович (1847–1936) – советский геолог.

Карстен Герман (Karsten H.) (1817–1908) – немецкий ботаник.

Карус Карл Густав (Carus C.G.) (1789–1869) – немецкий естествоиспытатель и врач, последователь Ф. Шеллинга.

Карус Юлий Виктор (Carus J.V.) (1823–1903) – немецкий зоолог, историк зоологии.

Катрфаж де Брео Жан Луи Арман (Quatrefages de Bréan J.L.A.) (1810–1892) – французский зоолог и антрополог.

Каульс Г. (Cowles H.C.) – американский геоботаник конца XIX – начала XX в.

Кауфман Николай Николаевич (1834–1870) – русский ботаник, флорист и морфолог растений.

Кебер Фердинанд (Keber P.) (1816–1871) – немецкий анатом.

Кейбель Ф. (Keibel F.) – немецкий морфолог, эмбриолог.

Келликер Рудольф Альберт (Kölliker R.A.) (1817–1905) – немецкий гистолог и эмбриолог.

Кельрейтер Йозеф Готлиб (Kölreuter J.G.) (1733–1806) – немецкий ботаник, почетный член Петербургской Академии наук, несколько лет работал в России.

Кеннон Вальтер Бредфорд (Cannon W.B.) (1871–1945) – американский физиолог, профессор Гарвардской медицинской школы.

Кеплер Иоганн (Kepler J.) (1571–1630) – немецкий астроном.

Кеппен Федор Петрович (1833–1908) – русский зоолог.

Кернер Антон (Kerner A.) (1831–1898) – австрийский ботаник.

Кесслер Карл Федорович (1815–1881) – русский зоолог.

Кетлэ А. (Quetelet A.) (1796–1874) – бельгийский статистик, астроном и физик, один из основателей теории популяций.

Кильмейер Карл Фридрих (Kielmeyer K.F.) (1765–1844) – немецкий натуралист, профессор Тюбингенского университета.

Кирхгоф Густав Роберт (Kirchhoff G.R.) (1824–1887) – немецкий физик.

Китазато Шибасабуро (Kitasato) (1856–1931) – японский микробиолог.

Клаус Карл (Claus C.) (1835–1899) – немецкий зоолог беспозвоночных.

Клебс Георг Альбрехт (Klebs G.A.) (1857–1918) – немецкий ботаник.

Клебс Эдвин (Klebs E.) (1834–1913) – немецкий бактериолог и патолог.

Клейн Якоб (Klein J.) (1685–1760) – немецкий врач и натуралист-систематик.

Клейнеиберг Николай (Kleinenberg N.) (1842–1897) – сравнительный анатом и эмбриолог.

Клеменсиевич Рудольф (Klemensiewicz R.) – профессор общей и экспериментальной патологии в Граце.

Клюзиус Карл (Clusius C.) (1525–1609) – нидерландский ботаник, описал флору Восточной Европы, Пиренейского полуострова, Индии и Передней Азии.

Книпович Николай Михайлович (1862–1939) – советский зоолог.

Кноп Иоганн Август (Кноп J.A.) (1817–1891) – немецкий агрохимик.

Ковалевский Александр Онуфриевич (1840–1901) – основоположник эволюционной эмбриологии.

Ковалевский Владимир Онуфриевич (1842–1883) – русский палеонтолог, основоположник эволюционной палеонтологии.

Ковалевский Николай Осипович ; (1840–1891) – русский физиолог, профессор Казанского университета.

Козлов Петр Кузьмич (1863–1935) – советский исследователь Центральной Азии.

Козо-Полянский Борис Михайлович (1890–1957) – советский ботаник.

Койре Александр (Коуге A.) (1892–1934) – французский историк науки.

Коломбо Матео Реальдо (ум. 1559) – итальянский ученый, ученик Везалия, автор сочинения «О вопросах анатомии» (1559), в котором описал малый круг кровообращения.

Колридж Самуэл Тейлор (Coleridge S.T.) (1772–1834) – английский поэт.

Колумб Христофор (Colombo) (1451–1506) – мореплаватель.

Колумелла Луций Юний Модерат (Columella L.J.M.) (I в.) – древнеримский писатель и агроном.

Коль Фридрих Георг (Kohl F.Gr.) (1855–1910) – немецкий физиолог растений.

Кольцов Николай Константинович (1872–1940) – советский биолог.

Комов Иван Михайлович (1750–1792) – русский агроном.

Кон Фердинанд (Cohn F.) (1828–1898) – немецкий ботаник и микробиолог.

Конт Огюст (Conte A.) (1798–1857) – французский философ, основатель позитивизма.

Коп Эдуард Дринкер (Cope E.D.) (1840–1897) – американский палеонтолог и зоолог.

Коперник Николай (Copernik N.) (1473–1543) – польский астроном, создатель гелиоцентрической системы мира.

Коржинский Сергей Иванович (1861–1900) – русский ботаник.

Коссович Петр Самсонович (1862–1915) – русский почвовед и физиолог растений.

Кост Жан Виктор (Coste J.V.) (1807–1873) – французский эмбриолог и рыбовод, профессор Коллеж де Франс.

Костантен Жюльен Ноэль (Costantin J.N.) (род. 1857) – французский физиолог растений и садовод.

Костичев Павел Андреевич (1845–1895) – русский почвовед.

Котта Бернгард (Cotta B.) (1808–1879) – немецкий геолог.

Котта Г. (Cotta H.) (1763–1844) – немецкий лесовод.

Кох Роберт (Koch R.) (1843–1910) – немецкий ученый, один из основоположников микробиологии.

Коши Огюстен Луи (Cauchy A.L.) (1789–1857) – французский математик.

Краббе Генрих Густав (Krabbe H.G.) (1855–1895) – немецкий физиолог растений.

Кравков Николай Павлович (1865–1924) – советский фармаколог.

Кравчинский Дмитрий Михайлович (1857–1918) – русский лесовод.

Краснов Андрей Николаевич (1862–1914) – русский географ растений.

Краузе Эрнст Людвиг (Krause E.L.) (1839–1903) – немецкий естествоиспытатель.

Крашенинников Степан Петрович (1711–1755) – русский исследователь Камчатки.

Крашенинников Федор Николаевич (1869–1938) – советский физиолог и анатом

растений, ученик Тимирязева.

Крейслер Готфрид Адольф (Kreusler G.A.) (1844–1921) – немецкий физиолог растений.

Кремер Макс (Cremers M.) (1865–1935) – немецкий физиолог.

Крис Иоганн (Kries.T.) (1853–1928) – немецкий физиолог.

Кропоткин Петр Алексеевич (1842–1921) – русский географ, исследователь Восточной Сибири и Северо-Восточного Китая.

Крузеништерн Иван Федорович (1770–1846) – русский мореплаватель, адмирал, почетный член Петербургской Академии наук.

Круйкшанк Вильям (Cruikshank W.) (1745–1810) – английский химик.

Крукс Вильям (Crookes W.) (1832–1919) – английский физик и химик.

Крутицкий Петр Яковлевич (1839–1891) – русский физиолог растений, автор пособия «Практические занятия по гистологии растений» (1882).

Крылов Порфирий Никитич (1850–1931) – советский ботаник.

Кузен Виктор (Cousin V.) (1792–1867) – Французский философ-идеалист.

Кузнецов Николай Иванович (1864–1932) – советский фитогеограф.

Кук А. (Cooke A.H.) – английский зоолог конца XIX в.

Кук Джеймс (Cook J.) (1728–1779) – английский мореплаватель.

Кун Томас (Kuhn Th.) – американский историк науки.

Купфер Карл Вильгельм (Kupffer C.W.) (1829–1902) – немецкий анатом.

Курсанов Лев Иванович (1877–1954) – советский ботаник, специалист в области микологии и альгологии, профессор Московского университета.

Кусмауль Адольф (Kussmaul A.) (1822–1902) – немецкий клиницист-терапевт и невропатолог.

Куторга Степан Семенович (1805–1861) – русский геолог, профессор Петербургского университета.

Кушинг Харви Вильямс (Cushing H.W.) (1869–1939) – американский нейрохирург, профессор Гарвардской медицинской школы.

Кэтон Ричард (Caton R.) (1842–1926) – английский физиолог.

Кювье Жорж (Cuvier G.) (1769–1832) – французский сравнительный анатом, зоолог, основоположник палеонтологии.

Кюкенталь В. (Kükenthal W.) – немецкий зоолог-систематик.

Кюне Вильгельм (Kühne W.) (1837–1900) – немецкий физиолог.

Кютцинг Фридрих (Küthzing F.) (1807–1893) – немецкий ботаник, альголог.

Кюхенмейстер Г.Ф. (Küchenmeister G.F.) (1821–1890) – немецкий врач и гельминтолог.

Лавдавский Михаил Дормидонтович (1846– 1902) – русский гистолог, профессор Медико-хирургической академии в Петербурге.

Лавуазье Антуан Лоран (Lavoisier A.L.) (1743–1794) – французский химик.

Лайель Чарлз (Lyell Ch.) (1797–1875) – английский естествоиспытатель.

Лаллеман Клод (Lallemand Cl.) (1790–1854) – французский врач.

Ламарк Жан Батист (Lamarck J.B.) (1744–1829) – французский естествоиспытатель.

Ламеттри Жюльен Офре де (Lamettrie.T. O.) (1709–1751) – французский философ-материалист и врач.

Ланг Арнольд (Lang A.) (1855–1929) – сравнительный анатом, ученик Генкеля, профессор зоологии в Иене, а затем в Цюрихе.

Ланге Н. – швейцарский естествоиспытатель и палеонтолог, автор «Истории ископаемых» (1708).

Лангсдорф Григорий Иванович (1774–1852) – русский натуралист, участник первого русского кругосветного плавания на шхуне «Надежда».

Ланкестер Эдвин Рей (Lankester E.R.) (1847–1929) – английский зоолог и эмбриолог.

Лаперуз Жан Франсуа (La Perouse J.F.) (1741–1788) – французский мореплаватель.

Лаплас Пьер Симон (Laplace P.S.) (1749–1827) – французский астроном, математик и

физик.

Лартэ Эдвард (Lartet E.) (1801–1871) – французский палеонтолог.

Ласепед Бернар Жермен Этьен (Lacépède B.G.E.) (1756–1825) – французский зоолог.

Латрейль Пьер (Latreille P.) (1762–1833) – французский энтомолог.

Лаэннек Рене Теофиль Гиацинт (Laënnec R.T.G.) (1781–1826) – французский врач-клиницист и патологоанатом.

Лев Жак (Loeb J.) (1859–1924) – немецкий биолог, с 1891 г. переехал в США.

Леваковский Николай Федорович (1833–1896) – русский морфолог растений и эколог.

Левенгук Антони ван (Leeuwenhoek A.) (1632–1723) – голландский микроскопист.

Левкинн (ок. 500–440 до н. э.) – древнегреческий философ-материалист.

Левшин Василий Алексеевич (1746–1826) – русский агроном и животновод.

Легаллуа Жюльен (Legallois J.) (1770–1840) – французский физиолог.

Ледермюллер Мартин Фробен (Leder Müller M. F.) (1719–1769) – немецкий натуралист-любитель.

Лейбниц Готфрид Вильгельм (Leibniz G.W.) (1646–1716) – немецкий математик и философ-идеалист.

Лейди Джозеф (Leidy J.) (1823–1891) – американский биолог.

Лейдиг Франц (Leydig F.) (1821–1908) – немецкий гистолог.

Лейкарт Рудольф (Leuckart R.) (1822–1898) – немецкий зоолог и паразитолог.

Ленгли Джон Ньюпорт (Langley J.N.) (1852–1925) – английский физиолог.

Ленин Владимир Ильич (1870–1924).

Ленц Эмилий Христианович (1804–1865) – русский физик.

Леонардо да Винчи (Leonardo da Vinci) (1452–1519) – итальянский художник, естествоиспытатель и инженер.

Лепехин Иван Иванович (1740–1802) – русский путешественник и натуралист.

Лефлер Фридрих (Löffler F.) (1852–1915) – немецкий микробиолог.

Лецик-Суминский Михаил (Leszcyc-Suminski M.H.) (1820–1898) – польский ботаник.

Либеркюн Иоганн Натаналь (Lieberkuhn J.N.) (1711–1756) – немецкий анатом-микроскопист.

Либих Юстус (Liebig J.) (1803–1873) – немецкий химик, член-корреспондент Петербургской Академии наук.

Ливекер Р. (Lydekker R.) – английский зоолог и палеонтолог, автор исследования о географической истории животных (1894).

Линдли Джон (Lindley J.) (1799–1865) – английский ботаник.

Линк Генрих (Link H.) (1764–1851) – немецкий ботаник.

Линней Карл (Linné K.) (1707–1778) – шведский естествоиспытатель и натуралист.

Липпман Габриель (Lippmann G.) (1845–1921) – французский физик.

Листер Джозеф (Lister J.) (1827–1912) – английский хирург.

Литвинов Дмитрий Иванович (1854–1929) – советский ботаник.

Лобеллий Маттиас (Lobellius M.) (1538–1616) – голландский ботаник.

Ловен Свен Людвиг (Loven S.L.) (1809–1895) – шведский зоолог.

Ловен Христиан (Loven Ch.) (1835–1904) – шведский физиолог.

Ловецкий Алексей Леонтьевич (1787–1840) – русский врач и натуралист.

Локк Джон (Locke J.) (1632–1704) – английский философ-материалист.

Ломмель Э. (Lommel E.) (1837–1899) – немецкий физик.

Ломоносов Михаил Васильевич (1711–1765) – русский естествоиспытатель, поэт и мыслитель.

Лоран Эмиль (Laurent E.) (1861–1904) – французский микробиолог.

Лорансе – французский анатом, ученик Э. Жоффруа Сент-Илера.

Лорен (Laurent) – французский энтомолог.

Лоренц Йозеф (Lorenz J.) (1825–1911) – австрийский естествоиспытатель.

Лотси Ян Паулус (Lotsy J. P.) (1867–1931) – голландский ботаник.

Лоуз Джон Беннетт (Lowes J.B.) (1814–1900) – английский физиолог растений.
Лукреций Кар (ок. 99–55 до н. э.) – древнеримский философ и поэт.
Любичев Александр Александрович (род. 1890) – советский зоолог и морфолог.
Людвиг Карл Фридрих Вильгельм (Ludwig K.F.W.) (1816–1895) – немецкий физиолог.
Лучиани Луиджи (Luciani L.) (1840–1919) – итальянский физиолог.

Магеллан Фернан (1480–1521) – португальский мореплаватель.
Магнус Генрих (Magnus H.) (1802–1870) – немецкий физик и химик.
Магнус-Леви А. (Magnus-Levy A.) – немецкий физиолог.
Мажанди Франсуа (Magendie F.) (1783–1855) – французский врач и физиолог.
Мазе Пьер (Mazé P.) (ум. 1919) – французский микробиолог.
Майварт Сент-Джордж Джэксон (Mivart S.-G.G.) (1827–1900) – английский зоолог, антидарвинист.

Майе Бенуа де (De Maillet B.) (1696–1738) – французский путешественник и натуралист-любитель.
Майер К. (Mayer C.) – немецкий анатом.
Майер Роберт (Mayer B.) (1814–1878) – немецкий врач, открывший закон сохранения и превращения энергии.

Майзель В. (Mayzel W.) (род. 1847) – польский гистолог.
Майов Джон (Mayow J.) (1643–1679) – английский врач и физиолог.
Мак-Лей Вильям (Macley W.) (1792–1865) – английский зоолог-систематик.
Максвелл Джеймс Клерк (Maxwell J.Cl.) (1831–1879) – английский физик.
Максимович Михаил Александрович (1804–1873) – русский ботаник и флорист, после 1834 г. занимался) историей и литературоведением.

Максимович-Амбодик – см. Амбодик-Максимович.
Мальбранш Никола (Malebranche N.) (1638–1715) – французский философ-идеалист.
Мальпиги Марчелло (Malpighi M.) (1628–1694) – итальянский биолог и врач, один из основоположников микроскопической анатомии.

Мальтус Томас Роберт (Malthus Th.R.) (1766–1834) – английский священник, автор реакционной теории народонаселения.

Манжен Луи Александр (Mangin L.A.) (1852–1937) – французский ботаник.
Мансон П. (Manson P.) – английский паразитолог.
Мантегацца (Mantegazza) – итальянский профессор, современник Ч. Дарвина.
Маньоль Пьер (Magnol P.) (1638–1715) – французский медик и ботаник.
Марей Этьенн Жюль (Marey E.J.) (1830–1904) – французский физиолог.
Мариотт Эдм (Mariotte E.) (1620–1684) – французский физик.
Марк Э. (Mart E.L.) (1847–1946) – американский цитолог.
Маркс Карл (1818–1883).

Мархлевский Леон Павел (Marchlewski L.P.) (1869–1946) – польский физик.
Марш Отниел Чарлз (Marsh O. Ch.) (1831–1899) – американский палеонтолог.
Маршан М. (Marchant M.) – французский ботаник.
Массар Жан (Massart J.) (1865–1925) – французский ботаник.
Матвеев Борис Степанович (род. 1889) – советский сравнительный анатом, зоолог и морфолог-эволюционист.

Маттеуччи Карло (Matteuccis C.) (1811–1868) – итальянский физик.
Маттиоли П. (Mattioli P.) (1501–1577) – итальянский ботаник.
Мах Эрнст (Mach E.) (1838–1916) – австрийский физик, философ-идеалист.
Мебиус Карл Август (Möbius K.A.) (1825–1908) – немецкий гидробиолог.
Мейен Франц Юлиус Фердинанд (Meusen F.J.F.) (1804–1840) – немецкий ботаник, физиолог растений.

Мейер Артур (Meyer A.) (1850–1922) – физиолог растений.
Мейер (Мейер-Абих) А. – морфолог, сторонник холизма.

Мейран – французский анатом, ученик Э. Жоффруа Сент-Илера.

Мейснер Георг (Meissner G.) (1829–1905) – немецкий анатом и физиолог.

Меккель Иоганн Фридрих Младший (Meckel J.F.) (1781–1833) – немецкий сравнительный анатом.

Мельников Николай Михайлович (1840–1900) – русский зоолог и эмбриолог.

Мен де Биран Франсуа Пьер Гонтье (Maine de Biran F.P.G.) (1766–1824) – французский философ-идеалист, основой познания считал внутренний опыт.

Менделеев Дмитрий Иванович (1834–1907) – русский химик, создатель периодического закона химических элементов.

Мендель Грегор Иоганн (Mendel G.J.) (1822–1884) – австрийский ботаник.

Менерт Эрнст (Mehnert E.) – немецкий морфолог, эмбриолог.

Менетрие Эдуард Петрович (1802–1881) – русский энтомолог.

Мензбир Михаил Александрович (1855–1935) – советский зоолог.

Мережковский Константин Сергеевич (1855–1921) – русский ботаник.

Мерклин Карл Евгеньевич (1821–1904) – русский ботаник и палеонтолог.

Меррей Георг Роберт Мильн (Murray G.R.M.) (1858–1911) – английский ботаник.

Меррием Ч. (Merriam Ch.H.) – американский зоогеограф и эколог конца XIX в., автор концепции зон жизни.

Мессершмидт Даниил Готлиб (Messerschmidt D.G.) (1685–1735) – исследователь Сибири.

Местр Жозеф де (1753–1821) – французский философ-идеалист.

Мечников Илья Ильич (1845–1916) – русский биолог, один из основоположников эволюционной эмбриологии, сравнительной патологии, микробиологии и иммунологии.

Миддендорф Александр Федорович (1815–1894) – русский естествоиспытатель и путешественник.

Миклухо-Маклай Николай Николаевич (1846–1888) – русский путешественник, антрополог этнограф и натуралист.

Милль Джон Стюарт (Mill J.S.) (1806–1873) – английский философ, логик и экономист, представитель позитивизма.

Мильн-Эдвардс Анри (Milne-Edwards H.) (1800–1885) французский зоолог, ученик Ж. Кювье.

Мирбель Шарль Франсуа Бриссон (Mirbel Ch.P.V.) (1776–1854) – французский ботаник, цитолог и эмбриолог.

Миславский Николай Александрович (1854–1928) – советский физиолог животных, профессор Казанского университета.

Митчерлих Эйльхард (Mutscherlich E.) (1794–1863) – немецкий химик, член-корреспондент Петербургской Академии наук.

Мичурин Иван Владимирович (1855–1935) – советский биолог, садовод-селекционер.

Молешотт Якоб (Moleschott J.) (1822–1893) – голландский физиолог, представитель вульгарного материализма.

Молиш Ганс (Molisch H.) (1856–1937) – австрийский физиолог растений.

Моль Гуго фон (Mohl. H. von) (1805–1872) немецкий ботаник-цитолог.

Мольденгауэр Пауль (Moldenhawer P.) (1766–1824) – немецкий ботаник.

Монтеверде Николай Августинovich (1856–1929) – русский физиолог растений.

Мопертюи Пьер Луи Моро (Maupertuis P.L.M.) (1698–1759) – французский физик, астроном и геодезист.

Мора Жан (Moral J.) (1846–1920) – французский физиолог.

Морган Ллойд (Morgan L.) (1852–1936) – американский зоопсихолог.

Метрик Даниель (Morris D.) (1844–1933) – английский физиолог растений.

Морисон Роберт (Morisson R.) (1620–1683) – английский ботаник-систематик, специалист по зонтичным.

Морозов Георгий Федорович (1867–1920) – русский ученый-лесовод.

Моссо Анджело (Mosso A.) (1846–1910) – итальянский физиолог.
Мотье Д. (Mottier D.) (1864–1940) – американский цитолог растений.
Моуфет Т. (1533–1599) – лондонский врач.
Мочульский Виктор Иванович (1810–1871) – русский энтомолог.
Мульдер Жерар Иоганн (Mulder G.J.) (1802–1880) – голландский химик.
Мунк Герман (Munk H.) (1839–1912) – немецкий невролог.
Мухин Ефрем Осипович (1766–1850) – русский врач и анатом.
Мэттью Патрик (Matthew P.) (1790–1874) – английский ученый, лесовод.
Мюллер Иоганнес Петер (Müller J.P.) (1801–1858) – немецкий сравнительный анатом и физиолог, создатель крупнейшей школы физиологов.
Мюллер Николаус Якоб Карл (Müller N.J.C.) (1843–1901) – немецкий физиолог растений.
Мюллер Отто Фредерик (Müller O.F.) (1730–1784) – датский зоолог.
Мюллер Фриц (Müller E.) (1821–1897) – немецкий зоолог и эмбриолог, дарвинист.
Мюнц Ашиль Шарль (Muntz A.Ch.) (1848–1917) – французский агрохимик.

Навашин Сергей Гаврилович (1857–1930) – советский биолог, автор классических работ в области цитологии и эмбриологии растений.
Надсон Георгий Адамович (1867–1940) – советский микробиолог.
Найт Томас Андру (Knight Th.A.) (1759–1838) – английский растениевод и ботаник.
Негели Нарл Вильгельм (Nägeli K.W.) (1817–1891) – немецкий ботаник, антидарвинист.
Неесфон Эзенбек Христиан Готфрид (Nees von Esenbeck Ch.G.) (1776–1858) – немецкий ботаник, последователь натурфилософии Шеллинга.
Неймайр Мельхиор (Neumaug M.) (1845–1890) – австрийский палеонтолог-дарвинист и геолог.
Нелюбов Дмитрий Николаевич (1866–1926) – советский физиолог растений.
Ненцкий Марцел (Nencki M.) (1847–1901) – биохимик и микробиолог.
Нидхэм Джозеф (Needham J.) – английский историк эмбриологии, профессор Кембриджского университета.
Нидхэм Джон Тербвил (Needham J.T.) (1713–1781) – английский естествоиспытатель.
Низами Ильяс Юсиф оглы (1141–1203) – азербайджанский поэт-гуманист.
Никитин Сергей Николаевич (1851–1909) – русский геолог и палеонтолог.
Ницше Фридрих (Nietzsche P.) (1844–1900) – немецкий философ-идеалист.
Ноббе Фридрих (Nobbe P.) (1830–1922) – немецкий агрохимик.
Нобили Леопольд (Nobili L.) (1784–1835) – итальянский физик.
Новалис – псевдоним Фридриха фон Гарденберга (Novalis-Hordenberg F.V.) (1772–1801) – немецкий поэт, писатель и публицист, представитель немецкого реакционного романтизма.
Нодэн Шарль (Naudin Ch.) (1815–1899) – французский ботаник, исследовал проблемы гибридизации растений.
Нолль Фриц (Noll P.) (1858–1908) – немецкий ботаник.
Норденшельд Нильс Адольф Эрик (Nordenskiöld N.A.B.) (1832–1901) – шведский полярный исследователь.
Норденшельд Эрик (Nordenskiöld E.) – историк биологии.
Нордман Александр Д. (1803–1866) – русский зоолог, исследовал фауну юга России.
Нуттал Генри Фолкнер (Nuttall H.P.) (1862–1937) – английский бактериолог, паразитолог и физиолог.
Ньюмен Эдвард (Newman E.) (1801–1876) – английский энтомолог.
Ньюпорт Джордж (Newport G.) (1803–1854) – английский анатом и эмбриолог.
Ньютон Исаак (Newton I.) (1643–1727) – английский физик, механик, астроном и математик.
Нэф Адольф (Naef A.) (род. 1883) – морфолог, профессор зоологии в Каире.

Овсянников Филипп Васильевич (1827–1906) – русский физиолог и гистолог.

Озерецковский Николай Яковлевич (1750–1827) – русский естествоиспытатель и путешественник.

Окен Лоренц (Oken L.) (1779–1851) – немецкий естествоиспытатель и натурфилософ, профессор Иенского университета.

Олерт Густав Генрих Эмиль (Ohlert G.G.E.) – немецкий физиолог растений.

Ольтманс Фридрих (Oltmans P.) (1860–1938) – немецкий физиолог растений.

Д’Омалиус д’Аллуа Жан (d’Omalius d’Halloy J.B.J.) (1783–1875) – бельгийский геолог-трансформист.

Омелянский Василий Леонидович (1867–1928) – советский микробиолог.

Оппель А. (Oppel A.) – немецкий морфолог, эмбриолог.

Д’Орбиньи, Альсид Дессалин (d’Orbigny A.D.) (1802–1857) – французский палеонтолог-стратиграф, ученики последователь Кювье.

Осборн Генри Фэрфилд (Osborn H.P.) (1857–1935) – американский палеонтолог.

Остроумов Алексей Александрович (1844–1908) – русский клиницист-терапевт, профессор Московского университета.

Оуэн Ричард (Owen R.) (1804–1892) – английский зоолог, анатом и палеонтолог, антидарвинист.

Оуэн Роберт (Owen R.) (1771–1858) – английский социалист-утопист.

Павлов Алексей Петрович (1854–1929) – советский геолог и палеонтолог.

Павлов Иван Петрович (1849–1936) – советский физиолог, создатель учения о высшей нервной деятельности.

Павлов Михаил Григорьевич (1793–1840) – русский ученый, работавший в области физики, минералогии и сельского хозяйства.

Павлова Мария Васильевна (1854–1938) – советский палеонтолог.

Палисси Бернар (Palissy B.) (1510–1590) – французский художник-керамист и естествоиспытатель.

Палладин Владимир Иванович (1859–1922) – русский ботаник, основоположник современного учения о дыхании растений, ученик Тимирязева.

Паллас Петр Симон (1741–1811) – русский естествоиспытатель.

Пандер Христиан Иванович (1794–1865) – русский эмбриолог, палеонтолог и анатом.

Парацельс Филипп (Paracelsus Ph.) (1493–1541) – немецкий врач и естествоиспытатель.

Пастер Луи (Pasteur L.) (1822–1895) – французский ученый, основоположник микробиологии.

Паультон Е. (Poulton E.) – английский зоолог-дарвинист.

Пачоский Юзеф (Иосиф) Нонрадович (Paczoski J.K.) (1864–1942) – польский ботаник.

Пашутин Виктор Васильевич (1845–1901) – русский патофизиолог, ученик Сеченова.

Пекэ Жан (Pecquet J.) (1622–1674) – французский врач и анатом.

Перемежко Петр Иванович (1833 – 1893) – русский гистолог.

Перро Клод (Perrault Cl.) (1613–1688) – французский медик и естествоиспытатель.

Перти М. (Perti M.) (1804–1884) – итальянский ботаник.

Перье Э. (Pergier E.) (ум. 1925) – французский зоолог, сравнительный анатом и историк зоологии.

Пестель Павел Иванович (1793–1826) – руководитель Южного общества декабристов.

Петтенкофер Макс (Pettenkofer M.) (1818–1901) – немецкий физиолог и биохимик.

Пикте Франсуа Жюль (Pictet P.J.) (1809–1872) – швейцарский зоолог и палеонтолог, автор «Руководства по палеонтологии» (1846).

Пирогов Николай Иванович (1810–1881) – русский хирург и анатом.

Писарев Дмитрий Иванович (1840–1868) – русский литературный критик и публицист.

Пифагор (ок. 580–500 до н. э.) – древнегреческий математик и философ-идеалист.

Павильщиков Николай Николаевич – советский зоолог.
Плате Людвиг (Plate L.) (1862–1937) – немецкий морфолог, сравнительный анатом.
Платон (428/427 – 347 до н. э.) – древнегреческий философ-идеалист.
Плиний К. Старший (Plinius C.) (23 79 н. э.) – римский писатель и ученый.
Поддубная-Арнольди Вера Алексеевна (род. 1902) – советский цитоэмбриолог растений.
Поллендер Франц (Pollender F.) – немецкий анатом.
Попов Михаил Григорьевич (1893–1955) – советский ботаник, флорист и флорогенетик.
Прантль Карл (Prantl K.) (1849–1893) – немецкий ботаник.
Прево Жан Луи (Prévost J.L.) (1790 1850) – французский эмбриолог.
Пржевальский Николай Михайлович (1839–1888) – русский географ и путешественник, исследователь Центральной Азии.
Прингсгейм Натанаель (Pringsheim N.) (1843–1894) – немецкий ботаник.
Пристли Джозеф (Priestley J.) (1733–1804) – английский химик, философ-материалист.
Прохаска Иржи (Pročilaska J.) (1749–1820) – чешский анатом, физиолог и врач.
Прянишников Дмитрий Николаевич (1865 1948) советский агроном, физиолог растений и растениевод.
Птолемей Клавдий (II в.) – древнегреческий ученый.
Пуазейль Жан Леон (Poiseuille J.L.) (1799 1869) – французский врач и физик.
Пуанкаре Анри (Poincare H.) (1854–1912) французский математик.
Пуркине Ян Эвангелиста (Purkyne J.E.) (1787–1869) – чешский биолог.
Пуше Феликс Архимед (Pouchet F.A.) (1800 1872) – французский естествоиспытатель и врач.
Пушкин Александр Сергеевич (1799 1837) – русский поэт.
Пфейфер Рихард Фридрих Иоганн (Pfeiffer R.F.J.) (1858–1945) – немецкий бактериолог и гигиенист.
Пфеффер Вильгельм (Pfeffer W.) (1845–1920) – немецкий физиолог растений.
Пфлюгер Эдуард Фридрих Вильгельм (Pflüger B.F.W.) (1829–1910) – немецкий физиолог.

Рабль Карл (Rabl K.) (1853–1917) – австрийский эмбриолог, цитолог и анатом.
Радищев Александр Николаевич (1749–1802) – русский писатель и революционер.
Радль Е. (Radi E.) – немецкий историк биологии.
Радлькофер Людвиг (Radikofer L.) (1829–1927) – немецкий эмбриолог растений.
Ранке Отто (Ranke O.) – немецкий физиолог, ученик О. Франка.
Распайль Франсуа Винсент (Raspail F.V.) (1794–1878) – французский ботаник и химик.
Ратке Мартин Генрих (Rathke M.H.) (1793–1860) – немецкий анатом и эмбриолог.
Раубер А. (Räuber A.) – немецкий эмбриолог, в 1883 г. дал первый развернутый критический анализ гистологических систем.
Рачинский Сергей Александрович (1836–1902) – русский ботаник.
Реди Франческо (Redi F.) (1626–1697) – итальянский врач и естествоиспытатель.
Рей Джон (Ray J.) (1628 – по другим источникам 1627 1705) – английский естествоиспытатель.
Рейли Чарлз (Riley Ch.) (1843–1896) – американский энтомолог.
Рейль Иоганн Христиан (Reil J. Ch.) (1759–1813) – немецкий врач и физиолог.
Реймарус Герман (Reimarus H.) (1694–1768) – немецкий философ и естествоиспытатель.
Рейхенов А. (Reichenow A.) – немецкий орнитолог, автор трехтомной работы «Птицы Африки» (1900–1905).
Рейхерт Карл (Reichert K.) (1811–1883) – немецкий анатом.
Рейяр П. (Rayer P.) (1793–1867) – французский врач.
Ремак Роберт (Remark R.) (1815–1865) – немецкий врач и биолог.

Реомюр Рене Антуан (Reaumur R.A.) (1683–1757) – французский физик и естествоиспытатель.

Ривинус Август (Rivinus A.) (1652–1725) – немецкий естествоиспытатель.

Рикардо Давид (Ricardo D.) (1772–1823) – английский экономист.

Риман Георг Фридрих Бернхард (Riemann G.F.B.) (1826–1866) – немецкий математик.

Ришави Людвиг Альбертович (1851–1915) – русский ботаник.

Рише Шарль (Richet Ch.) (1850–1935) – французский физиолог.

Робине Жан Батист Рене (Robinet J.B.R.) (1735–1820) – французский философ-материалист.

Розанов Сергей Матвеевич (1840–1871) – русский ботаник.

Розенгоф Ресель фон (Rosenhof R. von) 1705–1759) – немецкий микроскопист.

Розенталь Исидор (Rosenthal I.) (1836–1915) – немецкий физиолог.

Ролле Фридрих (Rolle P.) (1827–1887) – немецкий натуралист.

Ромене Джордж Джон (Romanes J.J.) (1848–1894) – английский натуралист.

Ронделе Гийом (Rondelet G.) (1507–1566) – французский врач и натуралист.

Ротерт Владислав Адольфович (1863–1916) – русский ботаник.

Ру Пьер Поль Эмиль (Roux P.P.B.) (1853–1933) – французский микробиолог.

Рубнер Макс (Rubner M.) (1854–1932) – немецкий врач, физиолог и гигиенист.

Рудзкий Александр Фелицианович (1838–1901) – русский лесовод.

Рудольфи Карл Асмунд (Rudolphi K.A.) (1771–1832) – немецкий естествоиспытатель, член-корреспондент Петербургской Академии наук.

Рулье Карл Францович (1814–1858) – русский биолог-эволюционист, профессор Московского университета.

Рупрехт Франц Иванович (1814–1870) – русский ботаник.

Рускони Моро (Rusconi M.) (1776–1840) – итальянский эмбриолог.

Руссов Эдмунд Фридрихович (Russow E.P.) (1841–1897) – русский ботаник.

Руставели Шота – грузинский поэт-гуманист XII в.

Рычков Петр Иванович (1712–1777) – русский ученый, первый член-корреспондент Петербургской Академии наук.

Рютимейер Людвиг (Rutimeyer L.) (1825–1895) – швейцарский палеонтолог, член-корреспондент Петербургской Академии наук.

Сажрэ Огюстен (Sageret A.) (1763–1851) – французский растениевед.

Саккардо Пьер Андреа (Saccardo P. A.) (1845–1920) – итальянский миколог.

Сакс Юлиус (Sachs J.) (1832–1897) – немецкий физиолог растений.

Салазкин Сергей Сергеевич (1862–1932) – советский биохимик, ученик Сеченова.

Самойлов Александр Филиппович (1867–1930) – советский физиолог.

Самойлович Данило Самойлович (1744–1805) – русский врач-эпидемиолог.

Санторио Санторио (Santorio S.) (1561–1636) – итальянский врач, анатом и физиолог.

Сапожников Василий Васильевич (1861–1924) советский ботаник и географ.

Саре Микаэл (Sars M.) (1805–1869) – норвежский зоолог.

Сартон Джордж (Sarton G.) (1884–1956) – английский историк науки, работал в США.

Сваммердам Ян (Swammerdam J.) (1637–1680) – голландский натуралист.

Светлов Павел Григорьевич (род. 1892) – советский эмбриолог.

Себрайт Джон (Sebright J.) (1767–1846) – английский сельский хозяин, занимавшийся селекцией животных.

Северино Марко Аурелио (Severino M.A.) (1580–1656) – итальянский хирург, анатом и зоолог.

Северцов Алексей Николаевич (1866–1936) советский морфолог животных.

Северцов Николай Алексеевич (1827–1885) русский зоолог, зоогеограф и путешественник, ученик К.Ф. Рулье.

Седжвик Адам (Sedgwick A.) (1785–1873) – английский геолог.

Седийо Шарль (Sédillot Ch.) (1804–1883) – французский хирург.

Сенебье Жан (Senebier J.) (1742–1809) – швейцарский ботаник.

Сен-Симон Анри Клод (Saint-Simon H.Cl.) (1760–1825) – французский утопист-социалист.

Сервет Мигель (Servet M.) (1509 или 1511–1553) – испанский мыслитель и ученый.

Серр Этьен (Serres E.) (1787–1868) – французский сравнительный анатом.

Сеченов Иван Михайлович (1829–1905) – основоположник русской физиологической школы, создатель естественнонаучного направления в психологии.

Силантьев Анатолий Алексеевич (1868–1918) русский зоолог и паразитолог.

Сильвий (Sylvius) – латинизированное имя Франциска Боэ (1614–1672) – голландский врач и химик.

Симонов Леонид Николаевич – петербургский врач и издатель, в 1860 г. окончил Военно-медицинскую академию.

Склетер Филипп Латли (Sclater Ph.L.) (1829–1913) – английский зоолог и зоогеограф.

Скотт Дьюкинфилд Генри (Scott D.H.) (1854–1934) – английский палеоботаник, дарвинист.

Скоу И.Ф. (Schouw J.F.) (1789–1852) – датский ботаник.

Смит Адам (Smit A.) (1723–1790) – английский экономист, один из основателей политической экономии.

Смит Эдвин (Smith E.) (1854–1927) – американский бактериолог.

Снядецкий Енджей (Sniadecki J.) (1768–1838) – польский медик и биолог.

Сорби Генри Клифтон (Sorby H.C.) (1826–1908) – английский естествоиспытатель.

Соссюр Никола Теодор (Saussure N.Th.) (1767–1845) – швейцарский естествоиспытатель.

Спалланцани Ладзаро (Spallanzani L.) (1729–1799) – итальянский естествоиспытатель.

Спенсер Герберт (Spencer H.) (1820–1903) – английский буржуазный психолог и социолог один из представителей позитивизма.

Спешнее Николай Николаевич (1844–1907) – русский физиолог растений.

Спиноза Бенедикт (1632–1677) – нидерландский философ-материалист.

Старлинг Эрнест Генри (Starling B.H.) (1866–1927) – английский физиолог.

Стеллер Георг Вильгельм (Steller G.W.) (1709–1746) – русский натуралист и путешественник.

Стендаль (Stendhal) – псевдоним Бейля Анри Мари (Beyle H.M.) (1783–1842) – французский писатель.

Стено Николаус – Стенсен Нильс (Steno N.) (1638–1686) – датский естествоиспытатель.

Степанов Павел Тихонович (1839–1908) – зоолог и эмбриолог, профессор Харьковского университета.

Стеффенс Хенрик (1773–1845) – уроженец Норвегии, образование получил в Дании, читал философию в университетах Германии, натурфилософ.

Стокс Джордж Габриель (Stokes G.G.) (1819–1903) – английский физик и математик.

Столетов Александр Григорьевич (1839–1896) – русский физик.

Страсбургер Эдвард (Strasburger B.) (1844–1912) – польский ботаник.

Студничка Франтишек Карел (Studnifka F.K.) (1870–1955) – чешский гистолог и эмбриолог.

Сушкин Петр Петрович (1868–1928) – советский зоолог и палеонтолог.

Таннери Поль (Tannery P.) (1843–1904) – французский историк науки.

Танфильев Гавриил Иванович (1857–1928) – советский ботаник, почвовед и географ.

Тарасевич Лев Александрович (1868–1927) советский микробиолог и патолог.

Тархано Иван Романович (1846–1908) – русский физиолог, ученик Семенова.

Тахтаджян Армен Леонович (род. 1910) – советский ботаник, систематик растений и

филогенетик.

Телезио Бернардино (Telesio B.) (1509–1588) – итальянский естествоиспытатель и философ-материалист.

Тенар Луи Жан (Thénard L.J.) (1777–1857) – французский химик.

Теофраст, Теофраст (370–285 до н. э.) – древнегреческий философ и естествоиспытатель, ученик Аристотеля.

Тереховский Мартын Матвеевич (1740–1796) – один из первых русских микроскопистов, врач.

Тигерштедт Рудольф (Tigerstedt R.) (1853–1923) – финский физиолог.

Тидеман Фридрих (Tiedemann Fr.) (1781–1861) – немецкий физиолог.

Тимирязев Климент Аркадьевич (1843–1920) – русский естествоиспытатель-дарвинист, теоретик эволюционного учения, физиолог растений.

Тиндаль Джон (Tyndall J.) (1820–1893) – английский физик.

Толанд Джон (Toland J.) (1670–1722) – английский философ-натуралист.

Томсон Вильям (Thomson W.) (1824–1907) – английский физик и астроном.

Томсон Чарлз Уивилль (Thomson Ch.W.) (1830–1882) – английский зоолог.

Трамбле Абраам (Trembley A.) (1710–1784) – швейцарский натуралист.

Траншель Владимир Андреевич (1868–1942) – советский ботаник-миколог.

Траубе Людвиг (Traube L.) (1818–1876) – немецкий терапевт-клиницист и патолог.

Траубе Мориц (Traube M.) (1826–1894) – немецкий химик и физиолог растений.

Тревиранус Готфрид Рейнхольд (Treviranus G.R.) (1776–1837) – немецкий естествоиспытатель, натурфилософ.

Тревиранус Лудольф Христиан (Treviranus L.Ch.) (1779–1864) – немецкий ботаник и врач.

Трейб Мелхиор (Treub M.) (1851–1910) – голландский ботаник, эмбриолог растений.

Троль Вильгельм (Troll W.) (род. 1897) – немецкий ботаник, морфолог.

Туркин Н.В. – русский зоолог и эколог, исследовал статистические закономерности популяций охотничьих и промысловых животных.

Турман Ю. (Thurmann J.) – швейцарский фитогеограф середины XIX в.

Турнефор Жозеф Питтон (Tournefort J.P.) (1656–1708) – французский ботаник и путешественник.

Турский Митрофан Кузьмич (1840–1899) – русский лесовед.

Тэер Альбрехт Даниель (Thaer A.D.) (1752–1828) – немецкий агроном.

Тюлан Луи Рене (Tulasne L.R.) (1815–1885) – французский ботаник, исследователь низших растений.

Тюлан Шарль (Tulasne Ch.) (1816–1885) – французский ботаник.

Тюре Густав Адольф (Thuret G.A.) (1817–1875) – французский ботаник.

Тюрпен Пьер Жан Франсуа (Turpin P. J-F.) (1775–1840) – французский ботаник.

Уитт Роберт (Whytt R.) (1714–1766) – английский невролог.

Унгер Франц (Unger F.) (1800–1870) – австрийский ботаник.

Уоллер Август (Waller A.) (1856–1922) – английский физиолог.

Уоллес Альфред Рассел (Wallace A.R.) (1823–1913) – английский натуралист.

Уорингтон Роберт (Warington R.) (1838–1907) – английский бактериолог.

Уоттон Эдвард (Wotton E.) (1492–1555) – английский естествоиспытатель и врач.

Усов Сергей Алексеевич (1827–1886) – русский зоолог, профессор Московского университета.

Усов Степан Михайлович (1796–1859) – русский агроном.

Уэббер Герберт Джон (Webber H.J.) (1865–1946) – американский эмбриолог растений.

Уэлдон Вальтер Франк Рафаэль (Weldon W.F.R.) (1860–1906) – английский зоолог.

Уэллс Чарлз Вильям (Wells Ch.W.) (1757–1817) – английский медик и естествоиспытатель.

Фабриций Джероламо (1537–1619) – итальянский анатом и хирург.

Фалес из Милета (конец VII – начало VI в. до н. э.) – древнегреческий ученый и мыслитель, родоначальник греческой стихийно-материалистической философии.

Фаллопий Габриель (Falloprio G.) (1523–1562) – итальянский врач и анатом, ученик Везалия.

Фаминцын Андрей Сергеевич (1835–1918) – русский ботаник-физиолог.

Фарадей Майкл (Faraday M.) (1791–1867) – английский физик, создатель учения об электромагнитном поле.

Федченко Алексей Павлович (1844–1873) – русский естествоиспытатель и путешественник.

Фейербах Людвиг (Feuerbach L.) (1804–1872) – немецкий философ-материалист.

Феофраст – см. *Теофраст*.

Ферворн Макс (Verworm M.) (1863–1923) – немецкий физиолог.

Феррье Давид (Ferrier D.) (1843–1928) – английский физиолог и невролог.

Фехнер Густав Теодор (Fechner G.T.) (1801–1887) – немецкий философ и психофизик.

Фехтинг Герман (Vöchting H.) (1847–1918) – физиолог растений.

Фик Адольф (Fick A.) (1829–1901) – немецкий физиолог.

Фил Мануил – византийский поэт.

Филомафитский Алексей Матвеевич (1807–1849) – русский физиолог.

Фирордт Герман (Fierordt H.) (род. 1853) – немецкий физиолог, сын К. Фирордта.

Фирордт Карл (Fierordt K.) (1818–1884) – немецкий физиолог, ученик И. Мюллера.

Фиттинг Ганс (Fitting H.) (род. 1877) – немецкий физиолог растений.

Фихте Иоганн Готлиб (Fichte J.G.) (1762–1814) – немецкий философ, представитель немецкого классического идеализма.

Фишер Эдуард (Fischer E.) (1861–1931) – швейцарский миколог.

Фишер фон Вальдгейм Григорий Иванович (1771–1853) – русский естествоиспытатель.

Флао М. (Flahault M.Ch.) – французский фитогеограф, создатель принципов картирования растительности.

Флемминг Вальтер (Flemming W.) (1843–1905) – немецкий гистолог.

Флуранс Мари Жан Пьер (Flourens M.J.P.) (1794–1867) – французский физиолог и врач.

Фогель Густав (Vogel G.) (1834–1898) – немецкий биолог.

Фогт Вальтер (Vogt W.) (1888–1941) – немецкий эмбриолог.

Фогт Карл (Vogt K.) (1817–1895) – немецкий естествоиспытатель и философ.

Фодор Йозеф (Fodor J.) (1843–1901) – венгерский гигиенист и бактериолог.

Фойт Карл (Voit K.) (1831–1908) – немецкий физиолог.

Фолькман Александр (Volkmann A.) (1800–1877) – профессор физиологии Дерптского (ныне Тартуского) университета.

Фома Аквинский (1225–1274) – итальянский католический теолог и философ-схоласт.

Фонтана Феличе (Fontana F.) (1730–1805) итальянский химик и натуралист.

Форбс С. (Forbes S.A.) – американский зоолог конца XIX – начала XX в., автор исследований биоценозов водоемов, сукцессий орнитофауны, экологии насекомых.

Форбс Эдвард (Forbes E.) (1815–1854) – английский зоолог, автор исследования о распространении фауны и флоры Британских островов и Эгейского моря.

Фэстер Майкл (Foster M.) (1836–1907) – английский физиолог.

Фракасторо Джироламо (Fracastoro J.) (1478–1553) – итальянский ученый, врач, астроном и поэт.

Франк Альберт Бернхард (Frank A.B.) (1838–1900) – немецкий миколог.

Франк Отто (Frank O.) (1865–1944) – немецкий физиолог.

Франклэнд Перси (Frankland P.) (1858–1946) – английский химик и бактериолог.

Фредерик Леон (Frédéricq L.) (1851–1935) – основатель современной бельгийской физиологии.

- Фрей Генрих* (Frey H.) (1822–1890) – немецкий зоолог-систематик.
- Фрей Макс* (Frey M.) (1852–1932) – профессор физиологии в Лейпциге, ученик К. Людвига.
- Фреми Эдмон* (Fremy E.) (1814–1894) – французский химик.
- Френкель Альберт* (Fraenkel A.) (1861–1915) – немецкий медик.
- Фриз Гуго де* (Fries G.) (1848–1935) – голландский ботаник.
- Фрис Элиас* (Fries E.) (1794–1878) – шведский ботаник, специалист по низшим растениям.
- Фритч Густав* (Fritsch G.) (1838–1891) – немецкий физиолог и невропатолог.
- Фрош Пауль* (Frosch P.) (1860–1928) – немецкий бактериолог.
- Фукс Леонард* (1501–1566) – немецкий ботаник.
- Функе О.* (Funke O.) (1828–1879) – немецкий физиолог.
- Фурье Жан Батист Жозеф* (Fourier J.B.J.) (1768–1830) – французский математик.
- Фурье Франсуа Мари Шарль* (Fourier F.M.Ch.) (1772–1837) – французский социалист-утопист и экономист.
- Фюрбрингер Макс* (Furbringer M.) (1846–1920) – немецкий сравнительный анатом.
- Хайсам Абу Али* (Альгазен) (965–1039) – арабский ученый.
- Хансгирг А.* – ботаник, специалист по низшим растениям.
- Хантер Джон* (Hunter J.) (1728–1793) – английский анатом и хирург.
- Хевисайд Оливер* (Heaviside O.) (1850–1925) – английский, физик.
- Хессе А.* (Hesse A.) (1864–1911) – немецкий бактериолог, сотрудница Р. Коха.
- Хесслинг Карл Теодор* (Hessling K.T.) (1816–1899) – немецкий анатом.
- Хиразе С.* (Hirase S.) (1856–1925) – японский эмбриолог растений.
- Хлопин Григорий Витальевич* (1863–1929) – советский гигиенист, ученик И.М. Сеченова.
- Ходнев Алексей Иванович* (1818–1883) – русский химик.
- Хойзингер Карл Фридрих* (Heusinger K.F.) (1792–1888) – немецкий патолог.
- Холдейн Джон Скотт* (Haldane J.S.) (1860–1936) – английский физиолог.
- Холл Маршалл* (Hall M.) (1790–1857) – английский невролог.
- Холодовский Николай Александрович* (1858–1921) – русский зоолог.
- Холодный Николай Григорьевич* (1882–1953) – советский ботаник, профессор Киевского университета.
- Хоуэлл Уильям* (Howell W.) (1860–1945) – американский физиолог.
- Худяков Николай Николаевич* (1866–1927) – советский микробиолог.
- Хульм Р.* (Huit R.) – финский ботаник.
- Хэдсон У.* (Hudson W.H.) – английский натуралист-путешественник XIX в.
- Цаддах Г.* (Zaddach G.) – немецкий эмбриолог.
- Цахариас* (Zacharias) (1846–1916) – немецкий гидробиолог, основатель первой постоянной пресноводной станции и первый редактор журнала «Архив гидробиологии» (1906).
- Цахариас Эдуард* (Zacharias E.) (1852–1911) – физиолог растений.
- Цвет Михаил Семенович* (1872–1919) – русский физиолог растений и биохимик.
- Цепковский Лев Семенович* (1822–1887) – русский ботаник и протистолог.
- Циммерман Вальтер* (Zimmermann W.) (род. 1892) – немецкий ботаник-эволюционист.
- Цион Илья Фаддеевич* (1842–1912) – русский физиолог.
- Циттель Карл Альфред* (Zittel K.A.) (1839–1904) – немецкий палеонтолог.
- Цопф Фридрих Вильгельм* (Zopf Fr.W.) (1846–1919) – немецкий ботаник.
- Цунц Натан* (Zuntz N.) (1847–1920) – немецкий физиолог.
- Чезальпино Андреа* (Cesalpino A.) (1519–1603) – итальянский врач, ботаник и философ.

Челаковский Ладислав (Celakovski L.) (1834–1902) – чешский ботаник.
Чемберс Роберт (Chambers R.) (1802–1871) – английский публицист.
Чернышевский Николай Гаврилович (1828–1889) – русский революционный демократ и философ-материалист.
Чистович Николай Яковлевич (1860–1926) – русский врач и бактериолог.
Чистяков Иван Дорофеевич (1843–1877) – русский ботаник.

Шатерников Михаил Николаевич (1870–1939) – советский физиолог, ученик Сеченова.
Шатобриан Франсуа Рене (Chateaubriand F.R.) (1768–1848) – французский писатель, глава школы романтиков.
Шахт Герман (Schacht H.) (1814–1864) – немецкий ботаник.
Шванн Теодор (Schwann Th.) (1810–1882) – немецкий биолог, гистолог и физиолог, один из основоположников клеточной теории.
Швейггер Иоганн (Schweigger J.) (1779–1857) – немецкий физик.
Швенденер Симон (Schwendener S.) (1829–1919) – немецкий ботаник.
Шееле Карл Вильгельм (Scheele K.W.) (1742–1786) – шведский химик.
Шеллинг Фридрих Вильгельм Йозеф (Schelling Fr.W.J.) (1775–1854) – немецкий философ-идеалист.
Шелфорд Виктор Эрнест (Shelford V.E.) (род. 1877) – американский зоолог, специалист в области экологии, профессор Иллинойского университета.
Шельвер Фридрих (Schelver B.J.) (1778–1832) – немецкий медик и философ.
Шенлейн Д. (Schönlein D.) (1793–1864) – немецкий физик.
Шеррингтон Чарлз Скотт (Sherrington Ch.S.) (1859–1952) – английский физиолог.
Шефер Эдвард (Schaefer B.) (1850–1935) – английский физиолог.
Шиллер Иоганн Фридрих (Schiller J.F.) (1759–1805) – немецкий поэт и драматург.
Шимкевич Владимир Михайлович (1858–1923) – русский зоолог-дарвинист.
Шимпер Андреас Франц Вильгельм (Schimper A.F.W.) (1856–1901) – немецкий ботаник.
Шифф Мориц (Schiff M.) (1823–1896) – немецкий физиолог.
Шлезинг Альфонс Теофил (Schloesing A.T.) (1856–1930) – французский микробиолог, сын Т. Шлезинга.
Шлезинг Жан Жак Теофил (Schloesing J.J.T.) (1824–1919) – французский агрохимик.
Шлейден Маттиас Якоб (Schleiden M.J.) (1804–1881) – немецкий ботаник, один из создателей клеточной теории.
Шлейхер В. (Schleicher W.) – немецкий гистолог и цитолог, в 1879 г. предложил термин «кариокинез».
Шлотгейм Эрнст Фридрих (Schlotheim E.B.) (1764–1832) – немецкий палеоботаник.
Шмальгаузен Иван Иванович (1884–1963) – советский сравнительный анатом и теоретик эволюционного учения.
Шеманкевич Владимир Иванович (1839–1880) – русский зоолог.
Шмарда Л.К. (Schmarda L.K.) – чешский зоолог, автор трехтомной монографии «Географическое распространение животных» (1853).
Шмидт Александр (Schmidt A.) (1831–1914) – профессор физиологии Дерптского (ныне Тартуского) университета.
Шнейдер А. (Sehneuder A.) – немецкий зоолог и эмбриолог.
Шнейдер Карл Камилло (Sehneuder K.C.) (род. 1867) – немецкий зоолог.
Шово Огюст (Chauveau A.) (1827–1917) – французский врач, физиолог и патолог.
Шода Роберт Инполит (Chodat R.H.) (1865–1934) – швейцарский альголог.
Шопенгауэр Артур (Schopenhauer A.) (1788–1860) – немецкий философ-идеалист.
Шпренгель Курт (Sprengel K.) (1766–1833) – немецкий ботаник.
Шпренгель Христиан Конрад (Sprengel Ch.K.) (1750–1816) – немецкий ботаник.
Шрадер Генрих Адольф (Schrader H.A.) (1767–1836) – немецкий ботаник.
Шранк Франц (Schrank B.) (1747–1835) – немецкий ботаник и естествоиспытатель.

Шредер Генрих Георг Фридрих (Schröder H.G.B.) (1810–1885) – немецкий химик.

Шретер Д. (Schröter D.) (1835–1894) – немецкий химик.

Шретер Карл (Schröter K.) (1855–1939) – швейцарский географ растений.

Штернберг Каспар Мария (Sternberg K.M.) (1761–1838) – чешский ученый, один из основоположников палеоботаники.

Шульце Карл (Schultze C.) (1795–1877) – немецкий физиолог.

Шульце Макс Иоганн Зигизмунд (Schultze M.J.S.) (1825–1874) – немецкий зоолог и гистолог.

Шульце Франц (Schultze B.) (1815–1873) – немецкий химик.

Шумлянский Александр Михайлович (1748–1795) – русский врач.

Шумова-Симановская Екатерина Олимпиевна (1852–1905) – одна из первых русских женщин-физиологов, ученица И.П. Павлова.

Шунк Э. (Schunk E.) (1820–1903) – английский химик.

Шталь Георг Эрнст (Stahl G.E.) (1660–1734) – немецкий врач и химик, выдвинул теорию флогистона, виталист.

Шталь Эрнст Христиан (Stahl E.Ch.) (1848–1919) – немецкий ботаник.

Щуровский Григорий Ефимович (1803–1884) – русский геолог, профессор Московского университета.

Эберт Карл Жозеф (Eberth C.J.) (1835–1926) – немецкий анатом и бактериолог.

Эверсман Эдуард Александрович (1794–1860) – русский натуралист, врач и путешественник.

Эдвардс Уильям (Edwards W.F.) – французский врач, автор книги «Влияние физических условий на жизнь», брат А. Мильн-Эдвардса.

Эймер Теодор (Eimer Th.) (1843–1898) – немецкий зоолог.

Эйнбродт Павел Петрович (ум. 1894) – профессор физиологии Московского университета, сокурсник И.М. Сеченова.

Эйхвальд Эдуард Иванович (1795–1876) – русский естествоиспытатель.

Эйхлер Август Вильгельм (Eichler A.W.) (1839–1887) – немецкий ботаник.

Экк Николай Владимирович (1849–1908) – русский хирург и физиолог.

Эльфвинг Эмиль (Elfving E.) (1854–1942) – немецкий физиолог растений.

Эмпедокл (490–430 до н. э.) – древнегреческий философ-материалист, врач и поэт.

Энгельман Теодор Вильгельм (Engelmann Th.W.) (1843–1909) – немецкий естествоиспытатель.

Энгельс Фридрих (1820–1895).

Энглер Адольф Генрих Густав (Engler A.H.G.) (1844–1930) – немецкий ботаник.

Эндлихер Стефан Ладислаус (Endlicher S.L.) (1805–1849) – австрийский ботаник.

Эпикур (341–270 до н. э.) – древнегреческий философ-материалист.

Эразистрат (III в. до н. э.) – александрийский врач, изучал анатомию и физиологию головного мозга.

Эренберг Христиан Готфрид (Ehrenberg Ch.G.) (1795–1876) – немецкий натуралист, профессор Берлинского университета.

Эрикссон Иакоб (Eriksson J.) (1848–1931) – шведский миколог.

Эрлих Пауль (Ehrlich P.) (1854–1915) – немецкий врач и исследователь, работавший в различных областях медицины, биологии, химии, экспериментальной патологии и терапии.

Эрстед Ганс Христиан (Orsted H. Ch.) (1777–1851) – датский физик.

Юм Давид (Hume D.) (1711–1776) – английский философ, субъективный идеалист.

Юнг Иоахим (Jung J.) (1587–1657) – немецкий натуралист и философ.

Юнг Томас (Jung Th.) (1773–1829) – английский физик, врач и астроном, один из создателей волновой теории света.

Якоби Стефан Людвиг (Jacobi S.L.) (1711–1784) – немецкий ученый-рыбовод, открыл метод искусственного осеменения икры.

Янзе Якоб (Janse J.) (1860–1938) – голландский химик.

Ячевский Артур Артурович (1863–1932) – советский ботаник, миколог и фитопатолог.