

УДК 57
ББК 28.0
Ю 91

Рецензенты:

д-р биол. наук Э.Н. Мирзоян (Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН); д-р биол. наук, проф. Г.М. Друсский (кафедра теории эволюции и проблем дарвинизма биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова); д-р биол. наук, проф. Л.Д. Прусакова (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН).

Юсуфов А.Г.

Ю 91 История и методология биологии: Учеб. пособие для вузов/А.Г. Юсуфов, М.А. Магомедова. — М.: Высш. шк., 2003. — 238 с.: ил.

ISBN 5-06-004379-7

Овещение истории биологии проводится в связи с оценкой событий по переделанным в социально-экономическом отношении эпохам развития человечества, начиная с древнейших времен. Показаны пути развития основных идей и концепций о живой природе в общечеловеческом масштабе, последовательные этапы дифференциации биологии, взаимосвязь в развитии различных областей естествознания и биологии.

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по биологическим специальностям.

УДК 57
ББК 28.0

ISBN 5-06-004379-7

© ФГУП «Издательство «Высшая школа», 2003

Оригинал-макет данного издания является собственностью издательства «Высшая школа», и его репродуцирование (воспроизведение) любым способом без согласия издательства запрещается.

Введение

Цель науки — изучение объективной картины развития и строения окружающего мира и получение о нем точных знаний. Успехи науки, хотя неразрывно связаны с прогрессом общества, часто опережают запросы общества и производства. Ее развитие диктуется внутренней логикой самой науки.

Наука развивается скачками, периоды застоя перемежаются накоплением знаний с выходом на «новые этажи» познания, вертикальным ростом идей. Периоды застоя так же значимы, как подготовительные для расширения знаний в горизонтальном направлении, на «занятом этаже», т.е. конкретизации новых идей применительно к ранее известным явлениям и фактам.

Известно, что в науке нет абсолютных истин, она не может предлагать сразу целостное представление о мире. В этом она принципиально отличается от религии и мифологии, которые претендуют на окончательное решение вопроса (Ф.Жакоб), мало заботясь о возможности его проверки.

Научные факты и выводы имеют переходящее значение. Цели и возможности науки бесконечны (К.Бэр). Каждое новое достижение науки представляет собой своеобразный горизонт, — чем ближе к нему, тем более он отодвигается от исследователя (П.К.Бауст).

Горизонты и возможности науки по мере развития ее методологии, инструментарий исследований меняются. При этом каждый последующий исследователь как бы «стоит на плечах» предыдущего, опираясь на его достижения. История науки — цепь последовательных событий поиска идеи, фактов и методических решений. Современная наука берет свое начало с того момента, когда вопросы всеобщего характера сменяются постановкой и решением более частных (Ф.Жакоб). Но общие вопросы и ответы часто оказываются не конкретными. Решение же частных вопросов постоянно приводит не только к углублению познания предмета и явления, но и к рас-

ширению методических возможностей последующих исследований. Такой подход первоначально ведет к раздроблению представлений об окружающем мире, к постепенному накоплению фактов, в совокупности проливающих свет на явление в целом. Образно говоря, научный метод, опирающийся на исследование, начинается с поиска возможностей познания отдельных сторон мира (П.Медавар).

Успехи науки определяются ее методологией, формулировкой принципиальной идеи и поиском подходов и решений вопросов, касающихся происхождения и организации окружающего мира, причин и закономерностей его развития. Однако такие глобальные идеи первоначально мало способствовали успехам. Прорыв часто осуществляется после поиска методов их решения, когда задавались целью ответить на более конкретные вопросы: в чем и почему проявляется многообразие природы, каковы его причины, отличие растений и животных, разных растений и животных между собой и т.д. В этом случае предлагались конкретные ответы на поставленные вопросы как результат объективных исследований явлений и объектов. Отсюда большее значение имели описания функции органов и развитие животных Аристотелем, чем общие рассуждения о развитии вообще древних натурфилософов.

На каждом этапе познания явлений прежние выводы в науке подвергались проверке и критике, что постепенно способствует уменьшению элемента фантазии в рассуждениях. Происходит противопоставление того, что есть и могло быть в действительности благодаря новой формулировке гипотезы и определению путей ее разработки.

О биологии как о комплексной науке можно говорить лишь начиная с 1802 г., с момента введения данного термина Ж.Б. Ламарком и Л.Х. Тревиранусом, хотя ее история восходит к глубокой древности. Долгое время сведения о живой природе накапливались в рамках натурфилософии, медицины и в связи с запросами растениеводства и животноводства. Наиболее древними следует считать такие области, как сравнительная анатомия, морфология и систематика. Уже в глубокой древности были проведены наблюдения, касающиеся специфики организации, развития и использования отдельных животных и растений (см. гл.1).

Не решен еще вопрос о периодизации истории развития биологии. Она неоднородно периодизируется в разных отечественных и зарубежных изданиях. Нет еще учебного пособия по истории развития самой биологии. Учебные пособия каждой из биологических дисциплин содержат сведения об их истории в отдельности. Есть и

монографические публикации в отечественной и зарубежной литературе по истории развития таких областей, как зоология, ботаника, в отдельности анатомия, физиология, эмбриология, палеонтология, экология, генетика и биохимия растений и животных, биофизика, микробиология, вирусология, теория эволюции и т.д. Все это усложняет отбор материала для данного курса и его изложение в компактном виде.

Современная биология включает более 100 дисциплин, возникших в разное время. Ее дифференциация продолжается. Необходимость изучения истории науки связана как с желанием понять цепь событий, ведущих к современному состоянию, так и определить возможные направления ее развития в будущем. История науки отражает усилия человечества в познании фундаментальных явлений природы и общества, представляющих интерес для прогресса производства, культуры и мировоззрения.

Изложение истории науки упирается в необходимость ее периодизации, вопроса еще дискуссионного применительно к биологии. Сложность вопроса состоит и в совпадении принципов периодизации разных отраслей биологии, что затрудняет периодизацию истории биологии в целом. Учитывая существующие противоположные подходы составителей «Истории биологии с древнейших времен до наших дней» (1972, 1975) и ряд энциклопедических публикаций (Б.Л.Астауров и др., 1969), в рамках пособия история биологии представлена схематически по отдельным крупным эпохам развития человечества и его культуры.

В ранее изданном пособии (П.В.Матекин, 1982) история биологии изложена в виде характеристики этапов исследования 8 проблем, касающихся изучения сущности жизни и развития фундаментальных концепций биологии. При этом изложение истории биологии в целом и многих других ее проблем в нем осталось без должного внимания. В предлагаемом пособии освещение истории биологии проводится в связи с оценкой событий по переломным в социально-экономическом отношении эпохам развития человечества, начиная с древнейших времен. Это позволило показать путь развития основных идей и концепций о живой природе в общественном масштабе, последовательные этапы дифференциации биологии, общую картину изменения мировоззрения соответствующих эпох, а также взаимосвязь в развитии разных областей естествознания и биологии. Именно такой подход наилучшим образом демонстрирует этапы познания живой природы. Он оказался удачным для демонстрации прогресса даже в таких классических

областях биологии, как зоология и ботаника, на примере оценки состояния изучения морфологии, систематики и распространения животных и растений. При этом читатель имеет возможность проследить развитие биологии в целом благодаря усилиям поколений исследователей разных стран, стоявших на несходных позициях, но устремленных поиском возможностей (методы и способы) продвижения в фундаментальные проблемы развития живой природы, переходившие из эпохи в эпоху. Насколько удалось реализовать данный принцип в пособии, судить читателю. При всей неполноте его реализации пособие в рамках 9 глав дает общее представление об истории постановки проблем о живой природе и путях их решения. Прогресс в изучении живой природы определялся сочетанием четкой формулировки вопроса исследования, удачным выбором объекта и методов (подходов) его решения. Пока оно не было достигнуто, выводы оставались в лучшем случае на уровне правдоподобной фантазии. Поэтому и изложение истории биологии сводится к характеристике состояния указанных слагаемых на разных этапах ее развития, что во многом зависело от использования экспериментальных методов смежных областей естествознания, особенно физики и химии. Яркий пример тому — история молекулярной биологии и генетики.

Курс назван «История и методология биологии». Это название вполне удачно, так как понятие «методология» включает историю поиска как методов и способов подхода, так и основных категорий, идей и концепций, касающихся изучения какого-то явления. В этом смысле и методология биологии выступает как комплекс мер на долгом пути создания теорий организации и развития живой природы — основного предмета изучения биологии. Отсюда история развития биологии теснейшим образом связана с прогрессом ее методологии и парадигм, что отражено в содержании пособия.

Положение курса «История и методология биологии» в подготовке специалистов менялось и в последние годы его значение явно недооценивалось. В 50-х годах этот курс входил в учебные планы биологических факультетов. С 1999 г. он вновь включен в планы и призван обеспечить целостность биологического образования в условиях, когда происходит углубление ее дифференциации по узким направлениям.

Предлагаемое пособие по курсу «История и методология биологии», вероятно, будет принято неоднозначно. Естественно, возможности учебного пособия не позволили осуществить строгую датировку всех открытий и необходимых ссылок на первоисточники.

Поэтому в список литературы авторы вынуждены были включить в большей части только публикации по истории развития отдельных разделов биологии в виде справочного материала. Авторы приносят свои извинения за ограничение списка литературы и вынужденную минимизацию ссылок в тексте. Замечания и критика будут нами восприняты с благодарностью, что поможет для дальнейшего улучшения курса.

Авторы

Представления о живой природе в античном мире

Античность — длительный период до нашей эры, характеризуется возникновением и упадком ряда цивилизаций и сменой философских школ в разных странах (Китай, Индия, Рим, Греция, Египет), отличающихся по своим направлениям и достижениям, а также оказавших неоднозначное влияние на дальнейший прогресс человечества. Европейская цивилизация долгое время развивалась под влиянием натурфилософских воззрений Египта, Греции и Рима. Особенно нонийцы оказали сильное влияние на Запад. Однако высокий уровень философии и культуры, как теперь известно, характеризовались также древние Китай и Индия. Виду обособленности от Запада продолжительное время их достижения оставались неизвестными европейцам.

Оценивая большое влияние греческой натурфилософии на европейскую цивилизацию, не следует также забывать ее широкие связи с мыслителями Востока. Заметное влияние греков на последующее развитие культуры было связано со строгой систематизацией их знаний в отличие от других народов (В.В.Лункевич).

Первоначальное познание растений было связано с использованием их в хозяйстве и в быту человека. Из семян и плодов, оборотных при хранении, вырастали новые растения. Затем стали сажать семена в землю. Мотыжник земледелия предшествовал приурочению животных (Н.А.Базилевская и др., 1968). Ране других стран культурные очаги человечества появились в Передней Азии, Китае, Египте и Индии. Садоводство у римлян достигло высокого качества как в уходе за растениями, так и в практике прививок. Римляне применяли различные удобрения для повышения плодородия почв — навоз и минеральные соли.

1.1. Представления о единстве и развитии природы в Древнем мире

Идея о единстве и развитии окружающего мира, включая живую природу, была одной из центральных для многих философских школ античности. При этом часто исходили из материальности мира и многообразия его предметов и явлений. Само многообразие предметов и явлений рассматривалось как результат постепенного развития мира. При этом исключения не ставлял и человек, предки которого якобы около 4 млн. лет назад перешли к коллективной деятельности. Возраст существования современных людей приравнивался на Земле к 1 млн. лет, что явно противоречило представлениям о его позднем сотворении. Широкое хождение имела и идея превращения одних существ в другие.

Именно в этот период формируется представление о душе как о самостоятельной сущности, включая множественности души, появляющихся в разных органах и определяющих их функции. Душа рассматривается как бессмертная («анимизм»). Особенностью живых существ считалось наличие души, когда она покидает тело, позднее превращается в «мертвую» субстанцию.

Одновременно практическая деятельность человека способствовала накоплению положительных знаний о домашних животных и культурных растениях. В частности, были достигнуты успехи по их улучшению. К этому периоду восходят, как показал Ч.Дарвин, истоки применения искусственного отбора в бессознательной форме.

Однако рабовладельческие цивилизации, отчаявшись низким и потребительским уровнем производства, не могли в принципе привести к большему достижению в познании природы. Потребность в знаниях о живой природе ограничивалась узкой сферой возделывания растений (пшеница, ячмень, рожь, плодовые, лен, конопля, рис, хлопок), домашних животных (крупный рогатый скот, верблюд, собака, лошадь, овцы, козы и т.д.) и медицины. В Месопотамии были выведены верховые породы лошадей и ослов, породы крупного рогатого скота и овец. Известен был прием получения мула скрещиванием осла с кобылой. Применялось искусственное опыление финиковой пальмы и было достигнуто большое ее сортовое разнообразие. Известно было о существовании пола у растений (П.А.Баранов).

Ближкие представления о живой природе были характерны для Древнего Египта, что содержит папирус Эберса (XVI в. до н.э.). Здесь особенно дифференциацию получила терминология по анатомии органов. В том же папирусе перечислено большое количество лекарственных растений. В Египте одомашнен одногорбый верблюд, кошка, гуси, голуби и др. Из Индии сюда попали куры, где были достигнуты и успехи инкубации их яиц в особых печах.

Первоначальные представления о живой природе имели ярко выраженный религиозно-мифический характер. Лишь впоследствии они стали приобретать самостоятельное значение в натурфилософских концепциях. Так, уже в IV тысячелетии до н.э. появляются списки растений и животных (Месопотамия), в них различались плото- и травоядные, водные (рыбы), членистые и четвероногие животные, птицы и змеи. Растения же подразделялись на деревья, овощи, пряности и лекарственные. Сердце рассматривалось как орган мышления, печень — главный орган жизни, содержащий кровь.

Аристотель в книге «История животных» упоминает о своем «учении о растениях». Он признавал в окружающем мире неодушевленную и одушевленную (живую) природу. Растения обладают низшей ступенью развития души (сила питания и роста), животные — более высшей (стремление и чувствование). Аристотель отмечал у растений и животных и некоторые общие свойства. Они состоят из сходных элементов. У растений есть сравнимые части (кожица и волокна) и несравнимые (лист и корень). Строение органа у растений проще, чем у животных. Питательные вещества земли образуют тело растения. Возобновление, воспроизведение — характерные черты растений. У растений он выделял разнообразные формы размножения. Он различал и пол у растений, хотя мужское и женское у растений скрыто, возникает в семени. Усматривал сходство между яйцом животных и семенем растений в образовании зародыша из части плода, другая часть служит ему пищей.

Древнеиндийская философия рассматривала природу как комплекс 5 элементов: огонь, земля, вода, воздух и эфир. При сочетании с ними вещества организма (слизь, желчь и воздух) образуют все остальные вещества и их части. Развитие зародыша человека они связывали с участием мужского воспроизводительного вещества, в котором содержатся представители разных органов и структура организма. Определение пола у эмбриона человека объясняли изме-

нением соотношения мужского («семени») и женского («крови») начал при зачатии. При равном их соотношении рождаются якобы разнополые — двойняшки. Было распространено и мнение о влиянии пищи и психического состояния матери в период беременности на особенности ребенка, несмотря на признание наличия у живых существ неизменных признаков, наследуемых от родителей.

Памятники индийского эпоса, относящиеся к VI-V вв. до н.э., содержат также описание поведения и образа жизни многих животных и растений. В Древней Индии к наблюдениям относились как к наиболее надежному источнику получения достоверных знаний о природе.

Как отмечает Н.Н.Воронцов (1999, с. 107—112), материалистические традиции Древней Индии и ее достижения в познании живой природы, успехи в технике ампутации органов, кесарева сечения, удаления почечных и желчных камней, а также описания последовательных этапов развития эмбриона человека и лекарственных свойств многих растений оставались неизвестными для Западной Европы до походов А.Македонского.

В древних цивилизациях Индии, Египта и Китая задолго до создания рабовладельческих государств на Западе человек перешел от собирательства к животноводству и растениеводству, к использованию методического отбора. В этих странах были заложены основы многих наук, обсуждались вопросы происхождения жизни и человека с позиции трансформизма.

Древнекитайские мыслители (IX—VII вв. до н.э.), опиравшиеся на практику развитого земледелия, скотоводства и медицины, окружающий мир пытались объяснить исходя из наличия в нем полезных материальных частей, взаимодействия которых дает начало воде, деревьям, огню, земле и металлам. Последние считали основой всего. В Китае слабо развивалась анатомия из-за строгого запрета на вскрытие живых и мертвых организмов. В целом, природу они рассматривали не только как материальную, но и развивающуюся благодаря естественной необходимости без участия телеологического начала (Ван Чун).

Из сказанного видно, что в глубокой древности большая часть представлений о природе носила мистический и умозрительный характер, хотя и были попытки получения положительных сведений путем наблюдений. Положение в последующем заметно меняется в Древней Греции и Риме, где находят отражение идеи единства вселенной и вечности движения, закономерного характера развития окружающего мира.

1.2. Уровень изучения живой природы в Древней Греции

Достижения культуры и цивилизации в Древней Греции и Риме уподоблены по значимости солнечной системе, из которой постепенно развивались последующие художественные и научные ценности (В.В.Лункевич).

Греков рассматривают как основателей рационального знания и науки (Воронцов, 1999, с.120). Среди них выделяется плеяда философов и мыслителей (Фалес, Анаксимандр, Гераклит, Демокрит и др.). До V в. до н.э. они пытались ответить на вопросы: что есть мир, жизнь и человек?

Общим для этих школ было признание материальности и развития окружающего мира. Они расходились только в определении конкретного его первоначала — «апейрона» (беспредельное). Все происходит из 4-х начал: вода, земля, огонь, воздух. Живые существа и предметы неживой природы образуются по одним и тем же законам апейрона (Анаксимандр).

Как бы ни возникли предметы и тела окружающего мира, они находятся в постоянном изменении, как результат борьбы и необходимости. При этом тела расходятся и сходятся, из различных образуются прекраснейшая гармония и все возникает через борьбу (Гераклит). Этот «мировой мудрец» природу считал своим учителем и жизнь рассматривал в вечном движении, в постоянном разложении и обновлении; одно и то же, изменяясь, снова становится тем же. Изменения в природе и живом мире не целенаправленны, а случайны и обусловлены противоположностью. Основной движения Гераклит считал огонь, из него возникает остальное благодаря столкновению противоположностей. Добро и зло «едино» и из их борьбы возникает гармония мира. При всей привлекательности подобных утверждений они еще далеки от идей эволюции окружающего мира. Живые существа — представители античной («эллинской») школы — продолжали рассматривать как образованные независимо друг от друга.

Углублению познаний в области живой природы способствовала в Древней Греции практика анатомирования трупов животных (Алимеев Кротонский). При этом центральное место отводилось функциям мозга и органам чувств. Данный подход служит как бы основой последующих теорий ощущения. А.Кротонский, сравнивая животных и человека, подчеркивал как общее (наличие ощущений), так и специфическое (способность мыслить).

Дальнейшим углублением представлений о материи служат идеи атомистов (Левкипп, Анаксагор и Демокрит), которые свойства каждого тела выводили из соответствующих невидимых частитип — «гомойомер». Первоначальные организмы, возникшие соединением томойомер неба и земли, приобретают способность размножаться (Анаксагор). Все тела живой и неживой природы рассматривались как производные 4-х корней — стихий. С их участием благодаря взаимодействию «любви» (соединение разнородных частитип) и «вражды» (разъединение частитип) образуется все остальное. Распространяя эту идею на живые существа, Эмпедокл пришел к мыслити о самостоятельном и раздельном возникновении органов и частей тела животных («голови выходили без шеи, двигались руки без плеч»), случайное сочетание любви которых привело к возникновению организмов с половым размножением. Главная роль в организме отводилась крови и органу, больше содержащего ее (Эмпедокл). В отличие от Анаксагора Эмпедокл считал, что зародыш развивается при одинаково активном участии мужского и женского пола («О природе сущего»). Виды растений и животных живут в среде (вода, воздух и земля), соответствующей преобладающему элементу их тела. Растения возникают раньше животных из земли, их размножение обусловлено поглощением из почвы различных элементов. В отличие от Гераклита Эмпедокл считал, что мир складывается из 4-х корней: огонь, вода, воздух и земля. Они количественно и качественно неизменны, подобно «простым телам», но по-разному сочетаются между собой. При их разном сочетании получают или вражда, или любовь, которые правят миром: из этой борьбы возникают различные формы организмов. Несмотря на наивность части высказываний Эмпедокла, его воззрения, касающиеся живой природы, оказали положительное влияние на распространение идеи о естественном их происхождении.

Демокрит в своем атомистическом учении рождение любой вещи связывал с соединением атомов, а смерть — с разъединением. В природе вечны и неизменны только атомы. По его мнению, разнообразие тел обусловлено разнообразием тех комбинаций, в которые вступают атомы. Величина и форма атомов, их число и расположение он считал подлинным источником разнообразия тел (В.В.Лункевич): «ничто не происходит случайно, все совершается по необходимости». Точно так же и живые существа возникают на определенном этапе развития Земли. При насыщении ее влагой и илом под действием тепла солнечного света возникают пузыри (оболочка), внутри которых — и первые животные. Различия единящихся между собой атомов определяют специфику разви-

вающихся из них животных. В вопросе о формировании эмбриона Демокрит допускал равноправное участие мужского и женского начал. В понимании же наследственности придерживался взглядов, близких гипотезе пангенезиса — о выделении семени всем телом и участием частей всех органов. При этом могут родиться нередко уроды, в результате неправильного сращения разных частей (семени).

Линия Демокрита в дальнейшем была продолжена в трудах Гиппократа, который, опираясь на свои наблюдения и философское образование, пытался изгнать из медицины религию и мистику. В медицине он заложил основы учения о 4-х жидкостях тела (кровь, слизь, желтая и черная желчь), в результате разных соотношений которых появляются все животные. Гиппократ сделал многое для развития анатомии, вскрывая различных животных. У него не было единого мнения на функции отдельных органов. Предпочтение он отдавал мозгу как органу умственной деятельности, описал нервы органов чувств и их вхождение в головной мозг. В заслуги ему следует ставить и стремление создать теоретическую основу медицины (восставав против фантазии), опираясь на наблюдения. В понимании пола и наследственности он придерживался взглядов Демокрита. Гиппократ предвосхитил идею преформизма (Дж. Нидхэм), указывая на участие всех частей в формировании нового организма и одновременное их возникновение.

1.3. Представления о живой природе в трудах Аристотеля и Теофраста

Особо следует остановиться на воззрениях Аристотеля и его любимого ученика Теофраста (Феофраст — Тартамос или «Богородночный»), подытоживших результаты исследований предшественников на основе собственных наблюдений. Их выводы все еще не потеряли своего значения. Античные знания (идеи Сократа, Платона и Аристотеля) до европейского читателя преимущественно дошли благодаря трудам, уцелевшим после пожара в Александрийской библиотеке. Среди них наиболее интересны специальные работы Аристотеля по животным. По их содержанию многие склонны отводить Аристотелю роль основателя биологии как науки.

Теофраст как ботаник — «отец ботаники» выделил ее как самостоятельную науку. Он рассматривал строение и физиологическое отправление, географическое распространение, влияние условий на растения. Он систематизировал более 500 растений, классифицировал их по жизненным формам: деревья, кустарники, по-

лукустарники и травы, выделяя их характерные черты. Написал 10-томную «Естественную историю растений» и 8-томную историю «О причинах растений». Выделял дикие и культурные, вечнозеленые и с опадающей листвой, растения суши и воды, хвойные. Описание растений он сопровождал сведениями об их использовании и распространении, выделял одно- и двудомные. Листья делил на простые и сложные, кору, древесину и сердцевину выделял как части растений. Касаясь проблемы роста и размножения, происхождение растений, описал явление геотропизма, движений листьев, приемы прививок.

Сократ создает крупную философскую школу. Девиз Сократа — «познай самого себя». Он отдавал предпочтение научно-методу, четкости определений и терминов в противовес туманным изречениям прежних натурфилософов.

У Сократа учился Платон, который в своих изысканиях, не следуя девизу учителя, пытался все объяснить умозрительно. Идеи Платона, названного Цицероном «богом философии», оказались явно противоположными взглядам Демокрита. Платон — искатель абсолютной истины рассматривал окружающий мир (совокупность вещей) как трудно постижимый разумом. Мир идеи для него — новая материальная форма. В диалоге «Тимей» появление жизни на Земле у него совпадает по времени с возникновением человека. Нечто «вид существа бесформенный» у Платона выступает основой и местом всего; из него Творец («демиург») и создает «тело мира», где главенствует «мир идей», куда «...создатель вложил разум в душу, а душу вселил в тело». Так, якобы вещественный мир превращается в «живое существо» с разумом и душой.

Творец создал человека с бессмертной душой как наиболее совершенное существо по своему образу и подобию, а все остальные существа возникают как его модификации. Платон высказал мысль о мозге как о высшем органе, где находится бессмертная часть души.

Аристотель — ученик Платона. Однако идеи Аристотеля не во всем соответствовали взглядам Платона. Стремление к поиску истины для него оказалось дорожкой, чем авторитет своего друга и его учителя. Так, Аристотель исходил из материальности мира и постоянства его движения. В основе философии Аристотеля лежат четыре начала: материя, форма, движение и цель. Движение обусловлено механическими и конечными причинами. Вместе с тем он разработал учение о формах движения, ощущениях и разуме, как источниках положительных знаний. Однако развитие материального мира (как пассивного начала) ставил он в зависимость от выс-

шей воли — «первый толчок». Он выделил три вида души: растительная (питающая), чувственная (бескровные животные) и разумная. Низшие формы, по его мнению, входят в высшие.

При объяснении явлений живой природы он проявлял двойственность (дуализм): пассивная материя и активная форма. Материя зависит от формы; последняя выступает как причина и цель превращений материи.

В образовании зародыша он допускал участие мужского и женского начал, более активной все же считал форму, заключенную в мужском начале в виде души. Проявлением активности души Аристотель объяснял целесообразность в живой природе. Однако он допускал возможность участия в этом процессе и материи, что приводит к уклонениям от целесообразности в виде уродств. При описании развития пыленка он проследил постепенное его становление от неопределенных очертаний к строгой форме. Для этого он ежедневно брал яйца из-под наседки. Полученные данные на птицах он сравнивал с развитием человека, чем способствовал возникновению идеи о «схождении путей эмбриогенеза животных и человека» (В.В. Лункевич). В направлении онтогениза он видел реализацию предначертанных «конечных причин». Оригинальна попытка Аристотеля связать представления о душе с явлением рекапитуляции. В этой связи он доказывает присутствие питающей души уже в неоплодотворенной материи — зародыша и различных видов души на всех стадиях развития, а также постепенное приобретение зародышем формы (облика), взрослого животного (Дж. Нидхэм, 1947).

В работах Аристотеля можно проследить и идею борьбы за существование в природе. Так, например, он подчеркивает, что животные, обитающие вместе и употребляющие сходную пищу, вступают между собой в борьбу при нехватке последней. Он допускал напряженность борьбы между одинаковыми животными. Интересны и другие мысли о животных. Так, в работе «История животных» Аристотель, сравнивая строение животных и человека, закладывает основы сравнительной анатомии. Это направление получило дальнейшее углубление при рассмотрении особенностей их размножения. Много внимания он уделял образу жизни животных. В работах «О частях животных», «О возникновении животных», «Учение о растениях» и других он подмечает явление аналогии и гомологии, корреляции органов, интересуется вопросами зародышевого развития и наследования признаков в потомстве у человека, а также развитием ощущений, умственной деятельности, связи души и тела (работа «О душе»). Много внимания он уделяет размножению орга-

низмов, регенерации — восстановлению целого организма из части. В явлении регенерации он усматривал сходство несовершенных животных и растений.

Как отмечает В.В. Лункевич (1960, т. I, с. 69), Аристотель первый по времени натуралист, поставивший научно-исследовательскую работу на небывалую до него высоту. Разнообразны были его научные интересы, в том числе касающиеся живой природы. Здесь следует упомянуть прежде всего попытки классифицировать животных по комплексу признаков, что позволило ему выделить водных млекопитающих от рыб. Всех животных он разделил: с кровью (знайма) и без крови (анайма). С кровью, в свою очередь, делил на живородящих, яйцеродных, а без крови — размножающихся яйцами (они также неоднородны) и возникающих самопроизвольно. Млекопитающих делил он на парно- и непарнокопытных, рыб — на хрящевых и костистых. Он подметил различия крупных и мелких животных в плодовитости. Это положение распространял и на растения.

Как отмечает Э.Перье, в истории животных встречаются описания в области сравнительной анатомии и морфологии, предвосхитившие последующие идеи Ж.Кювье и Ж.Сент-Илера. Это дает право назвать Аристотеля основателем сравнительной анатомии. Аристотель замечает, что одни «органы сходны по положению и функциям, а по существу различной природы, другие одной и той же природы, но различны по форме». В итоге пришел он к формулировке «Закона корреляций органов». Так, обратив внимание на связь формы и функций органа, Аристотель ставит вопрос: «Ради чего существует орган?» Ответает: для выполнения предначертанной цели. Так, он замечает, ради чего существует всякая часть тела, а тело — ради души, «части тела — ради выполнения предначертанной цели». Например, язык существует ради вкусовых ощущений и речи. Более ценное природо помещает в более ценном месте. Отсюда сердце лежит «посередине существованию необходимой для жизни части тела». В этом смысле Аристотель следует считать основоположником учения «о конечных причинах или целях природы» (телеологии), продолжавшего господствовать в биологии до середины XIX в. Его преодоление — одна из заслуг теории Ч.Дарвина (гл. 7). В понимании гармонии в природе Аристотель выступал против идеи Эмпедокла о случайном ее возникновении.

Реализацию цели пытался он изобразить в виде лестницы веществ и существ с усложнением ее ступеней, включая и человека. Так, Аристотель замечает, что «природа без перерывов идет от тел неодушевленных к живым через живые, но не заслуживающие

названия животных» и поэтому и «трудно вскрыть, где собственные границы и где середина этого, последовательного ряда...; за теми неодошвенными идут сперва растения...».

При этом живые существа отличаются наличием энтелехии («жизненной силы»), в чем проявляется витализм Аристотеля в подходе к явлениям жизни. Проникновением энтелехии он объяснял возможность самопроизвольного зарождения не только низших животных, даже рыб, лягушек и мышей. Отсюда вся природа якобы в той или иной степени одушевлена, так как «все наделяется душой».

Лестница существ (по Аристотелю)

Ступени лестницы	Характеристика
Человек	Душа питающая, чувствующая, движущая и разумная
Животные с кровью	Душа питающая, чувствующая и движущая
Переходные формы («зоофиты»)	Душа питающая и чувствующая
Растения	Душа питающая
Минералы	Без души
Земля, воздух, вода и огонь	Основа всего

Эта схема была далека от представлений об историческом развитии природы. Однако она сыграла и положительную роль как первая попытка познания закономерностей градации природы и надолго завладела умами мыслителей. Ступени в лестнице у Аристотеля выступают лишь как механически соседствующие, без превращения одних в другие (А.А.Парамонов). При всех недостатках идеи «лестницы существ» ей нельзя отказать в постановке вопроса о связи между неживой и живой природой, а также в изображении последней в виде восходящего и совершенствующего ряда. В силу ограниченности фактов все это представлялось мистически. В принципе же важна сама постановка вопроса, что способствовало в дальнейшем поиску возможностей перехода от одной ступени к другой.

В заслуги Аристотеля следует также ставить введение понятия «вид» для отражения одинаковой сущности группы животных или единичных предметов в отличие от другого рода животных и предметов. Хотя Аристотель употреблял понятие «вид» и применительно к животным, оно скорее всего для него имело логический смысл. Тем не менее введенное им понятие «вид» в последующем сыграло положительную роль в формулировке морфологической

концепции вида (П.А.Баранов, 1995) и стало одним из важнейших в биологии (К.М.Завалдский).

Из сказанного видно, насколько всеобъемлющими были интересы Аристотеля и его стремление подкрепить их наблюдениями. Не случайно Аристотель назван «учителем учителей» (А.Данте) и он неисчерпаем (В.В.Дункевич). По этой причине работы Аристотеля и его учеников все еще привлекают внимание историков науки.

Идеи Аристотеля применительно к растениям получили развитие в работе Теофраста «Исследования о растениях», в которой содержатся сведения о классификации, использовании, строении и размножении, способах прорастания семян растений. При описании растений он ввел также ботанические понятия, как плод, околоплодник и сердцевина, различал способы их размножения. Отличал злаки и бобовые по семядолям, корням и стеблям, а также мужские и женские растения у финиковой пальмы (нередко отнес их даже к разным видам). Считал, что «дерево самца» отличается наличием пыточной пыли, попадающей на соцветия «дерева самки». Он пытался выделить фитогеографические зоны. Из более тонких его наблюдений следует упомянуть описание явлений «возрастной мозаики листьев (плющ), роли листьев в питании растений, изменения формы листьев и корней со старением деревьев (тополь, клеверина), различий долговечности растений в разных условиях произрастания, дикорастущих и культурных, движений растений (мимоза и лазящие формы), расщепление вегетативно размножаемых растений при переводе на семенное возобновление (плодовые, виноград и др.) и проявления материнских признаков при вегетативном воспроизведении, полнрости органовообразования, рудиментов и переразвитых частей тела у растений. Так, на примере отрезков побега ивы и винограда он предостерегал от неудач при посадке их морфологически верхними концами. Он выступает против возможностей самопроизвольного возникновения сложных растений.

В той же работе Теофраста содержатся другие сведения о растениях (листопад, созревание плодов, опыление и т.д.), которые характеризуют его как оригинального исследователя-экспериментатора, сумевшего критически обобщить и существенно дополнить наблюдения предшественников над растениями. Он прожил более 100 лет и весьма плодотворно изучал особенности жизнедеятельности растений, что следует ставить ему в заслугу с учетом слабого интереса к данному вопросу со стороны древних натурфилософов.

На смену греческой мысли после смерти А.Македонского (323 г. до н.э.) приходит расцвет Рима и укрепление династии Птолемеев.

1.4. Представления о живой природе на заре новой эры в Древнем Риме

На заре новой эры Рим покоряет Ближний Восток, и центром научной мысли сделался Египет (Александрия) как часть Римской империи. При царствовании Птолемея Рим оказал покровительство Александрии. Так, Александрия на долгие годы Римской империи стала центром распространения античной культуры, философии и науки. На Александрийском центре науки следует особо остановиться хотя бы по фрагментам, уцелевшим после пожара в знаменитой библиотеке. Несмотря на утрату господства Македонского государства в Александрии все еще продолжалось преобладание Афин в мире идей (Перикл). Республиканский Рим понес греческую культуру во все владения своего грандиозного правления (В.В. Лункевич, 1960, т. I). У Рима не было своей философии, он пользовался идеями и философией греков.

Следует отметить, что представители центра располагали более полными сравнительными данными по анатомии животных и человека, головной мозг рассматривали как центр нервной системы, делили нервы на группы (подчиненные и неподчиненные воле), различали вены и артерии по способности к пульсации. Эти познания были обусловлены практикой вскрытия трупов человека (Герофил). Любой орган рассматривался как комплекс вен, артерий и нервов, в головном мозге выделяли большой и малый (мозжечок) участки, в нервах спинного мозга передние и задние корешки (Эразистрат), наличие большого числа извилин у человека связывали с интеллектом.

У римлян господствовал дух эмпиризма и практицизма, падение интереса к теории. Так, фармакологические исследования Диоскорида, врача Рима I в. н.э. сделали много для развития специальной ботаники, тогда как Теофраста — для общей ботаники. Большое внимание они уделяли вопросам сельского хозяйства. В этом смысле особенно следует упомянуть о работе Катона Цензора «О делах деревенских», где обращается внимание на возделывание злаков, овощей и плодовых, подбор домашнего скота и т.д. Следует также упомянуть о работе Вергилия «Георгики», содержащей много сведений на этот счет, в том числе рекомендации «о прививках стволов и почек», о винограде и даже повреждении растений (Н.П. Кренке, 1950). В широком плане интересны описания борьбы самцов за обладание самкой (в результате происходит улучшение потомства), как надо выбирать жеребца при разведении коней, о жизни пчел и т.д.

Особый интерес представляют рассуждения римского философа и поэта Лукреция Кара (I в. до н.э.) в поэме «О природе вещей», где он признает материальность и бесконечность развития вселенной, возможность существования жизни на других мирах. Идеи Эпикура о спонтанном изменении атомов он распространял на живую природу. Растения рассматривал как представителей живых существ. При этом он допускал и возможность возникновения бабочек из цветков, уродов без ног или вовсе без рук, как результат неправильного соединения органов и отклонения условий. Лукреций допускал не только участие мужского и женского начала («семени») в воспроизведении, в передаче признаков потомству, а также преобладание признаков одного из полов, где могут появиться даже скрытые признаки дальних прадедов.

Он сетовал на то, что когда «человек рассудком своим» не может доискать причину вещам, склонен приписывать «божественную волю». Между тем «природа движима волей своей, от богов независима вовсе». Основу природы усматривал в бесперывном созидании и разрушении, как результат противоборствующих процессов — «любви и смерти». Все это вытекает из бесконечности и многообразия «первичных телц» — атомов (по Демокриту). Эти же тела приводят к самозарождению живых существ из земли и разлагающихся остатков самих организмов. При этом растения появляются раньше животных. Представляют интерес его замечания о способах выживания: «испокон веков от гибели племя свое сохраняют хитростью или отвагой или же ловким проворством». Эти мысли, созвучные с представлениями о борьбе за существование, основаны на наблюдениях «над живой действительностью и звучат подлинной новизной» (В.В. Лункевич, 1960, т. I).

Ближе к нашей эре, после падения Республики и аристократического императорского Рима (48 г. до н.э.), наблюдается упадок интереса к изучению природы. В это смутное время работал Плиний Старший, оставивший обширный энциклопедический труд «Естественная история», как результат обобщения древней мысли из разных разделов естествознания (включая анатомию, физиологию, зоологию, ботанику, агрономию и медицину). В ней животные группируются по случайным признакам, описаны нравы и изменчивость животных, инстинкты пчел при поиске нектара, обращено внимание на вскармливание летучей мышью детенышей молоком, гнездование паразитизм кукушки, изменчивость окраски хамелеонов и т.д. Одновременно встречается много фантазий, как хамелеон питается воздухом, зайцы двуногие, морские животные промежуточные между растениями и высшими животными. Античный ботаник Пли-

ний Старший (Гай Плиний Секунд, 79 г. н.э.) обобщил ботанические сведения в 37-томном труде «Естественная история», представляющем энциклопедию своего времени. В ней нарисовали карту мира, изложил сведения о земледелии, садоводстве, виноградарстве, лечебные качества растений и животных, он упоминает сведения о тысяче растений.

В работе перечислено свыше 1000 видов растений с указанием их использования, классификация растений сделана произвольно, а их характеристика весьма лаконична. Автор замечает, что «природа... все создала для человека». Есть и указания о борьбе за существование среди деревьев («деревья взаимно убивают друг друга своей тенью»), влияния почвенных условий на рост, цветение и плодоношение растений, об участии насекомых в опылении фигового дерева, о формах листьев, корней и ветвей, расположении и влиянии условий на рост, цветение и вегетативное размножение растений. Хотя Плиний мало что внес оригинального, его сочинения в продолжение многих веков способствовали поддержке интереса к природе и любви к знаниям (В.В. Дункевич, 1960, т. 1, с. 124).

В начале нашей эры возрастает интерес к вопросам прикладной ботаники (Диоскорид, Николай Дамаскин и др.): изучению лекарственных форм и физиологических особенностей растений. Как выдающийся завершитель этого периода выделяется К. Гален со своими трудами в области медицины, анатомии и физиологии человека. Он впервые поставил изучение физиологических процессов и психических явлений на экспериментальную основу, углубил представления о связи между строением и функцией органов, организацией и поведением животных. В этом плане он собрал и обобщил большой материал путем вскрытия различных млекопитающих. Среди прочих фактов он прибегает к сравнительному строению передних конечностей у человека и обезьяны. У человека якобы «руки являются органами, приличествующими разумному существу», его двуногое хождение он связывал с превращением передних конечностей в руки. При рассмотрении строения любого органа он использует широкие сравнения, что открывают перед читателем новые перспективы для понимания целесообразности организации живой природы (В.В. Дункевич, 1960, т. 1, с. 133). Ему принадлежит заслуга создания учения о мускулах, подробно описания мускулов и нервов, центральной и периферической нервной системы, нервно-мозгового аппарата. При этом использовал данные опытов хирургического вмешательства в своем трактате «О перерезке нервов».

Из материалов главы видно наличие широкого интереса к явлениям живой природы в античном периоде именно у греков. Они в отличие от римлян пытались получить истинные знания о состоянии природы в целом, тогда как римляне интересовались прикладными вопросами сельского хозяйства и медицины. Так, древние греки ставили и пытались разрешить вопросы общего и частного характера, где меткие описания фактов и явлений чередовались нередко с фантастическими измышлениями. Среди проблем методологического характера, несомненно, следует упомянуть такие, как изменчивость и гармония, происхождение, классификация и ступенчатость организации живой природы, связь строения и функции органов, пол и наследственность и т.д. Над этими проблемами столетиями будут ломать копья, что опять-таки свидетельствует о величии идей античных исследователей живой природы и натурфилософов.

Уровень изучения живой природы в средневековье

На заре нашей эры с падением Римской империи по образному замечанию В.В. Лункевича (1960, т. 1, с. 138) кончается крачная, героическая эпопея борьбы Эллады и Рима за культуру (IV в. н.э.). Наступает этап феодального землепользования, длительный период которого связан с господством христианской церкви в Западной Европе (V—XIV вв. н.э.). Это сопровождалось разрушением хозяйственных и культурных связей между разными ее областями, упадком городской культуры, утратой интереса к естествознанию и отходом от наблюдений над явлениями живой природы, господством теологического их истолкования. При этом высочайшие устремления духа стали признаваться грехом (А.Бартоли).

Изложение достижений этого периода обычно занимает мало места в истории естествознания. Тем не менее это нужно сделать для оценки общего уровня развития науки в средневековье. Очевидно и другое. Тысячелетний период средневековья не был однородным по своим возможностям и достижениям. Несмотря на сильное давление церкви, наблюдалось накопление и положительных сведений о живой природе.

2.1. Господство схоластики при объяснении явлений природы

Хотя авторитет античных мыслителей все еще сохранялся в виде изучения их трудов, тем не менее, общий дух всего этого периода был выражен в виде завета апостола Павла: «Мудрость мира — безумие перед богом». При этом науку полностью отрицали и

считали большим грехом (В.В. Лункевич, 1960 т. 1, с. 142), так как людям не дано познать божественную природу.

Стремление видеть во всем следы творения приводило даже к отрицанию явных крупниц античной науки. Так, лестница веществ и существ Аристотеля была «исправлена» дополнением ангелами и архангелами, выполняющими волеизъявление творца. Величайший представитель того времени монах Василий Великий (329—379) в своем труде «Книга бытия» отрицал факты влияния даже условий внешней среды на развитие растений, включая знание солнечной энергии. В явлениях размножения, в форме листовой пластинки и аромате плодов он всюду искал мудрость творений. Функции ветвей, корней, листьев и плодов он уподобляет функции органов животных. Корень отождествлял с ртом животных, допускал превращения бука в березу, пшеницу в ячмень, дуба — в виноградную лозу. Он не допускал и мысли о естественном развитии живой природы.

Проповеди Василия Великого содержали сведения над природой. Его книга «Беседы шестиднев» занимала умы до XVIII в. В ней содержались географические и зоологические сведения. Он описал развитие растений от семени до семени, в строении стебля видел целесообразность, признавал наличие половых различий у растений, что объяснял мудростью творца. Варрона и Колумелла дали сведения о почвах, садоводстве, виноградарстве, способах ухода за животными. Работа Л.Колумеллы «О сельском хозяйстве» включала 12 книг, где агрономические данные занимали наибольшее место, с упоминанием около 400 названий растений.

Еще более ярко это стремление было выражено в трудах Августина Блаженного (354—430) как большого авторитета церкви. Его труды заметно ослабили интерес к изучению природы и возвели теологию в ранг господствующего направления. Он подчеркивал, что законы природы должны служить для вечного благословения творца. Такой подход оставался доминирующим до конца XIII в. При этом любое проявление целесообразности в живой природе, включая внутреннюю организацию мельчайшего и презрительнейшего животного, перышек птицы, цветение злаков, листья на дереве объяснял теологически. Под этим углом исправил и труды Аристотеля и Теофраста, касающиеся проявления гармонии в живой природе, полезности и красоты природных вещей. Августин Блаженный усматривал во всем наличие «тайных начал всех вещей», что близко к идее преформации.

Августин заимствовал у Аристотеля деление всех тел на три группы (см.гл.1). Однако он считал, что только человек поднят творцом на недосыгаемую для других существ высоту. Тем не менее и человек со своей земной, несовершенной душой далек от вечного блаженства загробного мира. Любые данные науки и наблюдения над природой пытались объяснить под углом узких интересов житейской практики и церковных догм. Научные труды античных авторов истолковывали в таком же духе. В этом особенно отличился епископ Исидор Севильский, компиляции которого продолжали изучать около 500 лет. По образному выражению Ж.Кювье, его труды служат памятником и «того невежества, которое царило в его времени».

Научные «поиски» о естественных явлениях и законах природы ограничивались преимущественно воображением о сверхъестественных животных и растениях. Среди них были изображения человека-рыбы и кораблей, отдыхающих на спине китов, растений с плодами познания и с птицами, произрастающими на их ветвях и т.д. Каждое из известных растений имело свой символ для воображения. Так, пальму рассматривали как символ победы над смертью, а человека — раба смерти, тело — жилищем души. Наука была превращена в придаток церкви, призвана укреплять веру в умах. Церковные догмы оказались «основой всякого мышления» (Ф.Энгельс). Отход от них грозил сожжением на кострах инквизиции.

Феодальная система, крепостное право и христианство мало способствовали развитию науки. Во II и III в. н.э. Тертуллиан писал: «Ни в каком развитии исследований после Евангелия нет нужды». Так, Василий Великий (Кесарийский) и Августин Блаженный, зная хорошо достижения античной науки, пытались их изменить как несоответствующие с христианской религией. В этом отношении их роль в развитии естествознания отрицательна.

В арабском мире, где зародился ислам в VII в. и началось широкое нашествие халифата на Запад и Восток, создавались философские и научные центры. В IX в. таким центром становился открытый в Багдаде университет. Арабы первоначально насаждали античную науку, особенно медицину и алхимию из-за практических соображений. Они достигли значительных успехов в химии, астрономии и медицине, где довел пафос поиска живого. Тем не менее в методологическом отношении они также оставались в рамках идеологии ислама, хотя арабоязычная культура того времени была все же более прогрессивной, чем западноевропейская.

2.2. Возрождение интереса к наблюдениям при изучении явлений природы

От эпохи Возрождения до 60-х годов XIX в. начинается новый этап всемирно-исторического развития, зарождения капитализма, сельское хозяйство меняется в сторону капиталистических отношений, усиливается развитие естественных наук, складывается материалистическая философия (Т.Гоббс, Ф.Бэкон, Дж.Локк, Б.Спиноза, М.В.Ломоносов, Р.Декарт, Ж.Ламетри, П.Гольбах и др.). Организовывались экспедиции по новым странам, происходит сбор новых растений. Рост капитализма стимулировал развитие биологии, усовершенствовал производство сельскохозяйственных товаров, лекарственных препаратов, создаются новые академии и вузы. Исследования и опыт считаются основой знаний (Бэкон). Создаются ботанические сады в Солерно, в Венеции в 1333 г., в XVI—XVII вв. в Падуе, Пизе, Болонье, Неаполе, Париже, Лондоне, Амстердаме, Москве (1804). В морфологии происходит внедрение экспериментального, сравнительного и гистогенетического методов.

Несмотря на жестокое давление со стороны церкви происходит постепенное накопление и положительный знания о природе. В этом отношении велика роль арабских ученых Ибн-Сина Абу Али (Авиценна, 980—1037) и Ибн-Рошда (Аверроэс, 1126—1198), выступивших длительные время вершителями умов и идей. «Канон медицины» Авиценны, оставшийся как наиболее авторитетное пособие несколько сот лет, содержал не только сведения медицинского характера (анатомия, физиология, патология), но и по ботанике, геологии и зоологии. В своих сочинениях он стремился вернуть человечество к опытному делу, возродить творческий дух Аристотеля и Галена в науке.

Это стремление еще более ярко проявилось в трудах Ибн-Рошда, который обсуждал и такие вопросы, как происхождение материи и духа в противопоставление религиозным учениям. Он был увлечен Аристотелем и считал его «высшим типом совершенства». В комментариях к его трудам Ибн-Рошда защищал идеи Аристотеля от искажений в арабской литературе. Он стоял на позициях, что природа (в том числе и живая) возникла и развивается закономерным, без вмешательства разумного начала на основе процессов разрушения и зарождения. Ибн-Рошда отрицал индивидуальное бессмертие души человека, различия в умственном развитии мужчин и женщин при равных социальных условиях. Противоположные мысли он возводит в ранг басней. Наука способствовала изменением в экономике и хозяйстве, были открыты школы в различных городах, из лекарственных растений арабские ученые Разеса (Мухамед бен

Захария), Ибн-Эль-Байтар, врачи, составили систематику, где встречалась идея о родстве и историческом развитии живой природы. Впоследствии складывается микроскопическая анатомия. В физиологии складываются представления о целостности и единстве происхождения, возникают зоология и палеонтология. В биогеографии накапливаются данные о распространении животных и растений, об изменении фауны и флоры, в сельском хозяйстве складывается представление об изменчивости организмов.

С вечностью материи и ее движения Ибн-Рошда связывает возможность возникновения разнообразных изменений, в том числе и в живой природе. Аверроэс учил, что душа — функция материи и связана с мозгом, она умирает вместе с телом. Аверроэс также исходил из возможности возникновения растений и животных, когда теплота распространяется в воде и на суше. Порядок и совершенство в живой природе «лишены всякого разума».

Арабские мыслители не отпичались самобытностью в своих поисках. Тем не менее они заслуживают уважения за стремление распространения и сохранения античных знаний, что оказало положительное влияние на мыслителей VIII-XIII вв. и на развитие опытного естествознания.

В сочинениях другого автора (Венсану де Бове, XIII в.) описания растений и животных сопровождаются указаниями об их пользе и использовании, даются сведения о поведении и органах чувств животных в символическом виде. Например, уши необходимы, чтобы воспринять слова людей и Бога, голубь — символ святого духа, лев — символ мужества и т.д. В работе «Зеркало природы» он пытался воссоздать картину природы по дням творения: хаос, сотворение небесных сфер, возникновение суши, морей, растений и животных. Он определяет цель науки как созерцание следов творения.

Альберт Великий (Альберт фон Большетдтский, 1193—1280), последователь Аристотеля и разносторонний ученый, пытался примирить философию и богословие. Написал 7 книг о растениях, признавал наличие у них души, выполнявшей функции роста, питания и размножения. Растения делил на деревья, кустарники, полукустарники и травы. Грибы считал организмами, промежуточными между животными и растениями. Дал описание частей ствола, ветвей, формы и величины листьев, окраску и запах цветов и плодов, масел, ядов, меда, воска; функцию растений рассматривал как размножение, питание и зимнего сна, применял размножение черенками. Писал о способах обработки земли, посевах и прививках, интересовался превращением одних растений в другие через изменения качества семян и почвы. Так, якобы, дикие растения превращались в

культурные. По обширности знаний, силе ума Альберт Великий является самым выдающимся ботаником после Теофраста и до Цезальпино (Э.Мейер).

Сравнивая растения и животных в своей «ботанике», Альберт Великий усматривал как наличие существенных различий между ними, так и сходство в деятельности отдельных органов. Так, он сравнивает функцию корня и рта в питании. Рост и размножение растений ставит в зависимость от условий питания, пытался конкретизировать роль отдельных факторов в указанных процессах, а также последствия одомашнивания растений как результат изменения условий выращивания.

В своем усердии Альберт Великий договорился и о возможности за 2—3 года превращения пшеницы в ячмень, и наоборот. Такие же изменения он допускал у растений в результате трансплантации и черенкования. При этом, якобы, можно достичь превращения бука в березу, дуба в виноград при посадке изолированных ветвей в почву. Значительное место в его трудах по ботанике занимало описание растений в алфавитном порядке и сведения об их использовании.

Много внимания он уделял животным, часто повторяя Аристотеля и других авторов. В частности, отстаивает идеи генезиса в поведении наследственности, возможности изменения нравов животных после кастрации, борьбы между животными. Одновременно описания животных часто сопровождаются фантазиями о комбинировании разных жидкостей из органов, превращения лошадиного волоса в волосатика в воде, лошади со странными частями тела от слона и быка, саламандры, способной жить в огне. Венсану де Бове и Фома Аквинский заново открыли античную науку для европейцев, хотя также пытались ограничить ее возможности церковными постулатами.

Так, о биологии в средние века приходится говорить лишь условно. Она еще не выделилась в самостоятельную область знаний с собственным предметом изучения. Источником биологических знаний служили публикации фантастического характера. Фантазия о творении мира достигла предела в трудах Фомы Аквинского (1225—1274), пытавшегося окончательно согласовать веру и знания. Он учил, что природа создана и управляется творцом, созерцание творений природы должно приближать человека к «бессмертному и вечному». Ф. Аквинского занимала и проблема разума и инстинкта. У животных он отрицал разум, признавал наличие только чувственного восприятия. Инстинкты рассматривал как свойство,

унаследованное от родителей. Они лишь только внешне напоминают сознательную деятельность, не лишены целенаправленности и сознания.

На фоне фантазии и схоластики наблюдается призыв к развитию опытного естествознания, в чем велика роль высокообразованного англичанина Р.Бэкона (1214—1294). Получение точных знаний он считал возможным только путем опыта и наблюдений. Основной его взгляд служил тезис, что природа управляется естественными законами без всякого участия духов. Для доказательства ссылался на функции органов зрения, подчиняющихся законам оптики — преломление и отражение света — «Без опыта нет знания», учит Р.Бэкон. Он подробно описывает строение глаза, конкретизируя роль каждой структуры (зрачка, нервов, хрусталика, век, ресниц). В то же время, оставаясь в рамках своей эпохи, наличие двух глаз у человека объясняется необходимостью поддержания красоты лица, и творец предусмотрел даже сохранение зрения при одном глазе в несчастных случаях.

Р.Бэкон бросает вызов святому престолу, как ставшему «добычей обмана и лжи» и притеснителем данных его физических опытов. За свой бунтарский дух он более 20 лет провел в тюрьмах, и чтение науки в жизни человека и ее основные задачи. При овладении законами природы считал возможным построить аппараты планетарные машины и мосты без подпорок и т.д. Однако значение науки видел и в укреплении религиозного сознания через познание результатов творения путем наблюдений.

Р.Бэкон авторитетов в науке предлагает почитать и благодарить, не забывая и возможные их ошибки, от которых не был свободен даже Аристотель. Деятельность каждого ученого и мыслителя Р.Бэкон оценивает в контексте его времени с учетом конкретной эпохи. Авторитетам в науке предлагает противопоставить разум и опыт, как взаимосвязанные предпосылки получения истинных знаний. Он подчеркивал, что умозрительно без опыта нельзя получить точные знания. Только с достижением таких знаний человек имеет возможность управлять природой. Органические живые тела рассматривал как результат комбинации тех же элементов и жидкостей, из которых сложены тела неорганические.

Представляют интерес и его мысли в области психологии, связанные с оценкой чувственного и разумного начала в животном мире. Он учит, что в познании мира животные исключительно пользуются органами осязания и инстинктами. Инстинктивная

деятельность — длительный результат чувственных восприятий предметов в поколениях. Так, пчела продолжает строить шестигранные соты и без пустот между ними в каждом поколении. Заслуживают внимания и идеи о продолжении жизни человека, с негодованием пишет о людях, прожигающих свою жизнь благодаря всяким извращениям и невежеству. Рациональный режим, активность движений и отказ от злоупотреблений — залог долголетия (Бэкон).

Каковы бы ни были упущения во взглядах Р.Бэкона, следует заметить, что в «истории завершающего средневековья он — почти такая же крупная величина, какою станет Леонардо да Винчи для эпохи Возрождения» (Лункевич, 1960, т. 1, с. 210).

Заканчивая общую характеристику представлений о живой природе в феодальном средневековье, следует обратить внимание на господство схоластики в ее толковании. В указанный период биологии как таковой не существовало, она была придачком философии и медицины. Положительные биологические знания касались лишь практических аспектов использования животных и растений, а также медицины. Эта эпоха не только ничего не дала для развития эволюционной мысли, а, напротив, сделала все, чтобы опровергнуть даже ее крупницы, добытые в античном мире. Тем не менее в средневековье были предприняты попытки освободить естествознание от оков церкви и поднять интерес к опытам и наблюдениям. Этот призыв был живо воспринят с развитием производительных сил и производственных отношений капиталистической формации.

Основные достижения в изучении живой природы в XV—XVII вв.

К середине XV в., с распадом феодального общества и зарождением новых капиталистических производственных отношений, происходят заметные изменения в подходах при изучении природы. Возникает класс буржуазии, заинтересованный в развитии городов и промышленности. Для последней требовалось много сырья. Для его поиска были организованы многочисленные экспедиции. Потребности экономики и культуры, появление городского уклада жизни способствовали открытию университетов, развитию в них науки, возникновению европейского книгопечатания. В Китае же наборное книгопечатание датируется XI веком (Н.Н. Воронцов, 1999).

Во второй половине XV в. делается целый ряд географических открытий: Америки (Х. Колумб), морского пути в Индию (Васко да Гама), Южной Америки (А. Веспуччи). Из новых континентов происходит завоз сырья в Европу, материала по флоре и фауне. Завозятся и туземные растения для культивирования.

Ломка феодальных отношений была болезненной и сопровождалась жесткой борьбой между старыми и новыми производственными отношениями. Она проходила не одновременно и специфически в разных странах. Наиболее бурно капиталистические отношения развивались в Англии и Франции, сопровождалась крупными общественными событиями — изменением в социальной структуре общества, идеологии и науке. В России подобные события завершаются лишь к середине XIX в.

3.1. Эпоха Возрождения и закладка основ опытного естествознания

Одним из прогрессивных начал класса буржуазии было его стремление к развитию науки и освобождению ее от церкви, воцарения научной мысли к лучшим традициям античности. Буржуазия

призывала естествоиспытателей к непосредственному изучению живой природы, отказу от схоластики Средневековья.

Все это сказалось на организации научных экспедиций и центров, учебных заведений. Были открыты интернациональные университеты в Болонье (1158), Париже (1150), Риме (1303), Кембридже (1257), где изучали философию, естествознание, медицину и т.д.

Эпоха Возрождения охарактеризована как «величайший прогрессивный переворот из всех пережитых до того времени человечеством» (Ф. Энгельс) или «эпоха пробуждения самосознания духа» (Г. Гегель). Она вывела на арену гигантов мысли и искусства (А. Данте, Ф. Петрарка, Дж. Боккаччо, Л. Бальда, С. Рафаэль, Леонардо да Винчи и др.), бросивших вызов «позорному и испорченному свету». С этого периода начинается история книгопечатания (1465), способствовавшая распространению науки и идей гуманизма благодаря возможности быстрого размножения прогрессивных произведений античного мира и современников.

В естественнонаучном плане в этот период велика роль Леонардо да Винчи (1452—1519), предвестника новой эпохи, избравшего своим девизом учиться у природы как у «верной учительницы высших интеллектов». Его интересы касались изучения кристаллов, растений, животных и человека, а также истории Земли для достижения «проектирования многочисленных созданий природы». Он как ученый и художник оставил прекрасные зарисовки и труды по анатомии человека, занимаясь вскрытием трупов, описал строение крыла птицы и особенности их полета. Во всех своих поисках он стремился доказать роль опыта в знаниях, сформулировать их в виде математических правил, применить результаты науки в практической деятельности (создавать аппараты для движения, полета и т.д.).

Как исследователь он блестяще продолжил традиции Аристотеля в области описательной и сравнительной анатомии под возростным уклоном, открыл цитовидную железу, воздушные камни в лобной и челюстной костях, описал распределение в теле взрослого человека вен, нервов, мускул, строение сердца, а также изменения в них под влиянием движений. Его «Трактат по анатомии» содержит данные об изменении в организме человека, начиная с момента зачатия, переплетая сведения по анатомии с наблюдениями в области эмбриологии, физиологии и биомеханики человека. Сравнивая особенности организации разных наземных животных, Леонардо да Винчи обнаружил наличие у них сходных «членов, отличающихся друг от друга лишь длиной и толщиной». Эти различия он связывал с выполняемыми функциями

у разных животных (рука человека, крыло летучей мыши, нога лошади, тигра и т.д.). Критерием высшего совершенства считал наличие «наибольшего количества и наибольшего разнообразия свойств», т.е., выражаясь современным языком, степень дифференциации.

Леонардо да Винчи преуспел и в описании, и в зарисовках растений: форм их жилкования, цветков, тычинок и лепестков, подчеркивал наличие многообразия форм и структур растений. При этом замечал, что у растений, как все в природе, соответствует закону «дивной необходимости», в подтверждение чего обращал внимание на число колец в древесине, связь между диаметром ствола и ветвей дерева, порядок расположения ветвей на стволе, листьев на ветвях и т.д. Подобные наблюдения оказались значимы для последующего развития морфологии растений. В своих трудах Леонардо да Винчи обращал внимание на роль света, влажности, состава почвы, движения корней, побегов и листьев в жизни растений. Разносторонность биологических интересов Леонардо да Винчи позволила отнести его труды к основанию истории современной биологии (Ф.Ботаци). Может быть, эта разносторонность, отчасти, и помешала ему достичь великих успехов в какой-либо области науки (Вазари).

Глубина его дарований и наблюдений и ныне восхищает историков науки. Он как никто олицетворял пафос своей эпохи. В любом случае остается властелином «дум и сердец в прошлом, настоящим и будущем» (В.В.Лункевич, 1960, т. 1, с. 245, 246). Его труды долго оставались малоизвестны и поэтому трудно проследить истинное влияние их на последующее развитие науки (В.П.Зубов). Несмотря на это, его исследования в области описательной и сравнительной анатомии подготовили почву для развития биологии в последующих столетиях, а сформулированная им большая часть проблем стала предметом изучения ряда областей биологии.

Дух эпохи Возрождения распространяется по всей Европе. XV—XVI вв. гуманисты разных стран (Э.Роттердамский, У.Гуттен, Т.Мюнцер и др.) выступили против церкви за идеи гуманизма, а ученые (Г.Бауэр, Д.Бруно, Ф.Бэкон, Н.Коперник, Р.Декарт, Г.Галилей и др.) своими фундаментальными исследованиями в естествознании нанесли удар по схоластике средневековья. Резкий прорыв мысли был сделан в мировоззрении и изучении живой природы.

3.2. Успехи в области ботаники, закладка основ систематики и физиологии растений

Период XV—XVII вв. в развитии биологии охарактеризован как метафизический, в котором сбор и описание большого объема материала все еще сопровождаются рассмотрением видов неизменными и в плане телеологического подхода.

Примечательно, что именно с XV в. начинается описание флоры в разных странах Европы. В этом плане заслуживают внимания труды К.Баутина (1560—1624) и А.Цезальпино (1512—1605), И.Юнга (1587—1657), Дж.Резя (1627—1705), Ж.Турнефора (1650—1708) и др. Книга И.Бока (1493—1544) «Новый травник» содержит подробное описание 165 растений и их рисунки, сведения о времени цветения растений, их распространении и характере местобитания. И.Бок разделил растения на дикорастущие с душистыми цветами, клевер, злаки, кормовые, деревья и кустарники. Л.Фукс (1500—1560) в книге «История растений» дал описание более 400 видов. Каклозиус (Шарк де Л'Эклюз, 1525—1609) распространял картофель в Европе и описал его как ботаник. В его трудах выражен вид как группа близкородственных форм. «Отцы ботаники» (Брунфельс, Бок, Фукс) составили многоотомный травник с описаниями и зарисовками растений, они играли роль лечебных каталогов. В этом отношении наибольший интерес представляет книга О.Брунфельса (1470—1534) «Живые изображения растений».

Велики заслуги шведских ботаников, братьев Баутинов. И.Баутин (1541—1616) в книге «Естественная история растений» описал 4000 видов. Его брат К.Баутин в результате путешествия по Центральной Европе дает описание около 6000 видов растений. В своих описаниях он положил конец неразберихе в названиях растений, имевшихся у разных авторов. Он строго разграничивал понятия «рода и вида», предложив четырехчленные названия растений вплоть до разновидностей. В этом смысле его работы содержат зачатки бинарной номенклатуры. Его стремление оценивать степень сходства видов по комплексу признаков можно рассматривать как попытку построить естественную систему растений. Виды растений К.Баутин располагал по признакам сходства 12 групп или классов.

А.Цезальпино известен как морфолог и систематик, предложивший объективные диагностические признаки для определения растений, опираясь на особенности строения плодов, цветков и семян. В этом он опередил К.Линнея (см. гл. 4). Вслед за Аристотелем

А.Цезальпино рассматривал растения как несовершенных животных. Питание и размножение он относил к основным функциям растений, которые соответственно связывал с деятельностью корней и семян. Семена же рассматривал какместилище души растений. По диагностическим признакам А.Цезальпино выявил степень родства в пределах деревьев, кустарников и трав (семенные), водорослей, мхов и папоротников (бессемянные). Среди указанных групп растений далее им выделяются одно- и двусемянные виды с голыми и покрытыми семенами. Он различал отделы, роды и виды растений. Однако его система во многом оставалась искусственной. При этом несомненной его заслугой признается стремление наводить порядок в ботаническом материале, уже тогда ставшем плохобозримым. Каждый орган он рассматривал с учетом числа, положения и формы. Таким путем он предпринял серьезную попытку сохранить естественный порядок в изучаемом материале (К.Линней). Он пытался понять питание растений, но не дошел до понимания роли листьев в этом процессе.

И. Юнг в начале XVIII в. закладывает основы морфологии и органографии растений, что имело значение для последующей систематизации видов, предложив выделить комплекс диагностических признаков, касающихся растения в целом и его «внутренней сущности», как теперь принято говорить, учитывая «гомологию» органов. И.Юнг подробно описал различные формы стебля, ветве- и листорасположения, многообразия форм листьев, соцветий (колос, кисть, зонтик и т.д.). При определении растений он предложил исходить из оценки всех морфологических особенностей, включая и габитус.

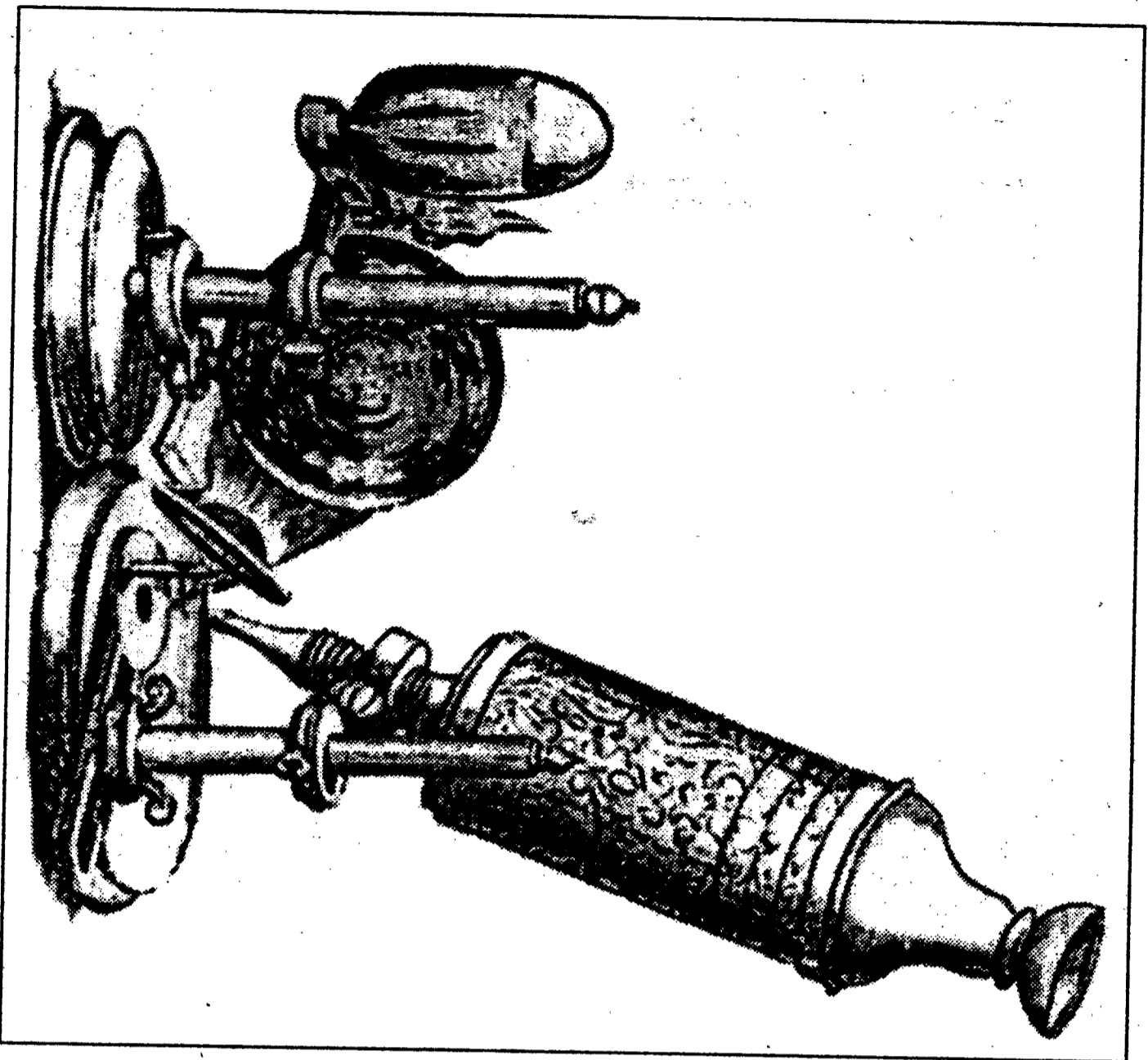
Дж. Рей отличался разносторонностью интересов, описал множество растений, опираясь на идеи И. Юнга. Он делил растения на 31 группу, давая видам четырехчленную классификацию, четко выделяя понятия «род», «вид» и классы. Классы располагал в порядке усложнения. В работе «История растений» Дж. Рей в качестве диагностических признаков на первый план ставил плоды, цветы и их расположение, особенности венчика и чашечки, форму и строение листьев, особенности корневой системы. Растения делил на две группы: совершенные (одно- и двусемядольные) и несовершенные (водоросли, грибы, печеночные, мхи, лишайники, хвощи, папоротники). Задачей ботаники Дж. Рей считал построение филогенетической системы, опирающейся на комплекс признаков. Виды определял как «формы...», сохраняющие свою специфическую природу, и ни одна из них не возникает из семени дру-

гой формы». Заслугой Дж. Рея является введение понятия «вид» в биологию (К.М. Завадский, 1968). Он сделал попытку классифицировать и животных. В понимании изменчивости видов больше придерживался идей их постоянства, хотя иногда допускал и превращение видов (И.И.Мечников).

Исследования Ж. Турнефора содержали описание 500 видов растений, выделенных по строению цветка (безлепестковые и лепестковые). Лепестковые он делил на одно- и многолепестковые. Он подчеркивал, что изучение каждого растения следует начинать с цветка и венчика, затем перейти к плоду. Другие признаки растений не могут сравниться с ними по значимости для классификации. Он различал такие категории систематики как класс, секция, род и вид. Особенно его классификация отличалась детальным описанием родов. Все растения он делил на 18 классов: розоцветные, губоцветные, крестоцветные, мотыльковые, злаковые и др. В этот же период возникают новые направления в экспериментальной ботанике, закладываются основы изучения пола и тонкого строения растений. Так, Рудольф-Яков Камерариус (1665—1721) в работе «О поле у растений» (1694) обращает внимание на существование одно- и двуполых цветков, одно- и двудомных растений, различную судьбу опыленных и неопыленных цветков, прослеживает развитие пыльников, участие пыльцы в опылении и оплодотворении. При этом проследил развитие семени у шелковицы, клешевины, конопли и других растений, конретизировал женский и мужской органы размножения в опытах с удалением тычинок и пестика. На примере хвощей и плаунов подобные попытки завершились неудачами, причины их он не смог объяснить. Не смог понять и явление оплодотворения без микроскопического контроля, необходимость последнего он ясно понимал.

Принципиальное значение для развития ботаники имели исследования по изучению анатомической структуры растений. Это стало возможным лишь после конструирования Г. Галилем в начале XVIII в. микроскопа (С.Л. Соболев, 1949), с усовершенствованием которого отмечен переворот во многих областях биологии.

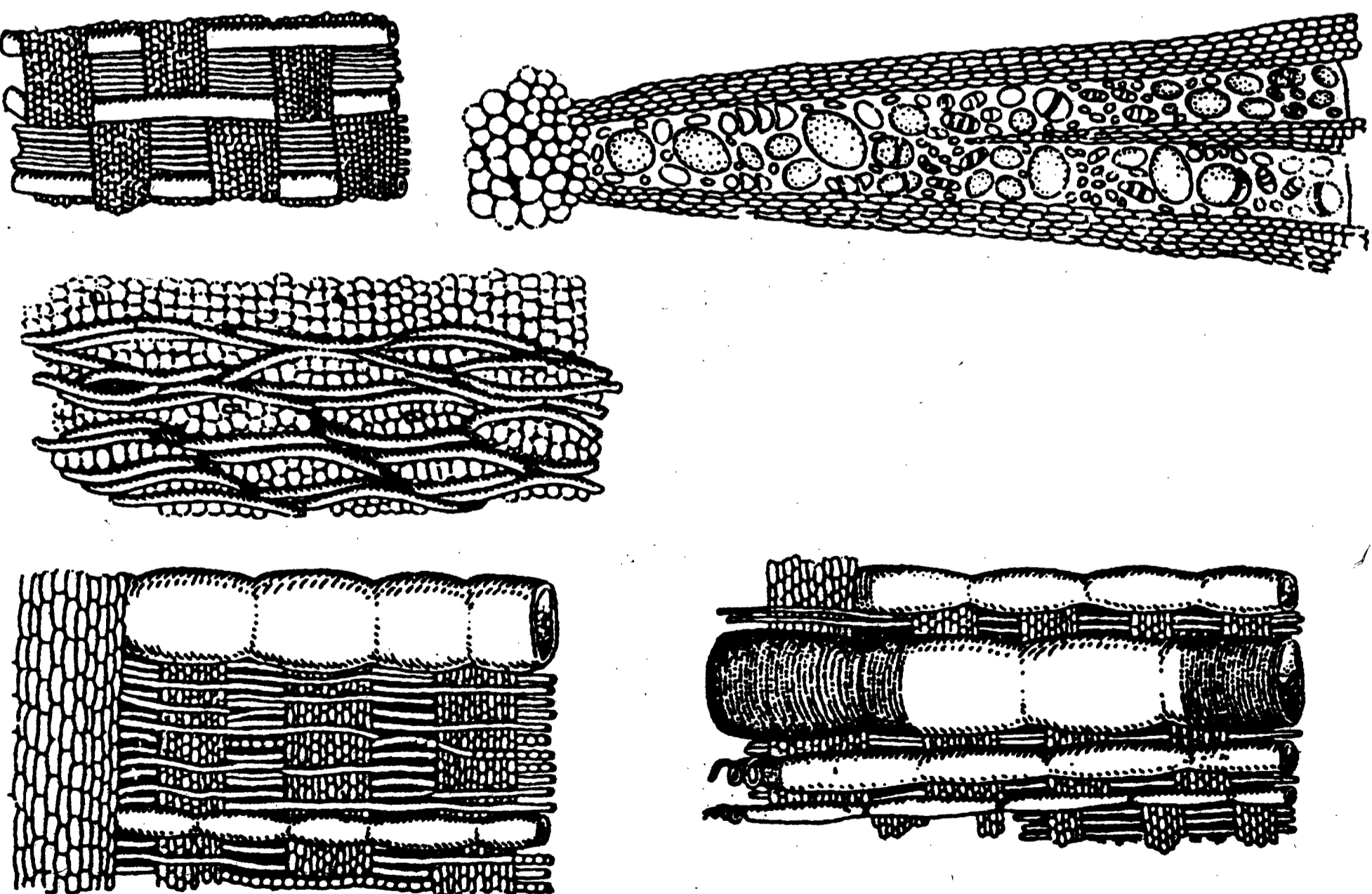
Первые анатомические исследования появились в XVII в. (Р. Гук, М. Мальпиги, Н. Грю), в которых содержалось сравнение клеточного («пузырьки») и тканевого строения листьев, стеблей и корней разных видов растений (рис. 1 и 2). Уже тогда были описаны разные существа (рис. 3), сосудисто-волокнистые пучки и понятна структурная непрерывность в организации растений. Н. Грю в трак-



Р и с. 1. Изображение микроскопа Р. Гука

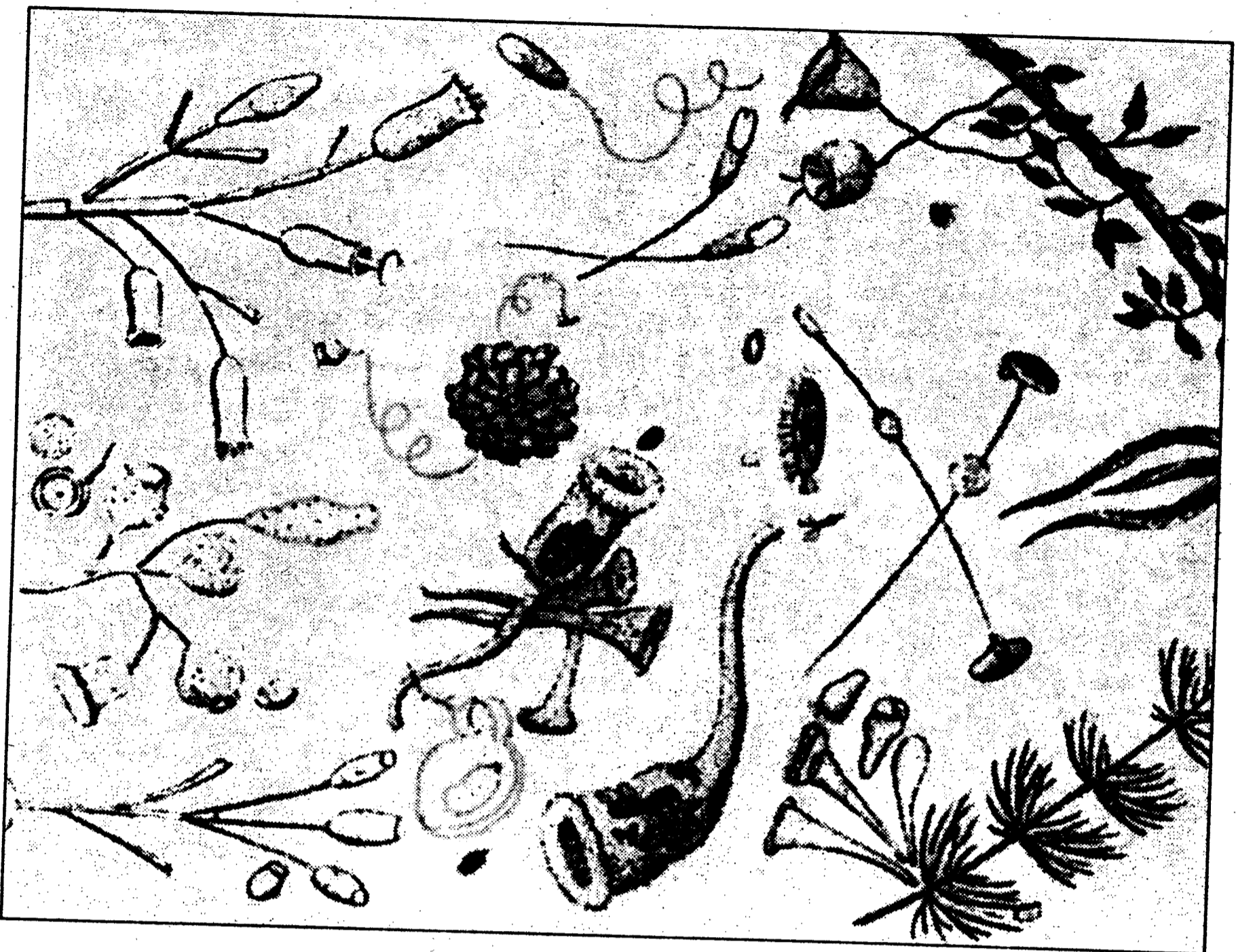
таге «Анатомия растений» (1682), ввел понятие «ткань растения» и дал описание разных их типов, что дало возможность подметить сходство в строении разных растений.

С внедрением микроскопической техники в биологию и развитием анатомии растений наблюдается прогресс в изучении жизнедеятельности растений, зарождается физиология растений как теоретическая основа растениеводства. Так, в 1563 г. Б. Паллисс в книге «Истинный рецепт, посредством которого все французы могут научиться увеличивать свои богатства» показывает возможность повышения урожая путем подкормки растений некоторыми неорганическими солями. Подобные опыты в дальнейшем сыграли решающую роль в обосновании теории плодородия почв. Несколько позже Я.Б. ван Гельмонт (1686) в опытах с взвешиванием почвы в сосудах до и после культивирования укорененных ветвей ивы обнаружил изменения в ее весе, что привело его к отрицанию роли почвы в питании растений. Важным итогом этого опыта все же следует признать саму постановку вопроса о возможности экспериментального изучения факторов питания растений.



Р и с. 2. Зарисовки различных тканей растений из книги М. Мальпиги «Анатомия растений» (1679)

В этих целях проводятся и другие опыты. Так, М. Мальпиги (1675—1679) по результатам наблюдений за развитием тычкы выказал предположение об участии семядолей и листьев, солнечного света в питании растений. Методом кольцевания стебля он установил, что вода движется по сосудам в листья, из них она в виде переработанного сока возвращается вниз по коре. В работе «Анатомия растений» описал наличие восходящего и нисходящего тока у растений. Несколько позже англичанин Дж. Вудворд



Р и с. 3. Микроскопические изображения разных существ — преимущественно инфузорий (из книги М. Ледермюллера, по Е. М. Вермелю, 1970, с. 23)

(1699), выращивая растения в воде из различных мест, показал, что в ней без минеральных веществ они оказываются угнетенными. Его же соотечественник С. Гейлс в работе «Статика растений» (1727) выяснил роль корневого давления и присасывания листьев в передвижении воды по капиллярам, определил интенсивность транспирации в разные периоды у растений с листьями и без них.

Все эти опыты оказали большое влияние на развитие экспериментальной ботаники и физиологии растений (см. гл. 4 и 5).

3.3. Исследования в области зоологии

Несмотря на интенсивное накопление материала по описанию животных в XV в., классификация их заметно отставала. Эта работа несколько активизировалась благодаря усилиям швейцарского ученого К. Геснера (1516—1565). Его «История животных» содержала описание всех известных к тому периоду позвоночных в алфавитном порядке, включая особенности строения, жизнедеятельности, инстинктов, распространения. Однако у него еще не было ясности о виде и четкой терминологии в названиях животных. В. В. Лункевич (1960, с. 282) в заслугу Геснеру ставит стремление дать более или менее точное представление об общем облике и строении различных животных в целях освобождения широкой публики от басен и предрассудков. Он ясно сформулировал понятия рода и вида, принятии бинарной номенклатуры. Для растений особенностью строения цветка и плода считал важнейшими признаками классификации, тогда как листья, стебли и корни как изменчивые органы не принимал во внимание.

В этот же период появились отдельные труды по рыбам (Г. Рондель), птицам (П. Белон), насекомым (Т. Моуфет) и другим группам животных, содержание не только ценный описательный материал, но фантазии об организации и образе их жизни. Дж. Рей пытается классифицировать позвоночных, опираясь на идеи Аристотеля. При этом позвоночных (кровеносных) делит на легочно- и жабернодышащих. Среди них выделяет живородящих и яйцекладущих. Беспозвоночных (бескровных) — на мягкотелые, ракообразные, черепнокожие и насекомые.

В целом следует отметить, что зоологические исследования того периода отличались отсутствием четкости в классификации и употреблении систематических категорий. Но зоологи продвинулись в сборе и описании остатков ископаемых моллюсков, плеченных, иглокожих, рыб и млекопитающих. Коллекции по ископаемым формам пополнились по всей Европе, хотя и не было ясности в оценке их роли как промежуточных звеньев развития животных. Это было осознано позднее. Тем не менее на основе собранных ими фактов в последующем выросла биология как новая дисциплина — «Философия живой природы» (В. В. Лункевич, 1960, с. 281).

В плане оценки состояния изучения животного мира в указанной эпохе заслуживают внимания работы, выполненные в области анатомии и физиологии. Интерес к анатомии проследживается с древнейших времен. Примечательной особенностью исследований в XV—XVII вв. было стремление связывать анатомическое строение

с функцией соответствующих структур. Подобные поиски способствовали формированию физиологии животных как научного направления.

Начало этому положили идеи Леонардо да Винчи по динамической и сравнительной анатомии, которые были углублены его соотечественником Андреасом Везалием (1514—1564). В работе «Семь книг о строении человеческого тела» (1543) он подробно описывает особенности строения человеческого тела и методы препарирования органов. Хотя он все еще отдавал дань уважения древним авторитетам и их ошибочным утверждениям при оценке функции органов, стремился освободить анатомию от фантазий точным описанием фактов. В этом смысле он внес много нового в анатомию, освобождая ее от ошибок К. Галена и других исследователей. Своими трудами он поднял описательную и топографическую анатомию на новую высоту. Однако ему не удалось избавиться от телеологических толкований, что выражалось в попытке связывать нервно-мозговую деятельность с наличием жизненного духа.

Пафос познания строения человеческого организма увенчался выяснением наличия большего числа швов в черепе у ребенка по сравнению с взрослым состоянием, деталей строения органов слуха и женских половых органов (Г. Фаллопий, 1523—1562), зубной системы (Д. Фабриций, 1537—1619), мышечной системы (Н. Стено, 1638—1686), функции и строения печени (Ф. Глиссон, 1597—1677). Успехи не обошлись без жертв. Так, М. Сервети и Р. Коломбо, описавшие малый круг кровообращения, были сожжены на кострах инквизиции (1553).

Существенный прогресс в изучении процесса кровообращения связан с исследованиями английского врача В. Гарвея (1578—1657). Его труд «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» (1628) содержал описание большого и малого круга кровообращения, где наиболее активным началом было выделено сердце. Он рассчитал даже пропускную способность сердца. При этом методичку переделки и зажима сосудов, выяснил значение клапанов сердца, а также ошибочность суждений о пассивности сердца и печени как центра кровообращения, о перемещении крови между правой и левой частями сердца через поры. Работы В. Гарвея оказали большое влияние на прогресс в изучении физиологии человека и животных. Он заложил «фундамент новому отделу точного человеческого знания — физиологии животных» (И. П. Павлов).

Вслед за этим делаются попытки разграничить нервно-мышечные реакции (Т. Виллис, 1621—1675), физиологии раздражимости (Ф. Глиссон, Я. Сваммердам) и движений (Дж. Борелли, 1608—1679). При этом сложные явления жизнедеятельности пытались объяснить законами механики (Р. Декарт, 1596—1650; Ф. Гофман, 1660—1742; Г. Бургава, 1668—1738 и др.) и применить физические методы при изучении обмена веществ и дыхания (С. Сантаро, 1561—1636; Ф. Парацельс, 1493—1541 и С. Сильвий, 1614—1672).

Каждый из названных исследователей оставил заметный след в изучении живой природы. Среди них особого внимания заслуживает Р. Декарт — философ и естествоиспытатель с широкими интересами. Значима его оценка места биологии, сравнение животных и растений. Так, биологично он относит к усложненной физике, а объекты биологии организмы — к сложным механизмам. В свою очередь растения — великолепно сконструированные машины, а животные — блестяще сооруженные и эффективно действующие автоматы (В. В. Лункевич, 1960, т. 1, с. 409). Далее смерть животных он связывает с разрушением деталей живой машины, а жизнедеятельность — с наличием специфички организации мозга и нервов. Сокращение мускулов и функции органов чувств ставит в зависимость от деятельности мозга и ответвляющихся от него нервов, имеющих сложную организацию. Он писал, что «животные души, находящиеся в полостях мозга, втекают в нервы, из них в мускулы, которые и приводят в движение механизм» (В. В. Лункевич, 1960, т. 1, с. 413). Р. Декарт в этом смысле заложил основы учения о рефлексах (И. П. Павлов).

Успехи в познании живых существ оказались еще более значительными в связи с переходом к широкому использованию микроскопа в научных целях. Здесь дополнительно к сказанному следует отметить об открытии капилляров у растений, изучении тонкой структуры легких и печени позвоночных, сосудов у насекомых и т. д. (М. Мальпиги). Особое место занимают исследования Антона Левенгука (1632—1723), которому удалось сконструировать микроскоп с увеличением до 270 раз. А. Левенгук для своего времени был непревзойденным микроскопистом. К тому же его отличала исключительная тщательность наблюдений, проводимых под девизом «вырвать мир из власти суеверий и направить его на путь знания и истины» (В. В. Лункевич, 1960, т. 1, с. 375).

Его труд «Тайны природы, открытые при помощи микроскопа» (1696) содержал обстоятельное описание микроскопического строения мелких насекомых, их яиц, жала и челюстного аппарата, глаз и метаморфоза пчел, а также мускулатуры и сердца позвоночных. Его заслугой является открытие и описание сперматозоидов («зверьков»

— анималькулы) у человека, собаки, кролика, жука, блохи, трески и т.д., в том числе различий зрелых и незрелых сперматозоидов. Его наблюдения по инфузориям, саркодовым и бактериям положили начало науке протистологии и открыли возможность для изучения возбудителей заразных болезней (Дж. Фракасторо, Дж. Энт). А. Левенгук обесмертил себя прежде всего описанием сперматозоидов и началом длительной дискуссии по оценке роли яйца (овисты — Я. Сваммердам, О. Валиснери) и сперматозоидов (анималькулисты — А. Левенгук, Н. Гартсекер) в воспроизведении потомства. Несмотря на различия в подходе к оценке их роли, общим для дискуссии было признание наличия вложения зачатков — преформизм. Эта дискуссия имела положительные стороны. В частности, она была направлена против наивных представлений о самопроизвольном зарождении и возможности любых превращений живых существ под влиянием внешних воздействий.

Микроскопическое изучение простейших было расширено. В этом отношении значительный успех был достигнут благодаря Я. Сваммердаму (1637—1680), подробно описавшему метаморфоз (рис. 4), нервную систему и другие структуры у пчел. В те же годы Р. Граф (1641—1676) изучает строение женской половой железы у млекопитающих и высказывает предположение о выделении ее яйца (т.е. яйцеклетки). Эти и другие наблюдения в области микроскопического строения организмов положили начало важнейшим открытиям в XVIII—XIX вв. (см. гл. 5—7).

Как отмечает Дж. Нидхэм (1947, с. 69), с момента смерти Аристотеля (322 г. до н.э.) до 1584 г. история эмбриологии не ознаменовалась никакими достижениями. И лишь в 1720 г. теория преформизма получила полное завершение утверждением якобы обнаружения под микроскопом сперматозоидов человека миниагурных члеников с руками, головой и ногами, а в семени лошади — маленьких лошадок и петуха — петушков (Андре, Готье).

В XVI в. наблюдается интерес к изучению эмбрионального развития организмов, что также выступает как продолжение описаний Леонардо да Винчи о развитии зародыша человека. Так, систематическими наблюдениями было достигнуто описание этапов формирования цыпленка у кур (У. Альдрованди), сравнение этапов развития зародыша человека, кролика, мышей и других млекопитающих (Д. Фабриций) и последовательности формирования органов у домашних тарнокопытных (Р. Декарт).

Очень остро стал вопрос о роли женского начала в развитии зародыша. В. Гарвей (1651) приходит к выводу, что «все живое из яйца». Он же заметил, что «ни одна часть будущего плода не

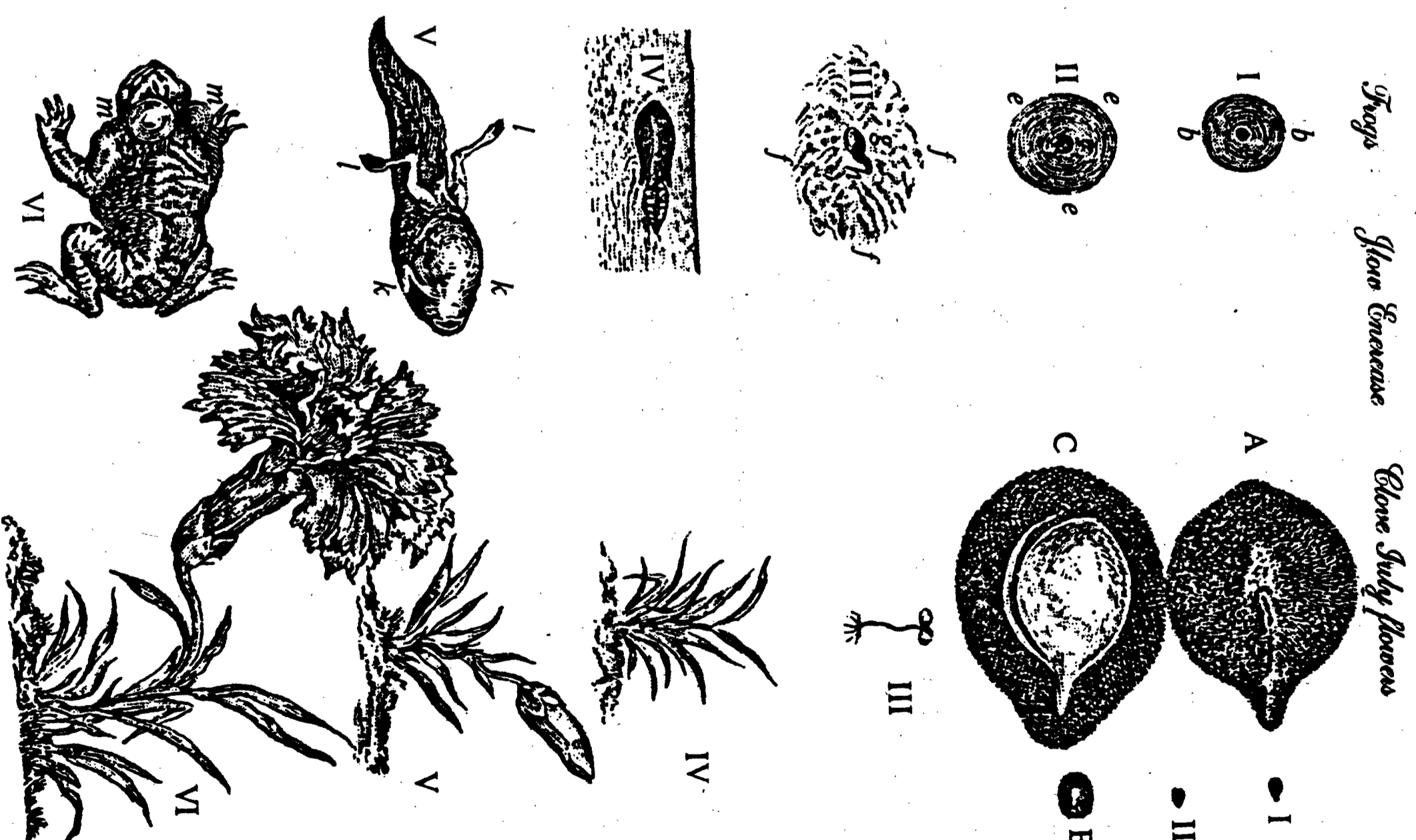


Рис. 4. Последовательные стадии развития лягушки и гвоздики (из книги Я. Сваммердама «Библия природы»)

существует в яйце актуально», но находятся в потенции. Ф. Реди (1626—1697) опровергает идею о самозарождении личинок мух в гниющем мясе, устранив возможность отложения в него яйца мухам. Высказывались и идеи о наличии готовых зачатков в исходном состоянии, опираясь на наблюдения по метаморфозу (Я. Сваммердам) и развитию куриного яйца (М. Маль-

пиги). Эти вопросы, связанные с индивидуальным развитием организмов в последующем стали одним из центральных и дискуссионных в биологии.

3.4. Методологические итоги изучения живой природы

Философы XV—XVII вв. (Ф. Бэкон, Т. Гоббс, Р. Декарт, Б. Спиноза) своими работами и выступлениями против схоластики стремились вернуть естествознание на путь познания истинной сущности и ее движения поставили естествоиспытателей перед необходимостью поиска причин многообразия и сложности предметов и явлений природы. В этом отношении особенно внушительным и далеко идущим был призыв: «Дайте мне материю и движение и я построю мир» (Р. Декарт). Одновременно и успехи в разных областях естествознания имели значение для развития философии.

Большой материал, накопленный по «инвентаризации» живой природы в XV—XVII вв., безусловно, сыграл положительную роль в последующих обобщениях. Однако рассматриваемый период не мог привести к ним из-за недостаточности материала во всех направлениях изучения живой природы, хотя в области анатомии и физиологии уже было отмечено сходство строения и функции разных организмов. В XV—XVII вв. возникают идеи, ставшие господствующими или предметом широких научных дискуссий. Сюда относятся идеи неизменности видов, появления организмов из готовых зачатков (преформизм), абсолютной гармонии организма со средой (целесообразность органическая). В естествознании господствовала «мысль о целесообразности установленных в природе порядков» (Ф. Энгельс). Так, в работах выдающихся исследователей того периода, например, у Н. Грю (1641—1712) «Священная космология», Я. Сваммердама «Библия природы» (1737) эти мысли были основными. В. Гарвей и работу кровеносной системы истолковывал таким же образом. Подобные идеи обобщены немецким философом Х. Вульфом в виде утверждения, что «кошки созданы для съедания мышей, а мыши — для пожирания кошками, а вся природа, чтобы доказать мудрость творца» (Ф. Энгельс). Эти взгляды в конечном итоге были призваны доказать непознаваемость природы. Для живых организмов это выразилось в допущении существования

непознаваемой «жизненной силы» и бессмертной души — виталистические утверждения, своими корнями восходящие к античным мыслителям.

Заметим, что в последующем они «подкреплялись» разными аргументами. В поиске аргументов неожиданно делались открытия важных биологических явлений, хотя их авторы стояли на ошибочных методологических позициях.

Основные направления изучения живой природы в XVIII в.

XVIII в. характеризуется углублением капиталистических производственных отношений и дальнейшим ростом промышленности, раскрепощением идеологии и ослаблением давления церкви на науку. Начинается волна выступлений народных масс за свои права и рост общественного самосознания.

Развивающаяся промышленность испытывает все больше нужды в сырье и предъявляет спрос на его качество. Для их удовлетворения продолжаются экспедиционные поиски сырьевых возможностей в новых регионах, организовываются крупные земледельческие хозяйства по производству шерсти, зерна, мяса и т.п. В этом была заинтересована прежде всего крупная буржуазия.

Подобные события благоприятно сказываются на развитии всех отраслей естествознания и приводят к дальнейшему углублению знаний о живой природе. Происходит накопление материала не только в таких областях, как систематика, морфология, анатомия и физиология, но и заметный прогресс исследований наблюдается в области эмбриологии, палеонтологии и биогеографии. В результате расширяются представления о многообразии живой природы. В лекции начинается эра применения методического отбора, которая привела к невиданным успехам в сорто- и породовыведении (Франция и Англия).

Развитие культуры и просвещения благодаря деятельности выдающихся мыслителей (Ш. Монтескье, Вольтер, Ж.-Ж. Руссо, Д. Дидро, П. Гольбах, Ж. Ламеттри и др.), составивших гордость эпохи, не замедлило сказаться на повышении интереса к науке, вопросам эволюции и целесообразности организации жизни. Освобождение от духовного порабощения церкви привело к просвещению общества, которое осознало необходимость изучения законов развития природы и общества. Последнее нельзя было достичь без разви-

тия науки. Отсюда естествознание получает покровительство общества. Возникла своеобразная мода на изучение живой природы даже в светских кругах. В XVIII в. расширяется сеть университетов, естественных музеев и ботанических садов, что не замедлило сказаться на успехе биологии в разных странах Европы.

4.1. Обобщения в области систематики и попытка построения естественных систем классификаций

Огромный материал по описанию растений и животных, накопленный в предыдущих эпохах и его дальнейший рост в XVIII в. поставил ботаников и зоологов перед необходимостью разработки системы классификации. Без этого невозможно окантовать двигаться дальше и избавиться от путаницы при инвентаризации материала.

Как отмечает В.В. Лункевич (1960, т. II, с. 79), «мысль задыхалась под грудой сырого материала, искала выход в область теоретической обработки его и систематизации». Этого требовали и запросы растениеводства и медицины, что было понятно давно и поэтому неоднократно делались такие попытки (гл.3). Честь завершения систематизации накопленного материала принадлежит шведскому ботанику К. Линнею (1707—1778), труды которого способствовали окончательному оформлению бинарной номенклатуры и построению системы организмов. Он понял, что хаос в ботанике должен быть устранен построением системы, призванной играть роль нити Ариадны.

К. Линней изложил свои взгляды в работе «Система природы» (1735) и в качестве единицы классификации принял «вид», сходные виды объединил в «роды», последние — в «порядки» (последствия «семейства»), а затем — в «классы». При построении системы он исходил из представлений о неизменяемости и сотворении видов. Быть может, это как раз и сыграло решающую роль в успехе его системы. Увлечение его идеей изменчивости помешало бы ему принять вид за основную структурную единицу живой природы и единицу классификации (В.Л. Комаров, 1946; Е.Г. Бобров, 1970). Как заметил К.А. Тимирязев, в додарвиновской эпохе биологи не могли представлять вид одновременно в динамике и статике.

Быстроому признанию системы организмов К. Линнея современниками и устранению путаницы в названиях организмов способствовали обозначение растений вслед за К.Баугином (1623) двойными

латинскими терминами («род» — как существительное, «вид» — как прилагательное) и использование четких и кратких диагностических признаков («ключей») для определения близких видов и объединение их в роды, порядки и классы. В качестве таких диагностических им были выбраны особенности органов размножения. Для растений во внимание взято число, длина, сростание тычинок и пестика, строение и расположение органов цветка, группировка цветков по типу соцветий.

К. Линней оценил учение Камерариуса о поле растений и положил его в основу классификаций. Он создал терминологию, обозначил различные части растений точными названиями, ввел в ботанику до 1000 терминов. Номенклатуру растений также подвергал реформе установлением бинарной номенклатуры. После К. Линнея описание растений продолжилось, что было принято во внимание при построении естественной системы.

Классификация животных, предложенная К. Линнеем, мало отличалась от системы Аристотеля. Так, животный мир был разделен на шесть классов с учетом наличия крови и ее окраски, строения сердца: черви, насекомые, рыбы, земноводные (сюда же были отнесены и змеи), птицы и млекопитающие. В.Л. Комаров в статье «Жизнь и труды К. Линнея» (1945) в заслугу зоологического раздела его системы поставил два момента: выделение высшего класса животных по наличию млечных желез (что позволило ему безошибочно отнести сюда и таких отклоняющихся представителей класса, как утконос, ехидна, киты и дельфины) и объединение человека с приматами вместе с обезьянами и полуобезьянами. Оценивая последнее решение в контексте с его общим мировоззрением, В.Л. Комаров подчеркивает, что «инстинкт систематика взял верх над осторожностью» (1945, с. 421).

Особой оригинальностью отличалась классификация царств растений с описанием 24 классов и более 60 порядков. Хотя и она во многом еще оставалась искусственной (что признавал и сам К. Линней) из-за учета небольшого числа признаков при определении растений, тем не менее, устранила путаницу при их описании. По этой причине к концу XVIII в. с использованием его системы уже было описано более 20 000 видов (самим же К. Линнеем 10 000). Одним из подтверждений успеха его системы служит тот факт, что еще при жизни его труд выдержал 12 изданий и сам автор получил прозвище «принц ботаники» (Е.Н. Бобров, 1970), что было вполне оправдано с учетом и других его трудов: «Основы ботаники», «Философия ботаники», «Роды растений» и «Виды растений».

Как отмечает Н.Н. Воронцов (1999, с. 174), систематика как наука, созданная К. Линнеем, стала фундаментом дарвинизма. Дото ботаники учились у медиков. Принцип иерархичности систематических групп, провозглашенный в «Системе природы», сыграл важную роль в доказательстве степени родства таксонов, следовательно, общности их происхождения, что впоследствии стало одной из основ дарвинизма. В этом смысле К. Линнея следует отнести к предшественникам эволюционизма.

При всей новизне и удобстве системы К. Линнея она не гарантировала четкое определение родства видов благодаря ограниченности и произвольности используемых диагностических ключей. По этой причине нередко объединяемыми в одну группу оказывались виды, далекие в систематическом отношении. Тем не менее система К. Линнея была непревзойденной «в своей изящной простоте» (К.А. Тимирязев, 1939, с. 21).

Мечтой ботаников оставалось создание естественной системы растений, в которой достигалось бы строгое отражение «естественного родства» видов по совокупности признаков. К тому же следует принять во внимание, что сами такие признаки были неравнозначными в различных группах (К.А. Тимирязев, 1939, с. 22). Попытки построения «естественной системы» неоднократно предпринимались в XVIII в. (А. Адансон, Б. Жюсье, А.-Л. Жюсье, О. Денкадоль и др.) и в последующие периоды. Заметим, что она до сих пор еще не создана. Но первые шаги ее создания представляются важной вехой в развитии ботанических классификаций.

Первая такая система появилась в 1759 г. и принадлежала Бернару де Жюсье (1699—1777) в виде расположения растений по признакам естественного их родства на градках ботанического сада в Версале. Эта попытка была оценена как отражение «глубокого научного понимания истинной природы» (К.А. Тимирязев, 1939, с. 21). Идеями Б. Жюсье увлекся его племянник Антуан-Лоран Жюсье (1748—1836), который исходил из принципа необходимости отражения хода развития природы без навязывания ей предвзятых идей. Естественную систему он понимал как совокупность связей, существующих между растениями, начиная от простых к сложным, т.е. как последовательный ряд от водорослей к высшим растениям. Для этого царство растений Жюсье разбил на порядки (семейства), располагая в восходящий ряд: водоросли, грибы, мхи и папоротники (тайнобрачные), односемядольные, двусемядольные. Далее этот ряд был разбит на несколько мелких взаимно подчиненных групп, а в конце каждого из них помеща-

лись формы, промежуточные между ними. В его системе растения располагались линейно. Он понимал, что в принципе оно должно соответствовать ветвящемуся дереву с отражением промежуточных форм. Последних в его системе оказалось очень ограниченно. К.А. Тимирязев обращает внимание на то, что А. Жюсье стремился находить истинное положение организмов в ряду, установленном самой природой. Это он считал истинной задачей науки. А. Жюсье однако не пытался объяснить причины схождения организмов в естественном ряду, исходя из единства их происхождения. При оценке заслуг А. Жюсье следует обратить внимание и на то, что понятие «семейство» в ботанике прочно утвердилось лишь после его системы, хотя сам термин был предложен другим его соотечественником — ботаником П. Маньолем (В.В. Лункевич, 1960, т. II, с. 86). Это же понятие использовал М. Адансон в специальном труде «Семейства растений» (1763). К его чести он выделил дополнительно несколько новых семейств, признанных и ныне.

А. Жюсье расположил в виде системы около 20 000 видов из семейств и 15 классов. Она отражена в книге (1789) «Роды растений». Значение этой работы К.А. Тимирязев определил как революцию в биологии, прекратившую создание новых искусственных систем и пользование ими. А. Жюсье обращал внимание на многие признаки расположения околоцветника и тычинок пестика. И.М. Максимович (1827) критиковал Жюсье за принятие количества лепестков в венчике цветка. Системы растений дал И.О. Декандоль.

Были начаты исследования по флористике и географии растений. При этом изучена Африка, Австралия, Америка, Европа, Китай, Индия (Гренандес, Пизо, Маркграф, Блюме, Шерард, Бойон, Борман, С. Гмелин — Сибирь; С.П. Крашенинников — Камчатка; А. Гумбольдт — Америка; Р. Броун — Австралия). Ледерберг обратил впервые внимание на флору России. Ботанико-географические идеи А. Гумбольдта определили направление исследований многих выдающихся ученых XIX в. Растительный покров Земли был разделен на области в соответствии с горными поясами и широтными зонами. Опираясь на климатические факторы, А. Гумбольдт выдвинул идею о физиономических группах растений как определяющих характер ландшафта, что положило начало ботанической географии. Специалист в области ботанической географии О. Декандоль выделил понятия «местообитание» и «местонахождение». В XVIII в. проводятся исследования в области палеоботаники, продолжившиеся в последующие века.

4.2. Достижения в области физиологии растений и их значение для развития представлений о живой природе

Успехи были достигнуты в изучении химических свойств простых и сложных веществ, открытие кислорода (К. Шееле, Д. Пристли), познание состава воды, углекислого газа и ряда органических веществ (А. Лавуазье), а также объяснением причин постоянства веществ — закон неумничтожаемости материи («вечности веществ») в природе и механизмах окисления веществ (А. Лавуазье и М.В. Ломоносов). Эти достижения оказали положительное влияние на дальнейшее углубление представлений о жизнедеятельности растений в XVIII в. Это важно напомнить о периоде, где господствовало систематическое направление и авторитет К. Линнея.

Открытия в области химии способствовали конкретизации роли растений в круговороте веществ в природе, вопросов регуляции их продуктивности и развития, а также появлению сомнений относительно правоты представлений о водном питании растений и постепенному пониманию роли воздушных субстанций в этом явлении (С. Гейлс, Ш. Бонне). В трудах М.В. Ломоносова (1763) четко была сформулирована мысль об участии листьев в воздушном питании растений, указано, что «растения черпают материал, необходимый для своей организации из воздуха...». Однако эти мысли остались незамеченными современниками, возможно, ввиду их умозрительности.

В этом направлении стали появляться и экспериментальные подтверждения. Так, Дж. Пристли (1774) обнаружил, что мыши под стеклянным колпаком не гибнут от удушья, если вместе с ними поместить зеленое растение. При этом он обратил внимание на роль растений в очищении воздуха. Однако наблюдение Дж. Пристли было встречено критически в связи с тем, что растения как и животные способны портить воздух (К. Шеел). Спор удалось разрешить голландскому медику Я. Ингенгаузену (1779), опираясь на свои наблюдения о способности овощей очищать воздух на свету и ухудшать его в тени и ночью. Свои наблюдения Я. Ингенгаузен подытожил так: «...растения днем энергично отдают окружающему воздуху кислород (или жизненный воздух)..., а ночью или в каком-нибудь темном месте выделяют угловую кислоту...» (по В.В. Лункевичу, 1960, т. II, с. 89). Окончательную ясность в данный вопрос внес Ж. Сенебье (1749—1809) в своем труде «Физико-химические мемуары о влиянии солнечного света на изменение тел трех царств природы и особенно царства растений» (1782). Классический опыт Ж. Сенебье сводился к учету числа пузырьков воздуха,

выделяемых на поверхность листьев при погружении их в воду на свету. Оказалось, что с повышением концентрации углекислоты в воде выделение кислорода листьями пропорционально возрастает. При этом он допускал, что выделяемый кислород представляет собой продукт распада углекислоты. Это положение было отвергнуто лишь в 40-х годах XX в. (см. гл. 8). Однако он в опыте четко продемонстрировал положительное влияние света на очищение воздуха только при наличии в среде CO_2 . Поглощение последнего растением на свету он назвал «углеродным питанием». Несколько позже Ж. Сенебье (1800) впервые определяет предмет и задачи физиологии растений как самостоятельной науки. Уже в начале XIX в. окончательно прямыми экспериментами было показано, что при дыхании растениями поглощается кислород и выделяется углерод. Такой процесс происходит только на свету (Т. Соссюр, 1804). Эти наблюдения и обнаружение сходства процессов дыхания животных и горения, выражающегося в поглощении кислорода и выделении CO_2 (А. Лавуазье), имели значение для доказательств общности физиологических процессов у растений и животных и единства их происхождения. Указанный вывод получает дальнейшее развитие в работах исследователей XIX в. (см. гл. 7). Заметим, что естествознание здесь многим обязано трагической личности А. Лавуазье, гильотинированного в мае 1794 г. решением суда Французской революции по ложному обвинению в финансовых махинациях. Ее же решением он был реабилитирован в 1796 г. Потеря А. Лавуазье для науки оказалась невосполнимой, хотя «палачу доволно было мгновения, чтобы отрубить ему голову» (Ж.Л. Лагранж).

В XVIII в. было продолжено изучение пола и размножения растений, вопросов, поставленных еще исследователями предыдущих эпох (Я. Бобарт, Р. Камерариус). На изучение пола растений оказали влияние труды К. Линнея и его наблюдения над опыленным растением, за что он был удостоен даже премии Петербургской Академии наук. Однако наибольшего успеха достиг И. Кельрейтер (1733—1806), который, проведя гибридизацию с 50 видами (*Nicotiana*, *Dianthus*, *Verbascum*, *Datura*, *Mirabilis*), получил множество гибридов, промежуточных между исходными родительскими парами. Такие же результаты он получил при реципрокных скрещиваниях. И. Кельрейтер пришел к выводу, что потомство у растений получается только при участии мужского и женского «семени». Механизм же процесса оплодотворения был раскрыт значительно позже. Его работы интересны и в смысле подхода к явлениям наследственности. Он обратил внимание на мощность гибридов — «растительных мулов» (бастарды) первого поколения и яв-

ление расщепления гибридов в последующих поколениях. Говоря о слабых сторонах работ Кельрейтера, следует обратить внимание на следующие моменты: он (как и Аристотель) придерживался мнения об оплодотворении как о смешении двух семенных жидкостей, недооценивал перекрестное опыление у растений, считая самоопыление основным в их жизни. В понимании роли перекрестного опыления значительный вклад принадлежит немецкому ботанику К.Ш. Шпренгелю и русскому агроному А.Т. Болотову. Первый из них на примере изучения более 400 видов растений объяснял различия в строении, окраске и аромате цветков как результат приспособления к опылению насекомыми. В отличие от И. Кельрейтера они показали, что самоопыление не может быть основным способом воспроизведения растений, так как у многих растений наблюдается разрыв в сроках созревания тычинок и пестика (дихогамия). Окончательное решение вопроса о роли перекрестного опыления дано в работах Ч. Дарвина, которому удалось показать его значение в эволюции.

4.3. Исследования в области структурной и функциональной организации животных

XVIII в. ознаменовался дальнейшим углублением представлений о структурной и функциональной организации животных. В этом плане заслуживают внимания исследования немецкого ученого Хр. Рейля (1759—1813) по патологической физиологии и швейцарского — А. Галлера (1708—1777) по раздражимости мышц. Первый из них основал специальный журнал «Архив физиологии» (1755) с задачей публикации результатов исследований физико-химических основ жизненных явлений у животных в противоположность ложному пути поиска «жизненной силы», о значении которой предположительно говорилось с древнейших времен. Он объяснял процессы жизнедеятельности, исходя из способности материи к изменениям. В этом плане сравнивал организацию различных животных по содержанию основных веществ, что имело значение для выделения сравнительной физиологии как самостоятельной дисциплины (Х.С. Коштовяц, 1940).

А. Галлер в работе «Элементы физиологии» впервые сокращение мышечных волокон рассматривал как проявление более общего свойства — раздражимости. Именно с последней он связывал движение мышц, сердца и внутренних органов, что доказывал опытами по искусственному раздражению нервов. При этом даже слабые раздражения нервов приводили к сильным сокращениям органов.

Эти исследования подняли роль эксперимента в изучении физиологических процессов.

Развитие исследований в области сравнительной анатомии выявило сходство организации разных животных. Такие сопоставления были продолжены вслед за французским зоологом Пьером Бедоном (XVI в.), показавшим значительную гомологию скелетов голубя и человека. Так, в 1784 г. И.В. Гёте описал межчелюстную кость у человека, отсутствие которой рассматривалось ранее как специфическое отличие акта его творения. Это открытие позволило И. Гёте говорить об общности строения человека и других позвоночных. Сравнением строения орангутанга и человека было углублено такое представление (П. Кампер). П. Кампер (1748—1794) сравнением черепов людей разных национальностей предложил критерии для их классификации («лицевой угол» Кампера). При этом он обнаружил их сходство не только между собой, но и с черепом человекообразных обезьян. На основе таких сравнений выдвигается новая наука о человеке — антропология (И. Блуменбах, 1776). Увлеченный идеей о едином плане строения черепов Кампер замечает, что «можно изменить корову в птицу и четвероногое животное в человека». П. Кампер усматривал сходство даже строения органов размножения и проводящей системы растений и животных. Заслуживают также внимания попытки И. Меккеля (1781—1833) объяснить происхождение легких у позвоночных путем видоизменения плавательного пузыря у рыб, а также усмотреть единство в строении воспроизводительной системы у беспозвоночных и позвоночных животных. Французский ученый Ф. Вик д'Азир (1748—1794), сравнивая строение органов у разных животных и в пределах одного организма, пришел к представлениям о единстве их строения и функций. Различия в строении зубной системы у разных млекопитающих он связывал с особенностями их питания, а конечностей — образом жизни. Другим важным результатом его сравнительно-анатомических исследований следует признать представления о корреляции органов. В этой связи он пишет, что «одни органы не могут испытать больших изменений и модификаций без того, чтобы в этом не приняли участия другие органы» (В.В. Дункевич, 1960, т. II, с. 112). Он находит связь между строением нервной системы у животных различных классов и особенностями их движения, инстинктов, раздражимостью и умственным развитием, а также сходство в строении одних и тех же органов у животных различных классов. Так, сравнивая различные отделы передних конечностей, пришел к заключению, что природа следует общей модели «не только в структуре различных животных, но и в структуре их

различных органов». В целом, Ф. Вик д'Азир заложил и успешно развивал многие направления сравнительной анатомии, что позволило отнести его к числу «незаменимых талантливых физиологов и глубоких анатомов» (Ж. Кювье).

Исследования в области сравнительной анатомии в дальнейшем были углублены. Их результаты имели значение для развития систематики и представлений о единстве происхождения животных (см. гл. 7, 8).

4.4. Исследования в области эмбриологии и их значение для прогресса биологии

Эмбриональное развитие привлекало внимание с древнейших времен (см. гл. 1—3). На примере растений и животных были проведены наблюдения, имеющие принципиальное значение для понимания начальных стадий их онтогенеза (П.А. Баранов, Дж. Нидхэм). Однако до XVIII в. эмбриология находилась в зачаточном состоянии. Направления и достижения же эмбриологии в XVIII в. имели не только большое теоретическое, но и принципиальное методологическое значение.

В указанный период происходит накопление материала по эмбриональному росту цыпленка (А. Галлер), развитию лягушки (Л. Спалланцани), развиваются представления о постепенном формировании органов у животных и растений в эмбриональном развитии путем новообразования (К.Ф. Вольф, П. Мюпертюр). В частности, К.Ф. Вольф (1733—1794), проводя микроскопические наблюдения за развитием отдельных органов растений и животных, проследил время и процесс их становления. Развитие ему представлялось как постепенный переход от однородного к разнородному. Так, изучая развитие пищеварительного канала у цыпленка, К. Вольф обратил внимание на закладку его в виде простой овальной перепонки с постепенным формированием в виде желобка и трубки с разными отделами. Он проследил этапы постепенного развития нервной системы (пластинка, трубка, разные отделы). Естественно, эта картина была далека от истинного положения вещей, но она в упрощенном виде позволяла судить об этапах становления гетерогенного в онтогенезе и о возникновении структур как результат последовательного изменения исходного неорганизованного начала. В работах К. Вольфа было много спекулятивных и то и наивного при толковании хода онтогенеза. Тем не менее они способствовали выделению эмбриологии как самостоятельной науки и закладывали учения об онтогенезе.

Знаменательно, что именно в XVIII в. закладываются экспериментальные основы изучения индивидуального развития, роли мужского и женского зачатков, процесса оплодотворения. Так, развитие нового потомства связывали не только со смешением мужской и женской жидкостей (Ж.Л. Бюффон), но и других важных явлений. Ш. Бонне (1720—1793) в «Трактате о насекомых» (1745) описывает примеры партеногенеза как свидетельствование гласенствующей роли яйца — материнского организма в формировании нового организма.

Особенно интенсивно развивались исследования по регенерации стараниями Р. Реомюра (1683—1757) и А. Трамбле (1710—1794). Первый из них ввел даже термин «регенерация». Сенсацию вызвали опыты второго на трех видах гидр (1743), где он достиг успеха не только по регенерации, но и трансплантации (рис. 5). Этими опытами А. Трамбле способствовал и развитию экспериментального метода в биологии и повышению интереса к изучению регенерации разных животных (Ш. Бонне, Л. Спалланцани, Р. Реомюр). Р. Реомюр очень много сделал в изучении насекомых, включая и их поведение, он выступал против идеи преобразования насекомых в ходе эволюции. При этом своим научным авторитетом он тормозил развитие эволюционной идеи.

Ш. Бонне продолжил опыты по регенерации, начатые Л. Спалланцани и А. Трамбле, где достиг положительных результатов по восстановлению целого организма из изолированных отрезков у гидры, различных червей, а также утраченных органов у морских звезд, улиток, раков и саламандры. С учетом способности к регенерации у растений Ш. Бонне делает заключение о регенерации как общебиологическом явлении, имеющем значение для выживания индивидуума. Более того, он усматривает связь между явлением регенерации целого из изолированной части и бесполом размножением — путем деления и почкования. В этой связи верный своим взглядам о роли материнского организма в формировании нового потомства он заключает, что «вся гидра целиком есть, так сказать, яичник, собрание зародышей» (В.В. Лункевич, 1960, т. II, с. 72). В то же время он высоко оценивал роль раздельнополости в мире животных и растений в сочетании признаков обоих родителей и нормализации оплодотворения. Последнее утверждение близко к современным представлениям о роли диплоидности в обезвреживании отрицательных последствий мутации. Ш. Бонне представлял о преформации связывал с идеей целостности организма, указывая на наличие тесной связи между всеми органами тела. Это исключало возможность существования того или иного органа когда-либо в от-



Рис. 5. Схема опытов А. Трамбле с регенерацией и сращиванием гидр (по В.В. Лункевичу, 1960, т. II, с. 148)

дельности (Нидхэм, 1947, с. 246). Ш. Бонне обесмертил свое имя также и введением термина «эволюция» в эмбриологической работе (1792), хотя понимал его в смысле роста и развертывания имеющихся зачатков.

4.5. Характеристика центральных догм о живой природе в XVIII в. и их критика

Значительное накопление материала в различных областях биологии (см. выше) и попытки его обобщения мало повлияли на центральную идею происхождения живой природы, перешедшей из средневековья. В рассматриваемой эпохе господствующей оставалась идея о сотворении живой природы, подкрепленная авторитетными словами К. Линнея о том, что видов столько, сколько «различных форм было создано вначале». Подобный взгляд вытекал из метафизического мышления биологов того периода, которые рассматривали «природу как нечто законченное» (Ф. Энгельс).

Идея о сотворении живой природы получила развитие в трех направлениях: 1) признание неизменности видов — «призрак вечного неизменного вида». Возникающие изменения видов под влиянием условий среды и гибридизации рассматривались как случайные события — разновидности, не меняющие специфику самого вида; 2) признание наличия вложения зародышей («преформизм»). Преформизм имел два течения. Одни признавали наличие вложения в яйце (овисты), другие — в сперматозоиде («анималькулисты»). Но это не меняло постановки вопроса. При всей наивности представления о преформизме свидетельствовали о наличии преформированности онтогенеза; 3) в трактовке явления органической целесообразности как изначального свойства живой природы и результата творения. Немецкий философ Х. Вульф, опираясь на идеи Г. Лейбница о лестнице существ, пытался подвести философскую базу под телеологию, указав, что природа создана, чтобы «доказывать мудрость творца».

Центральная идея биологии XVIII в. об абсолютной неизменности видов оставалась как фундаментальная ее основа, несмотря на попытки ее пересмотра и критики сторонниками «трансформизма». Трансформизм исходил из возможности постепенного развития живой природы от простого к сложному, включая и самозарождение жизни из неорганических веществ. Возникновению трансформизма способствовали как философские взгляды французских материалистов, так и некоторые эмпирические наблюдения естествоиспытателей. Хотя мысль о естественном происхождении нынешних живых

существ в принципе не могла быть научно установлена в XVIII в. из-за ограниченности материала (Ф. Энгельс), тем не менее, знакомство с течением трансформизма представляет познавательный интерес для понимания будущих событий в биологии. Поэтому ниже это показано на примере нескольких его представителей.

Наиболее яркими представителями трансформизма указанного периода являются Ж. Л. Бюффон (1707—1788), К. Ф. Вольф, Э. Дарвин (1731—1802), М. В. Ломоносов (1711—1765), отчасти и П. С. Паллас (1741—1811).

Для развития идеи трансформизма имело значение представление о взаимосвязи предметов в природе и о природе как непрерывном ряде «лестницы». Такие попытки первично восходят к Аристотелю (см. гл. 1—2), однако приняли более углубленный характер в биологии только в XVIII в. (Ш. Бонне и Ж. Робинэ), опираясь на идеи Г. В. Лейбница (1646—1716) о делимости и бесконечности материи. Неделимыми последним считал только монады, которые разделены различными свойствами у растений, животных и человека. Г. Лейбниц учение о монадах развивал для доказательства наличия предустановленной гармонии в природе. Тем не менее он усматривал связь между настоящим и прошлым. Он писал, что настоящее скрывает в своих недрах будущее и всякое данное состояние вытекает из предшествующего. Это положение Г. Лейбниц распространял на изменение лика Земли, связь нынешних животных с ископаемыми, человека с животными, животных с растениями (допускал существование зоофитов).

В соответствии с взглядами преформистов Г. Лейбниц рождение животных рассматривал в смысле увеличения только размеров, имеющихся скрытых зачатков без существенных их преобразований. В итоге он пришел к выводу, что природа не делает скачков, а бесконечный ряд изменений материй не представляет исторический ряд.

Идея Г. Лейбница о взаимосвязи и постепенном ряде изменений предметов и явлений природы получила воплощение в трудах Ш. Бонне в виде «шкалы-бытия» — «лестницы существ». В ней он усматривал постепенный переход от человека к животным, от насекомых к растениям, а затем к минералу и атому. Ш. Бонне полагал, что Земля неоднократно подвергалась катастрофам, в результате которых одни животные вымирали, другие зарождались из зародышей, ранее скрытых в организме и ожидавших наступления того периода, для которых они предназначались. Отсюда существа разных периодов вроде связаны между собой, но независимы друг от друга из-за одновременного возникновения. Здесь Ш. Бонне отсут-

падет от принципа историзма, хотя он допускал и возможность изменения видов путем гибридизации, как и Линней (И.И. Мечников).

Более последовательным сторонником трансформизма был Ж.Л.Бюффон — французский биолог-путешественник и натуралист-соф, который обсуждал вопрос о «происхождении видов в истинно-научном духе» (Ч. Дарвин). В своей многоотомной «Естественной истории» он развивал представления о возникновении планет, Земли и жизни, также совершенствовании последней по мере изменения климата, гибридизации, продолжительности времени и пищи. Близкие виды, указывал Бюффон, по этим причинам возникают друг от друга. Отличие животных Нового и Старого Света, как современных и ископаемых, объяснял различием условий существования. Он допускает не только возможность развития от простого к сложному, но и упрощение организации у существ в измененных условиях среды.

Земля, по его мнению, претерпела последовательные изменения, в разных ее эпохах и периодах появляются одни и исчезают другие существа. Человек же — продукт последнего периода ее развития и возникает постепенно. Его концепция о живой природе включает и вопрос о возникновении жизни. При этом органические молекулы живых организмов Бюффон противопоставляет молекулам неорганическим. В этом видит специфику жизни, органические молекулы считает вечными и только переходящими одних в другие. В этом проявляется своеобразная форма преформизма Бюффона, против которого сам же часто выступал о связи с обсуждением вопросов, касающихся происхождения видов и учения о «конечных целях». Так, он замечает, что природа очень далека от того, чтобы в построении живых существ подчиняться каким-либо конечным причинам. В доказательство приводит примеры существования форм с бесполезными и малозначимыми органами. Из-за смелых высказываний об эволюции Ж. Бюффон был подвергнут гонениям. Поэтому ему в 1751 г. пришлось публично в Сорбонне отречься от своих взглядов, как «противоречащих рассказу Моисея».

Взгляды К.Ф. Вольфа об эмбриональном развитии изложены в § 4.4. Здесь остановимся на его критике преформизма в книге «Теория зарождения» (1759). В противовес преформизму он обосновал идеи эпигенеза, находя общие черты зародышевого развития животных и растений, выступая против роли материальной создательной силы в развитии зародыша. В своем усердии о развитии организма из гомогенной и бесструктурной массы он дошел до крайностей отрицания терминов «эволюция» и «развитие» (как преформистских), а также роли организационных начал развития, т.е. внутренних факторов индивидуального развития. В этом смысле, бес-

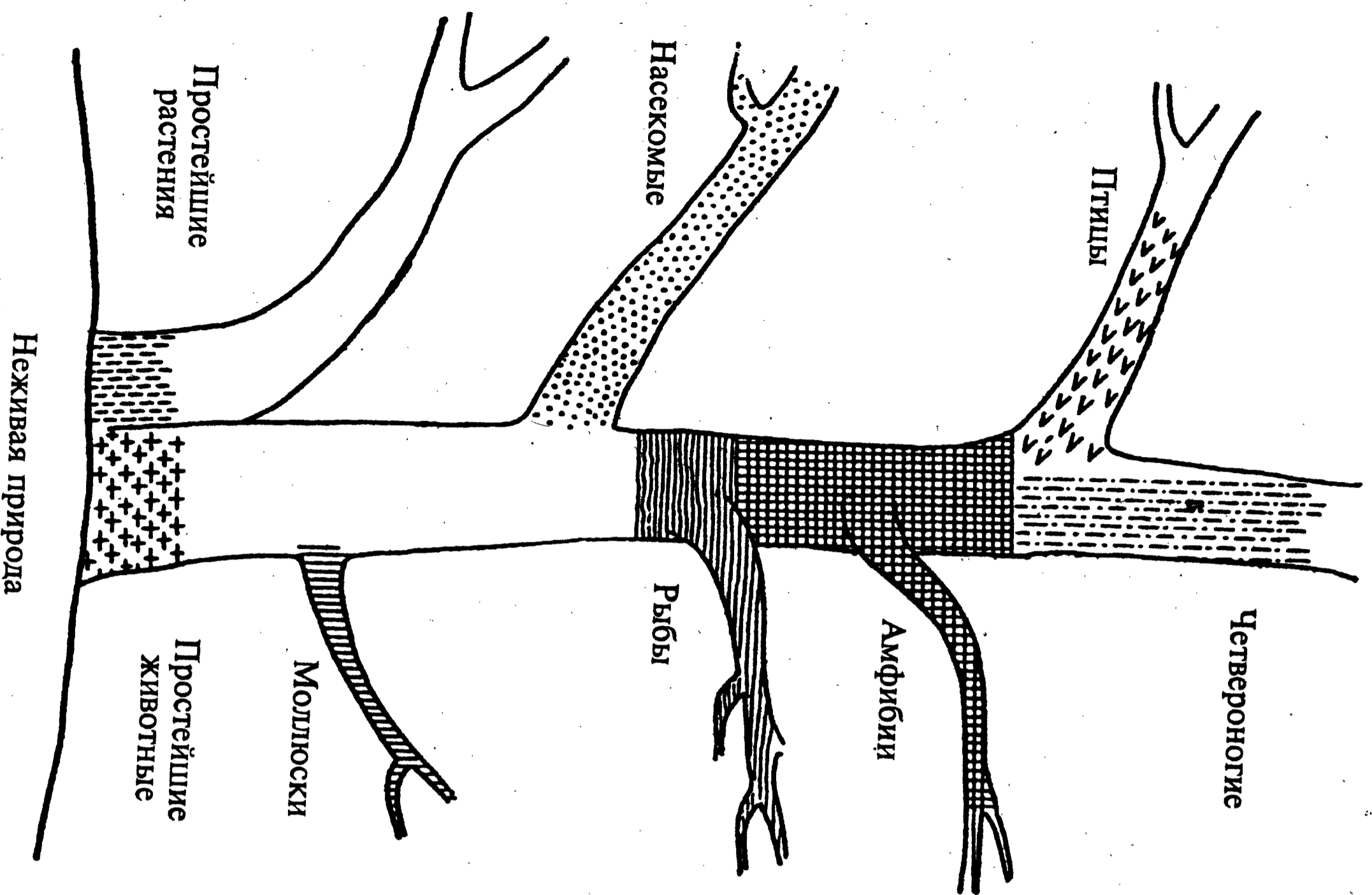
спорно, ближе к истине был преформизм. Но последний эту идею использовал для доказательства «призрака неизменяемости видов». Поэтому несмотря на наивность представлений об эпигенезе, его в целом следует признать положительным в противостоянии догме неизменяемости видов, как первую и серьезную попытку ее опровержения. Во взглядах К. Вольфа ценна и попытка установления связи между возникновением структур в эмбриогенезе и изменчивостью видов. В этом смысле его идеи задолго опередили представления об онтогенезе как предпосылке филогенеза.

Э. Дарвин, дед Ч. Дарвина, в поэме «Храм природы» изложил свои взгляды на живую природу. В 1-й главе, названной «Происхождение жизни», он говорит о постепенном освобождении суши из воды и зарождении жизни в теплых морях, о постепенном ее улождении и развитии. В этом он придает большое значение борьбе за существование. Примеры ее проявления Э. Дарвин описывает так: «Орел, стремясь из-под небес, стрелою грозит голубке слабой смертью злою; деревья, травы — вверх растут задорно, за свет, за воздух борются упорно». Борьба за жизнь признается железным законом природы, так как только через борьбу и смерть утверждается жизнь. Массовая гибель в борьбе, считает он, компенсируется возрастанием плодovitости особей. Совершенствование же домашних форм видит в стремлении человека выбрать самых совершенных родителей обоех полов для получения нового потомства (т.е. в проведении искусственного отбора). К шедеврам природы он относит половое размножение, особенно перекрестное оплодотворение, ведащее к обеспечению «смешения несродного». Значение рогов выдлит в успехе борьбы за обладание самками («Войне зверей Амур кладет границу»), заботу о потомстве относит к высшей форме ведения животных. Э. Дарвин выступает против попыток сравнения организмов с машинами (Ж. Ламеттри), считая их упрощением. При этом он наиболее специфической чертой живого считает размышление. Эта способность также усложняется в ходе развития жизни. Однако эти высказывания Э. Дарвина не могли существенно повлиять на понимание механизма эволюции.

В историческом плане представляют интерес высказывания М.В. Ломоносова и П.С. Палласа. В связи с участием М.В. Ломоносова в развитии горнорудного дела он касается вопросов геологии и ископаемых животных. Гибель ископаемых животных он связывает с действием не катастроф, а обычных природных сил. Последовательность отложений ископаемых в слоях Земли связывает с последовательностью их появления. Эти идеи получили отражение в работе «О земных слоях», где находим такие слова: «напрасно многие

думают, что все как видим с начала создано». Историческое развитие он допускал и в почвообразовании, считая почву продуктом «сотниения животных и растущих тел со временем».

Другой член Петербургской академии П.С. Паллас путешествовал по Сибири, автор трехтомной «Зоогеографии Азиатской России» и двухтомной «Флоры России», также усматривал генетиче-



Р и с. 6. Изображение П.С. Палласом отношений между систематическими группами животных (из В.А. Алексеева, 1964, с. 114)

скую связь ныне живущих организмов и ископаемых. Он впервые предложил изобразить генетическую связь между организмами в виде разветвленного дерева (рис. 6). В этом смысле он выступал против «лестницы существ» Ш. Бонне. В ранней своей деятельности П. Паллас стоял на позициях эволюции живой природы. Так, допускал, что через длинный ряд поколений от родоначального вида могут возникнуть сходные родственные виды. Причины изменения усматривал в скрещиваниях, одомашнивании и климате. Инициатором его высказывания о том, что одомашнивание может стать причиной преодоления нескрещиваемости естественных видов. Одомашнивание, подчеркивает П. Паллас, приводит к резким изменениям, что затрудняет даже возможность «распознавать дикий их корень». Впоследствии же в работе «Мемуары об изменении животных» (1780) Паллас резко изменил свои взгляды, стал противником идеи эволюции. Тем не менее эту работу Ч. Дарвин высоко оценивал и неоднократно на нее делал ссылки.

Итак, XVIII в. обогатил биологию не только новым фактическим материалом в разных направлениях, но и идеями. Резкой критике подверглась основная догма биологии — идея неизменяемости и абсолютного постоянства видов. Несмотря на ее критику, она еще до середины XIX в. господствовала в науке. Многие вопросы, поставленные в XVIII в., стали предметом специального изучения в первой половине XIX в., на их основе возникают новые направления науки. Достижения биологии XVIII в. поэтому следует рассматривать как предпосылку дальнейших ее успехов.

Формирование биологии как комплексной науки и ее успехи в первой половине XIX в.

Углубление промышленной революции, начавшейся в XVIII в., оказало заметное влияние на социально-мировоззренческое состояние ряда стран Европы, что привело к повышению не только эффективности производства, но и обострению противоречий в обществе. Возраставшие доли наемного труда и его эксплуатация в промышленности, а также формирование крупных аграрных хозяйств за счет разорения мелких землевладельцев имели глубокие последствия для роста народных волнений. В первой половине XIX в., предвестником которых выступает французская буржуазная революция в 1789 г.

В обществе ощущалось стремление достичь свободы и равенства. Теперь мыслители и философы, выступавшие ранее как идеологи класса буржуазии в период борьбы с феодальными отношениями, стремились все подвергнуть сомнению и найти рациональный выход из сложившейся конфликтной ситуации. В его поисках как раз формируются несколько идейных течений, оказавших влияние на социальное и духовное развитие начала XIX в. и способствовавших переосмыслению идеалов буржуазного общества. Наблюдается усиление просветительской деятельности и материалистического взгляда на ход развития общества, а также критики ограниченности механицизма в понимании явлений природы. При этом на первый план выдвигаются учения французских утопистов и ряда философских школ в Германии. Это привело к заметным изменениям в разных разделах естествознания, касающихся истории возникновения и развития Земли, Солнечной системы, принципа сохранения и преобразования энергии, физических и химических свойств атомов и молекул, электрических явлений и т.д.

Все это не могло не отразиться на изучении физико-химической и структурной организации живых существ, их прошлого и настоящего. Ж.Б. Ламарк и Л.Х. Тревиранус независимо друг от друга в начале XIX в. предлагают термин «биология» для обозначения комплекса дисциплин, изучающих живую природу. Не только благодаря введению этого термина, но и формированию новых направлений изучения живой природы создается база для выделения биологии как самостоятельного и комплексного раздела естествознания. К тому же начало XIX в. следует признать эрой поворотом исследований живой природы на качественно новый уровень, завершившийся принципиальными обобщениями в разных областях биологии.

5.1. Достижения в области сравнительной морфологии и анатомии животных и растений

Морфология и анатомия — древние области изучения живой природы. Каждая эпоха вносила в эти разделы свой вклад (гл. 1, 3). Исключением для их развития не стала и первая половина XIX в., обогатившая науку новыми данными о строении животных и растений, общих закономерностей их организации. Тон этому задавали зоологи, особенно французы Ж. Кювье (1769—1832), Ж.Э. Сент-Илер (1772—1844), стоявшие на противоположных позициях в объяснении происхождения и организации животных. Достижения же в области ботаники оставались более чем скромными, однако и они оказались впечатляющими по сравнению с достижениями предыдущих эпох (И. Гёте).

Достижения же в указанных областях оказали влияние не только на познание общих особенностей организации животных и растений, но и углубление их классификации.

Интересы Ж. Кювье были связаны со сравнительной анатомией, систематикой и палеонтологией животных. В сравнительной анатомии он выполнил исследования, углубляющие принцип корреляций органов животных. Совершенно правильно описывая целостность организации как результат взаимодействия структур (органов) друг с другом и ее зависимость от условий и образа жизни животных, истолковывал эти явления Ж. Кювье в типичном для своего времени духе как проявление в природе установленных «конечных целей». Для подтверждения своих мыслей он сравнивал особенности строения пищеварительной системы, челюстей и конечностей у хищных и травоядных животных. Принцип корреляции Ж. Кювье распространял и на взаимоотношения между разными группами

животных (насекомые и птицы, травяно- и плетоядные). Зависимость строения органа от выполненной функции истолковывал Кювье в духе Аристотеля. Многого достиг Кювье также в описании костей ископаемых. При этом он заявлял, что «дайте мне одну кость и я восстановлю животное и определю его место в системе». В то же время Ж. Кювье не усматривал генетическую связь между ископаемыми и ныне живущими формами как результат их эволюционного развития. Его работы по ископаемым способствовали выделению палеонтологии как науки.

Ж. Кювье была чужда сама идея об эволюции живой природы. Он отмечает, что нет никаких доказательств того, что все различные «отличающиеся ныне одни организованные существа от других, могли быть созданы обстоятельством», так как все известные формы стойко сохраняются с самого начала вещей, не выходя за свои границы. Разновидности — суть случайных подразделений вида. В другой работе (1937) обращает внимание на то, что нет оснований рассматривать ископаемых палеотерий, мастодонтов, ихтиозавров и т.д., как родоначальников каких-нибудь современных животных, ставших отличными от них под влиянием времени и климата. Ж. Кювье считает, что изначально созданы и неизменно существуют четыре плана строения животных по организации нервной системы: позвоночные, моллюски, членистые, лучистые.

Ж. Кювье как натуралист не мог не заметить удивительную приспособленность животных к условиям существования. Для ее объяснения он выдвинул два принципа: условия существования и конечные причины. Суть их сводится к утверждению, что творец всех существ якобы исходил из необходимости «дать каждому из своих творений... средства для поддержания существования». Отсюда ни одна из частей животного не может изменить своих форм без изменения в других частях. Ж. Кювье считал невозможным достижение существенных изменений у домашних и диких животных под действием среды. Изменчивость же чаще всего касается таких маловажных признаков, как окраска, густота шерсти и размеры.

Постепенную смену ископаемых в слоях Земли, все большее их сходство с современными формами по мере приближения к верхним ее горизонтам Ж. Кювье не связывал с эволюцией, возникновением вторых из первых. Для обеспечения этого явления он выдвинул «теорию катастроф». Стихийные силы (землетрясение, наводнение, засуха и т.д.) якобы приводили к полному уничтожению прежних форм. Несмотря на подобные утверждения, следует помнить, что Ж. Кювье, хотя и был сторонником креационизма, его материал широко использовал Ч. Дарвин при обосновании взгляда об изме-

няемости видов. В этой связи оправдано мнение, что антиэволюционист Ж. Кювье внес не меньший вклад в торжество дарвинизма, чем Ж.Б. Ламарк (Н.Н. Воронцов, 1999, с. 210).

Идею эволюции органического мира, напротив, отстаивал его современник, зоолог Э.Ж. Сент-Илер, который, кстати, в свое время радушно пригласил Ж. Кювье в Париж на работу. Основная работа Ж. Сент-Илера двухтомная «Философия анатомии» (1818—1822), где он изложил свою концепцию о единстве плана организации животных, получила отражение и в «теории аналогов». Эта концепция выглядит так: природа создала все существа по одному плану, одиakovому в принципе, но бесконечно варьирующему в деталях. В качестве подтверждения он ссылался на сохранение гомологических органов у разных животных, независимо от их формы и функций. Так, например, рука человека, передние конечности копытных, крыло птиц — гомологичны, их сходства повторяются даже в отдельных частях — мышцах, сосудах и т.д. Это же было продемонстрировано при сравнении строения черепов различных позвоночных на ранних и поздних стадиях развития. Он допускал и возможность внесения изменений в общий план строения под влиянием условий, чтобы сделать органы «способными к новым функциям». В теории аналогов Ж. Сент-Илер выдвинул принципы коннексии и уравнивания. Первый из них гласит о взаимосвязи гомологических частей, одинаковом их расположении друг к другу — органы будут скорее изменен, атрофирован, уничтожен, нежели перемещен (Ж. Сент-Илер). Второй принцип уравнивания органов предстает углубление идеи Аристотеля — полное развитие одного органа возможно только за счет недоразвития другого, сложного органа. Это способствует сбалансированному развитию организма и ведет к рудиментации некоторых органов, находящихся в общей системе.

Ж. Сент-Илер, увлекшись идеей о единстве плана строения животных, допускал, что беспозвоночные (раки и насекомые, в частности) те же позвоночные, только в перевернутом виде. Имеющиеся отклонения в их строении склонен был объяснить действием внешних условий. Пример метаморфоза лягушек он рассматривал в плане перехода одного морфологического типа животных в другой под влиянием измененных условий. В этих же целях он привлекал и палеонтологический материал. В противовес Ж. Кювье ныне живущих животных Ж. Сент-Илер рассматривал как непосредственных потомков вымерших форм, как результат непрерывного изменения последних в ряду поколений. Под влиянием внешних обстоятельств в процессе естественного развития в общий план могут

быть внесены изменения, иногда резкие, приводящие к уродствам или рудиментации. Изменения во внешней среде становятся причиной и трансформации видов. Часто в основе таких трансформаций лежат процессы зародышевого развития, связанные с внезапными отклонениями. Ч. Дарвин высоко оценивал стремление Ж. Сент-Илера усматривать в условиях существования главную причину изменения животных. В заслугу ему следует поставить и критику принципа «конечных причин», говоря об отсутствии в природе примеров животных, заранее предназначенных для выполнения различных целей.

Оба исследователя стояли на противоположных позициях и, в конце концов, столкнулись в открытой дискуссии во французской академии при обсуждении доклада о сходстве строения позвоночных и каракатицы. Дискуссия продолжалась с февраля до июня 1830 г., где столкнулись два противоположных мировоззрения на развитие живой природы. О дискуссии писалось в широкой печати. Ж. Кювье на официальном приеме в министерстве на вопрос «что было сегодня на заседании Парижской академии», — торжественно заявил: «Нам рассказывали пустяки и притом вовсе незамысловатые!» В принципе Ж. Кювье, отрицая развитие живой природы, оказался далек от истины, хотя формальная победа оказалась на его стороне. Попытки широкого обобщения закономерностей организации животных были слабым местом и в воззрениях Ж. Сент-Илера.

Значителен вклад в развитие сравнительной анатомии и морфологии И.В. Гёте (1749—1832), идеи которого получили широкое признание (И.М. Канаев, 1970). Наибольший интерес представляют его учение о морфологическом типе (1795, 1796) и обоснование им необходимости выделения морфологии как самостоятельной биологической дисциплины. Он предложил не только само название «морфологии», но дал его определение как науки об «образовании и преобразовании органических существ, становлении формы и функции организма». Морфологический тип сохраняется постоянно как основа организации даже при бесконечных метаморфозах, что видно на примере костей черепа разных млекопитающих (И.В. Гёте). Так, одна и та же кость в черепах разных млекопитающих сохраняется, несмотря на ее видоизменения. Кости меняют свой облик, оставаясь самими собой, как мифический «Прометей» — божество греков. Отсюда морфологический тип И.В. Гёте рассматривал как динамический элемент в противоположность статической оценке плана строения Ж.С.-Илером. Несколькими интерпретациями проблемы типа дается в трудах К.М. Бэра.

И.В. Гёте подчеркивал возможность постепенного новообразования форм в природе: «того, что есть, никогда не было, то, что было, никогда не вернется: все ново и в то же время старо». Он развивает трансформистские взгляды не только в отношении отдельных видов, но и органов. Так, он замечает, что «ни одна часть ничего не может приобрести без того, что другая взамен того не потеряла, и наоборот». Велика заслуга И. Гёте в обосновании учения о метаморфозе растений. В нем все органы растений (в том числе и цветков) рассматриваются как результаты превращения филлома (листа). Исключения допускал только в отношении корня. И.В. Гёте различал три формы метаморфоза: прогрессивный (последовательный ряд превращений листа), регрессивный (возврат к предыдущим этапам; листопадобные выросты чашелистиков), случайный (развитие галлов). Представления о «сродстве» у И.В. Гёте оказались менее определенными. Тем не менее его учение о метаморфозе растений сыграло положительную роль в дальнейшей конкретизации этого понятия в систематике. Он никогда не высказывался прямо об эволюции органического мира, хотя и встречаются антигетерогенные мысли по оценке образа жизни животных: форма определяет образ жизни животного, а последний оказывает «могучее действие на все формы». И. Гёте не допускал пропасти между живым и мертвым. По его мнению, форма как внутреннее ядро различно складывается при разных условиях, что приводит к возникновению ее целесообразности. Он также отрицал предопределенность и изначальность существования всех растений (В. Дихтенштадт), меняющихся под влиянием климата и почвы. Поэтому у растений один и тот же орган может существовать в различных формах; все растения — потомки превращения первоначала, существовавшего давно.

Несмотря на различия в подходах к оценке плана строения животных, исследования в области анатомии и морфологии имели значение для развития учения о параллелизме онтогенетических стадий, сходства зародышей животных, находящихся на разных уровнях филогенетического древа и теории типов.

5.2. Успехи в области систематики, экологии и палеонтологии животных и растений

В систематике благодаря трудам К. Линнея был введен порядок в смысле классификации животных и растений. Новыми сборами значительно расширились не только списки видов растений и животных (более 4 раз), но был поставлен под сомнение основной принцип, на чем базировалась систематика К. Линнея: постоянство и независимое происхождение видов.

Грудами зоологов (Ж.Б. Ламарк, Э.Ж. Сент-Илер, Ж. Кювье, К. Бэр) была углублена классификация животных выделением новых классов и уточнением положений отдельных их групп (оболочников, кистеперых рыб, сумчатых, плацентарных, приматов), ступеней последовательного генетического усложнения. Наиболее значительным следует признать попытки установления филогенетических связей между животными как результират их постепенной эволюции. Именно в указанный период закладываются основы учения о типах трудами Ж. Кювье и К. Бэра, независимо друг от друга и разными подходами (хотя название «тип» был введен позже). Ж. Кювье при делении животных опирался на сравнительно-анатомический подход (§ 5.1.), тогда как К. Бэр исходил из комплекса признаков (среди них предпочтение все же отдавал строению нервной системы). И такое деление животных на группы не всегда было представлено по восходящей линии. Например, разные семейства в пределах типа в системе К. Бэра отличались по степени приближения к типичной форме. В последующем на основе изучения эмбрионального развития он выделяет четыре типа животных: периферический, удлиненный (членистый), массивный (или моллюски) и позвоночный. При этом учитывался особый тип развития и допускались возможности перехода между ними (в отличие от Ж. Кювье).

Увлечение систематикой животных наблюдается и со стороны натуралистов (Л. Окен, Э.И. Эйхвальд), отдавая предпочтение разным школам зоологов и вольности при делении животных. Однако отмечены и серьезные достижения в развитии систематики животных. Так, А. Келликер всех животных делит на две группы по темпам формирования тела (линейное и поперечное, симметричное и несимметричное развитие тела). В самостоятельные виды были выделены простейшие, а раки, пауки и насекомые объединены в тип «членистоногие» (К. Зибольд), губки с кишечнополостными (Р. Лейкорт), позвоночные разделены на низшие и высшие группы (А. Милн-Эдвардс). Общим итогом развития систематики животных в указанный период следует признать четкое деление животных на типы, особенно позвоночных, червей и членистых, простейших и иглокожих. Все это имело значение для последующей конкретизации филогенетических связей в животном мире.

В области систематики растений наибольшее внимание в первой половине XIX в. заслуживают исследования О.П. Декандола, на которые ссылался и Ч. Дарвин. Его система была основана на учете анатомо-морфологических показателей, классификация покрытосеменных началась с двудольных, а именно с многолепестковых. Все покрытосеменные были представлены монофилетически от

многоплодниковых. В последующем отечественный ботаник П.Ф. Горянинов (1796—1865), опираясь на систему А. Жюссё, разделил растения на споровые, ложносеменные (голосеменные), однодольные и двудольные. Впервые голосеменные он выделил из покрытосеменных. Несмотря на подобные усилия в систематике растений не получило еще развитие филогенетическое направление. Тем не менее несомненное значение имело уточнение родственных связей между отдельными классами растений.

Б.М. Козо-Полянский (1946) отмечает роль П.Ф. Горянинова в обосновании клеточной теории, принципа эволюции органического мира и формулировке филогенетических законов (спиральность и постепенное усложнение организации, неравномерность, суммативность результиратов и др.), а также идеи о возможности происхождения циклоид от папоротников, хвойных от плаунов. В связи с этим Б.М. Козо-Полянский относит П.Ф. Горянинова к основоположникам филогении растений. Хотя эта оценка не получила широкого признания в научных кругах, все же роль П.Ф. Горянинова в тот период в развитии отечественной ботаники и пропаганде ее достижений должна быть признана значительной.

Расширяются сведения о географии и экологии растений и животных как логическое продолжение интереса к изучению природы. Экологические тенденции были характерны и исследователям XVII—XVIII вв. Однако в первой половине XIX в. наблюдается переход от наблюдений к экологическому мышлению, чем способствовали исследования А. Гумбольдта (1769—1859) по зональному и вертикальному распространению растений. Выделив более 17 типов растительных формаций, он продемонстрировал роль климата в опделении физиономического типа растений. Экологическое направление в ботанике получило дальнейшее развитие в трудах отечественных ботаников Ф.И. Рупрехта (1814—1878) — при изучении тундры в связи с почвенными условиями, И.Г. Борщова (1833—1878) — флоры Арало-Каспийского края, а также немецкого ботаника К. Котта (1763—1844) — лесной растительности. Швейцарский ботаник И. Турман (1848) предложил различать понятия «флора» и «растительность» и выделить их как самостоятельные направленные исследования, что способствовало выделению геоботаники как науки.

На развитие экологии животных заметное влияние оказали исследования П.С. Палласа (гл. 4, 5). Хотя экология как самостоятельная наука еще не выделилась и сам термин был введен позже Э. Геккелем, в первой половине XIX в. появляются существенные публикации, посвященные изучению популяций животных (А. Кет-

ла, П. Верхолет, Г. Спенсер), их плодovitости и распределению особей, включая и человека. Русские ученые обогатили экологические сведения по животным горного Кавказа (Э. Менетрие), степей (А.Ф. Миддендорф, А.Д. Нордман, Э.А. Эверсман), обращая особое внимание на географическую изменчивость комплекса признаков.

Велика роль в развитии экологического направления основоположника отечественной школы экологов проф. МГУ К.Ф. Рулье (1814—1858), который за короткую жизнь успел сделать много. В развитие своих представлений об эволюции органического мира он обратил внимание на изучение связи животных с окружающей средой, т.е. «общению животных с внешним для них миром». Это положение он возвел в ранг «принципа (закона) общения животного с окружающей природой», как имеющее «общее мировое значение». При этом учитывалась роль не только климатических факторов, но взаимодействие организмов между собой. Такое общение ведет к возникновению изменений у животных, т.е. к приспособлению — «закон подвижности жизненных элементов». К.Ф. Рулье описывал периодические явления (сучочные, сезонные и годовые) у животных с точки зрения их значения для выживания. Значительное место в его творчестве занимали вопросы классификации факторов среды, изучения особенностей жизни отдельных особей, групп и сообществ, адаптации домашних животных (изменчивость и поведение). При изучении животных он признавал наблюдения в природе дополнить экспериментами.

В додарвиновской биологии К.Ф. Рулье, пожалуй, наиболее близко подошел к пониманию эволюционного процесса, тесно увязывая его с геологическими событиями на поверхности Земли. При этом считал, что эволюция идет не только по пути повышения организации, но в большей мере формированию многообразия. Источники эволюции видел в изменениях внешних условий. Для развития животных считал необходимым обоюдное участие двоякого рода элементов, принадлежавших животному, и элементов для него внешних («закон двойственных жизненных элементов»). Для доказательства факта эволюции привел примеры изменчивости животных в природе, разнообразия пород как результат деятельности человека, перестройки органов под влиянием функции, миграции и сезонных явлений и т.д. Во всех случаях эволюцию представлял как процесс «прибавления нового», исторический и поступательный, изображал в виде «древа» с боковыми и прогрессирующими ветвями, где сходство между ветвями считал результатом общего происхождения животных. В общем плане интересны его выступления против принципа «конечных причин» и «изначальной целесообразности» в

живой природе. Эти принципы «лишены прочного основания» и не подтверждаются фактами (К. Рулье). Исследования К.Ф. Рулье касались не только зоологии, палеонтологии и геологии Подмосковья, но широкого круга вопросов биологии. А.И. Герцен высоко оценил значение «публичных чтений проф. К.Ф. Рулье» для просвещения широких масс. При всем этом мы не должны забывать и о том, что он не подошел к пониманию механизма эволюции, хотя был ее ярким пропагандистом.

Идеи К.Ф. Рулье в последующем получили развитие в трудах Н.А. Северцова (1827—1885), зоогеографа и путешественника. Его труд «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) содержит экологический анализ богатого животного мира русской лесостепи по комплексу признаков. Особенности животных в ней рассматриваются во взаимодействии с разнообразными физическими факторами среды, растениями и условиями предшествующих поколений, так как «каждое явление зависит от предыдущих и обуславливает последующие». Заслуга Н.А. Северцова состоит и в обосновании принципа (или метода) необходимости длительного стационарного изучения животных в сообществах во взаимодействии с комплексом биотических и абиотических условий их обитания.

На рубеже XVIII—XIX вв. благодаря трудам Ж. Кювье выделяется палеонтология как самостоятельная наука о вымерших животных. Как раз с его сообщения (1796) по описанию черепа, зубов и других костей мамонта начинается история палеонтологии. В последующем им было описано 90 видов и 60 родов ископаемых животных. Специальные исследования посвящаются ископаемым рыбам (Л. Агассис), беспозвоночным (Ж.Б. Ламарк, А. д'Орбинье), моллюскам (Дж. Брокки, Г. Гольфус), а также растениям (А. Броньяр, К. Штермберг). О размахе палеонтологических исследований свидетельствует тот факт, что только по беспозвоночным к середине XIX в. было описано более 18 000 видов.

Особенно широкое развитие палеонтология получила после выработки подхода к оценке стратиграфической летописи, что привело к классификации хронологии слоев по остаткам окаменелостей беспозвоночных. После этого упорядочилась и оценка хронологической последовательности ископаемых растений и позвоночных. Несмотря на бесспорные факты о постепенной смене форм жизни в истории Земли, вывод об их эволюции еще не получил пространных оснований в биологии. Господствующей оставалась идея изменения жизни катастрофами и последующего ее сотворения. Так, французский палеонтолог Д.Орбинье для описания 27 геологических ярусов

Земли допускал 27 самостоятельных творческих актов. Геологию от теории катастроф удалось освободить английскому ученому Ч. Дай-елю (1797—1875), который в книге «Основы геологии» обосновал принцип актуализма: прошлое Земли можно объяснить, опираясь на ныне действующие на ее поверхности факторы. Следовательно, и прошлое Земли должно быть изучено на основе настоящего, не прибегая к гипотезе катастроф. Это обобщение имело большое значение для обоснования эволюционного учения Ч. Дарвина.

5.3. Исследование онтогенеза и эмбрионального развития животных и растений

Развитие животных и растений в течение индивидуальной жизни (онтогенез) привлекало внимание с древнейших времен при обсуждении вопросов, касающихся наследственности, старения, смерти, влияния внешних условий и т.д. Так, для своего времени и наблюдений Аристотеля над метаморфозом животных, а Феофраста над долговечностью растений как раз свидетельствуют об интересе к изучению онтогенеза (гл. 1). Не были обойдены вниманием, в частности, и начальные этапы развития животных и растений — эмбриональный период. В то же время многие вопросы эмбрионального развития оставались еще тайной долгое время. Поэтому заслуживают внимания работы, выполненные в первой половине XIX в. Х.И. Пандером (1794—1865) и К.М. Бэрром (1792—1876).

Первый из них изучал «превращения насиженного яйца в течение первых пяти дней» (1817), погружая желток в воду для отделения blastодермы от желтка и желточной оболочке. Это дало возможность последовательно описать под микроскопом начальные стадии обособления наружного (серозный), внутреннего (слизистый) и среднего (богатый сосудами) слоев в яйце. Эти слои-blastодермы становятся родоначальниками всех последующих морфогенетических процессов. Серозный слой дает начало стенке тела и амниону, средний — кишечному каналу, появление складок на blastодерме служит началом формирования уже цыпленка. Для К.М. Бэра, лично знавшего Х. Пандера и его работы, оставалось много неясного в его выводах и описаниях.

Обратившись к тому же вопросу, К.М. Бэр собрал большой сравнительный материал, который был подытожен в книге «История развития животных. Наблюдения и размышления» (1828, 1837), принесшей ему мировую известность. Одной из величайших заслуг его остается описание яйца как округлого тела, прикрепленного к стенке фолликулы яичника млекопитающих (собака, корова, сви-

нья, овца, кролик и человек). Как он отмечает в «Автобиографии», первоначально свои наблюдения принял за галлюцинации. Поэтому многократно проверял их достоверность сам и с помощью других. Принципиальными и привлекательными сторонами работ К.М. Бэра были не только детальное описание этапов эмбриогенеза цыпленка, но и обобщения их в плане познания закономерностей развития и строения животных. Он подтвердил открытия Х. Пандера о возникновении 3-х зародышевых листков, далее проследил образование продольных и спинных валиков, нервной системы, зачатков скелета, мышц, хорды, всех систем и органов. Замечательно оказалась наиболее ранней стадией в развитии зародыша, характерной для всех позвоночных, как и постепенное становление гетерогенного. В становлении гетерогенного различал этапы: дифференцирование (формирование зародышевых слоев), гистогенез (образование структур из зародышевых листков), морфологическое обособление (формирование отдельных органов).

Для животных К. Бэр выделяет четыре типа или плана эмбрионального развития, отличающиеся друг от друга по комплексу признаков, в принципе лишь «первоначально сходные в своих существенных чертах» (1950, ч. 1, с. 342): периферический и лучистый (морские звезды, медузы), удлиненный (насекомые, черви), массивный (моллюски и коловратки) и позвоночные. Он рассматривал их как самостоятельные, не переходящие один в другой.

Предложил также разграничить признаки типа по уровню гетерогенности частей и с учетом топографии их расположения у эмбрионов. Он четко различал тип и степень развития. При этом варианты одного типа развития могут отличаться по степени развития, как одна и та же степень развития может проявляться в различных типах. Он отмечал, что «изменения, возникшие под влиянием внешних условий, ни в малейшей степени не меняют общего типа потомства».

На основе сравнения развития зародышей разных животных К. Бэр сформулировал четыре закона: в каждой большой группе общее образуется раньше специального, специальное постепенно формируется из общего, эмбрионы одной животной формы не проходят через взрослые этапы других форм, а сходство форм проявляется только в самых эмбрионах. К. Бэр как типичный представитель идеалистической морфологии считал, что развитие плода регулируется сущностью (или идеей), отрицал при этом новобразование, отдавая предпочтение только преобразованиям. Он утверждал, что «зародыш позвоночного является с самого начала позвоночным животным».

Представления о зародышневом развитии животных впоследствии были углублены описанием картины дробления яйца лягушки (М.Рускони, К. Бэр, К. Бергман, А. Келликер и др.), моллюсков (С. Ловен, М. Сарс и др.), пиявки (А. Грубе), также изменений в самом ядре яйцеклетки (Я. Пуркинье, К. Бэр) при формировании сперматозоидов и событий, последующих после оплодотворения (М. Бэри, Р. Вагнер, Ф. Дюжарден, М. Пельтье, К. Лаллеман, Ф. Пуже и др.) на примере различных видов животных.

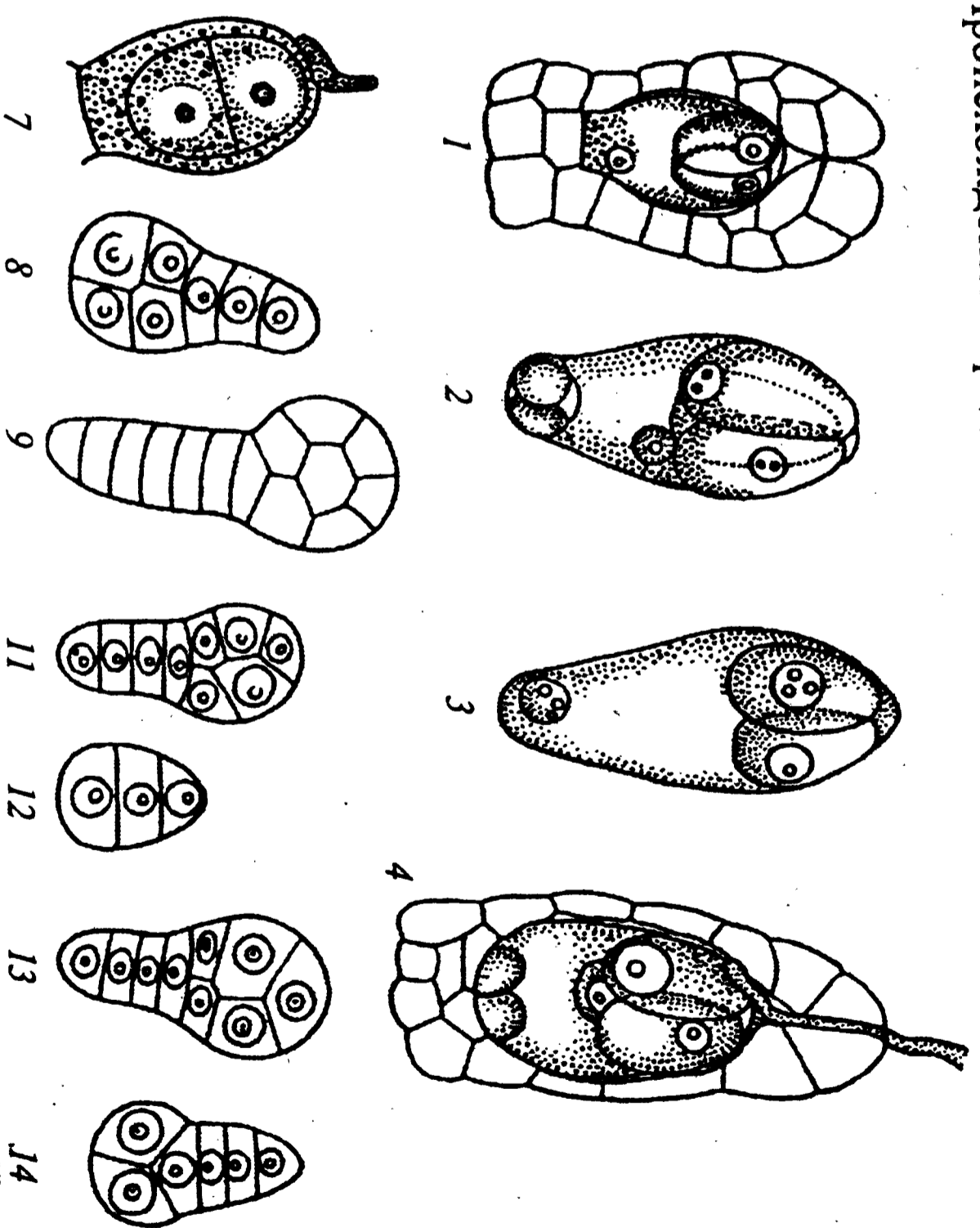
Заметные успехи в указанный период достигнуты и в изучении развития генеративных органов, оплодотворения и строения зародыша у растений, что имело значение для зарождения эмбриологии растений как самостоятельной науки. Хотя вопросы пола и оплодотворения привлекали внимание давно (гл. 4), они все еще остались не только спорными в начале XIX в., но даже оспаривали само существование пола у растений (Ф. Шелльвер, А. Геншель, С. Эндлихер и др.).

Вопрос о существовании пола у растений получил положительный ответ в трудах К. Гертнера (1844, 1849). В то же время предостало еще доказать наличие оплодотворения у растений микроскопическими наблюдениями. Начало было положено итальянским оптиком-математиком Дж.Б. Амиччи (1823), который при проверке качества своего микроскопа случайно обнаружил у портулака внедрение в рыльце трубки от пыльцевого зерна. Несколько позже А. Броньяр такое явление описал и на цветках других растений и пришел к выводу, что образование пыльцевых трубок типично для цветковых. Последующие же изменения пыльцевой трубки были прослежены Р. Броуном (1773—1858) при изучении строения семязачек орхидных, который умозрительно высказал предположение о вхождении пыльцевой трубки в семязачку через микропиле, что впоследствии и было подтверждено Дж. Амиччи.

Оставался спорным и вопрос о формировании зародыша семени. Вначале предполагали, что он возникает из кончика пыльцевой трубки (И. Горкель, М. Шлейден). При этом М. Шлейден зародышневому мешку отводил второстепенную роль — только в питании зародыша — и отрицал вообще роль оплодотворения. Более того, он, вопреки известным достижениям раннего периода, тычинки рассматривал как женский орган в цветке, пестик — мужской. Его научный авторитет в ботанических кругах способствовал принятию не только подобной искаженной концепции (Г. Шахт, А. Бидлер и др.), но даже отрицанию факта существования пола у растений (Г. Валентин).

Представления об образовании зародыша из кончика пыльцевой трубки («поллинисты») были восприняты как «сигнал к бою» (А.Н. Бекетов) другими ботаниками (Т. Гартиг, В. Гофмейстер, К. Моль, Л.С. Ценковский и др.), взявшимися за доказательство наличия пола (Н.И. Железнов) и оплодотворения у растений (К.В. Манойленко, 1972). Эти усилия закончились описанием яйцеклетки у растений и факта внедрения в нее оплодотворяющего начала из пыльцевой трубки (Т. Гартиг, 1838). Оказалось, что в зародышневом мешке ближе к микропиле задолго до проникновения имеются две маленькие клетки, из которых после оплодотворения лишь одна развивается в зародыше (Дж. Амиччи, Г. Моль).

Последствия было описано строение эскизы пыльцевого зерна (Ф. Мейен) и наличие в нем генеративного и вегетативного ядра (К. Негели), картины развития пыльцы из материнской клетки с образованием тетрады (К. Негели, Н.И. Железнов). Окончательное признание наличия оплодотворения у растений было достигнуто после работы В.Гофмейстера (1824, 1877). В 1847 г. он на ослинниковых подтвердил наличие «зародышевого пузырька» (ядра) в зародышневом мешке (рис. 7) еще до проникновения пыльцевой трубки. Эти наблюдения были подтверждены еще на 39 видах растений в работе «Происхождение зародыша явнобрачных растений» (1849). Кро-



Р и с. 7. Зародышневый мешок и первые стадии развития у *Orchis* и *Symplocaria* (по В. Гофмейстеру, 1849)

ме того, он описал существование вторичного ядра, разных типов семязпочек у растений, превращение только одного из ядер семязпочки в зародыш. Другие же 3 ядра, расположенные на противоположном конце от микропиле («антиподы»), участвуют в создании питательных веществ для зародыша. Ему же принадлежит наблюдение за изменениями пыльцы на рыльцах, развитием оплодотворенной яйцеклетки из недифференцированного многоклеточного шара. Вскоре была описана смена половых и бесполовых фаз у заростка папоротника и вхождение сперматозоидов в его архегонии (М. Дешик-Суминский, К.Е. Мерклин), показано значение макро- и микроспор для чередования поколений у разносторовых папоротников и хвойных (В. Гофмейстер). К признанным заслугам В.Гофмейстера следует также отнести доказательство сходства эмбрионального развития мхов, папоротников и хвойных наличием чередования полового и бесполового поколений. При этом обнаружены и различия. Так, у мхов доминирует половое поколение (гаметофит), у папоротников и хвойных — бесполовое (спорофит, сложноорганизованный гаметофит). У последних с переходом к наземным условиям гаметофит сильно редуцируется и оказывается неспособен к самостоятельной жизни.

Гомологичность органов споровых и семенных растений выступала как свидетельство их генетической связи и общности происхождения. Идея о единстве растительного мира была высказана еще П.Ф. Горяниновым (1834), но получила признание только после исследований В. Гофмейстера и с открытием подвижных сперматозоидов у хвойных (С. Хизари, Т. Уэббер). Все это имело значение для обоснования принципа эволюции органического мира, развития систематики растений, а также способствовало изучению полового размножения у водорослей (Г. Тюре, Н. Прингстем, А. де Гари, Л.С. Ценковский, И.Н. Горожанкин) и грибов (Л.С. Ценковский, Л. Тюлан, М.С. Воронин). В этот период шло интенсивное описание новых видов. При этом были предложены системы животных (К.Клаус, Э. Ланкестер, К. Гроббен, Б. Гатчек, А. Ланге и др.), низших (А.Д. Бари, О. Брефельд, И. Эрикссон, В.А. Траншель, А.А. Ячевский, Л.С. Ценковский и др.) и высших (Э. Краузе, А. Эйхлер, А. Энглер, Ф. Ван-Тигем, Д. Бенгам, Д. Гукер и др.) растений с учетом разных признаков. Хотя многое из них остается искусственным, они способствовали развитию филогенетического направления.

Исследования полового процесса и оплодотворения у животных и растений привели не только к выделению эмбриологии как самостоятельной науки и формированию в ней сравнительного направ-

ления, но и развитию новых методов оценки филогенетических связей между разными классами в пределах растений и животных на основе сходства и различия по начальным этапам онтогенеза. Полученные при этом данные были использованы в дальнейшем при обосновании теории эволюции и принципов филогенетической систематики. Говоря о значении познания процесса оплодотворения, следует также иметь в виду, что оно оказало большое влияние на развитие представлений об аппарате наследственности и роли яйцеклетки и спермий. По этой причине только после этого и могли быть заложены основы научных представлений о наследственности. Возникновение эмбриологии имело значение для развития эволюционного учения, так как в ней продолжены традиции сравнительного изучения всех стадий развития позвоночных и растений, что способствовало возникновению идеи об общем их развитии.

5.4. Успехи в области физиологии животных и растений

В познании особенностей онтогенеза и единства организации живой природы важную роль сыграли и достижения в области физиологии животных и растений в первой половине XIX в., связанные с изучением физико-химических процессов. Попытки, начатые в этом направлении еще в XVIII в., оставались во многом малообоснованными экспериментально.

Старт экспериментальных исследований жизнедеятельности животных взял французским ученым Франсуа Мажанди (1785—1855), который, опираясь на достижения физики и химии, пытался объяснить явления жизни, исследовать их в процессе становления в онтогенезе, используя экспериментальные этапы кровообращения и пищеварения. На фоне скромных его личных научных достижений особенно велико влияние его идей на последующие успехи. Так, его ученик Мари Флуранс (1794—1867), перерезав различные нервы и участки спинного мозга, изучал их значение для распространения раздражения, а разрушением участков головного мозга в области четверохолмия достигал изменения зрения и ритмики движения; в продолговатом мозгу он открывает центры дыхания. В опытах с последовательными срезами слоев мозжечка у голубей ему удалось показать роль мозжечка в движении. Так, при полном удалении мозжечка координация движений полностью нарушалась, животное теряло равновесие стойки и полета. При удалении же одного из полушарий утрачивалось лишь одно из этих прояв-

лений. Большим полугариям М. Флуранс отводил роль психической деятельности. В целом, нервно-мозговой аппарат он рассматривает как целостную систему.

Заметный вклад в изучении нервно-мозговой деятельности принадлежит Анри Мильн-Эдвардсу (1800—1885), разностороннему биологу, стоящему на позициях агностицизма и витализма — отрицания возможности познания, «правила творчества в зоологическом мире» и признания «творческого акта» и «особой силы» в живой природе. Организм он рассматривает как наиболее чудесное из всех созданий, как проявление предустановленной гармонии. В конкретных же своих исследованиях А. Мильн-Эдвардс пытался выснить морфологические закономерности структурной организации животных путем наблюдений и эксперимента, используя анатомо-физиологические и эмбриологические методы. Особенно его занимала идея о связи организации и функции. Последнюю рассматривал как предпосылку организации. Роль же организации в становлении функции полностью отрицал. Так, он писал, что не орган создает функцию, а функция создает орган (В.В. Лункевич, 1960, т. II, с. 474). В этих рассуждениях звучит отрицание идеи о взаимосвязи функции и органа в их становлении. Ему принадлежит выделение морфологического и физиологического разделения труда у животных в виде особого «закона», определяющего уровень высоты организации животных. Позднее Ч. Дарвин рассматривал данный принцип не вполне надежным для этих целей. А. Мильн-Эдвардс конкретизировал пути и способы достижения «разделения труда», а также его последствия для усиления взаимосвязи между органами, т.е. интеграции организма. Идеи А. Мильна-Эдвардса впоследствии были восприняты А.Н. Северцовым при обосновании принципов филогенетического преобразования органов. В понимании же эволюции органического мира А. Мильн-Эдвардс стоял на позициях Ж.Кювье и идею эволюции не воспринял даже после выхода книги Ч. Дарвина, что выразилось в отсутствии попыток оценки морфо- и физиологических особенностей животных с позиции истории их происхождения.

Успехи происхождения животных в рассматриваемой эпохе значительно связаны с деятельностью И. Мюллера (1801—1858), тонкого экспериментатора с широкими теоретическими интересами. Как афоризм все еще звучат его слова: «физиолог испытывает прирост, чтобы затем судить о ней». Его отличало редкое качество для ученого — относиться даже к своим выводам критически и стремление не навязывать их другим, а также отрицательное отношение к догмам науки. Конкретные достижения И. Мюллера связаны с

изучением органов зрения, слуха и речи человека и животных, открытием аппарата звука у сверчка и пения у птиц, исследованием становления нервной системы, крови и лимфы в онтогенезе разных животных, личинок (плутеус) у иглокожих.

Существенны достижения И. Мюллера в изучении нервов, органов чувств, нервных волокон и симпатических нервов, их роли в распространении раздражений к мускулам. Нервы, в его понимании — проводники сигналов от внешних воздействий. Он пишет, что «ощущение, боль, наслаждение — все это состояния нервов, а не свойства вещей, которые вызывают их в наших нервах (В.В. Лункевич, 1960, т. II, с. 482). В этой связи он формулирует закон «специфической энергии нервов». В этом «законе» ставится под сомнение реальность предметов внешней среды, воспринимаемых органами чувств, а «специфичность энергии нервов» признается непознаваемой. Психическую деятельность он связывал с особенностью организации головного мозга, наделяя особой непознаваемой «психической силой» и «мировой душой», а зарождение жизни относит к реультатам проявления «жизненной силы».

Другой физиолог той же эпохи К. Бернар (1813—1878) оставил еще более яркий экспериментальный и теоретический след в физиологии, объясняя физико-химическими процессами функции поджелудочной железы, печени, гликогена и поддержания гомеостаза организма. В сходстве переработки крахмала он усматривал единство жизнедеятельности животных и растений.

Переходя к оценке развития физиологии растений в первой половине XIX в., особенно следует отметить успехи в изучении питания растений. Так, Н. Соссюр (1767—1848), опираясь на итоги предшествующих поколений исследователей, накопил большой экспериментальный количественный материал в пользу участия углекислого газа в синтезе органических веществ и выделения при этом кислорода в равных объемах к поглощенному углекислому газу (1804). Неоспоримо было доказано и участие в этом процессе солнечной энергии, воды и минеральных веществ. Роль последних была пока зана выращиванием растений в водной культуре с добавлением и исключением отдельных зольных элементов. Поглощение их из среды носило избирательный характер, т.е. происходило в разных пропорциях.

На некоторое время выводы Н. Соссюра были не только забыты, но даже отвергнуты под влиянием гумусовой теории (А.Д. Тэер), где гумусу отводилась преимущественная роль в продуктивности растений. Отсюда в агротехнике выдвигалось требование внесения больше гумуса в виде навоза в почву, а факт выделе-

ния листьями на свету кислорода считался не имеющим отношения к питанию растений (Л. Тревиранус). Только в 1840 г. Ю. Либих (1803—1873) в докладе «Органическая химия и ее приложение к земледелию и физиологии растений» точными экспериментами отверг идею о возможности поглощения корнями готовых органических веществ и показал значение минеральных элементов почвы, углекислого газа атмосферы, воды для питания растений. Воду Ю. Либих рассматривал как источник водорода и кислорода при синтезе органических веществ. По его мнению, минеральные вещества, извлекаемые растениями из почвы, должны быть обязательно возвращены обратно для сохранения плодородия почвы — «закон возврата или минимума». Наибольшую роль в питании растений Ю. Либих отводил фосфору и недооценивал значение азота.

Значение азота в питании растений позже доказал Ж.Б. Буссенго (1802—1887), используя для подкормки растений селитру и аммиачные соли в песчаной культуре. Выдающимся результатом этих опытов следует признать также и доказательство неспособности растений усваивать атмосферный азот, содержащийся в продуваемом воздухе. Исследования Н. Соссюра, Ю. Либиха и Ж. Буссенго стимулировали углубленное изучение воздушного и почвенного питания, а также химического состава и дыхания (Р. Майер, Г. Молль, Л. Гарро, Ж.А. Шантель), передвижения веществ и транспирации растений (А. Дюроше, Т. Гартиг, Ж. Мульдер).

Итак, физиология стала на прочный фундамент экспериментального изучения жизнедеятельности животных и растений, используя методы физики и химии. Она показала сходство процессов их жизнедеятельности и несостоятельность витализма в понимании жизни.

5.5. Успехи изучения микроорганизмов. Теория клеточного строения и развития живых существ

С конца XVIII в. микроскопическими исследованиями было доказано существование многочисленных организмов, невидимых простым глазом (см. рис. 3), о чем в свое время поведал А. Левенгук и всех таких существ отнес к животным. Вплоть до второй половины XIX в. число описанных микроорганизмов резко возросло и пришлось их выделить в особую группу Protozoa (Г. Гольдфус). При изучении простейших внимание уделялось выяснению характерных особенностей их строения, поиску единства плана строения с высшими животными (Х.Г. Эренберг). Были попытки не только сравнения простейших — инфузорий с клеткой (М. Бари), но и обоснования одноклеточной природы вообще простейших (К. Зи-

больд). Простейших рассматривали как индивидуумы, соответствующие по уровню организации одной клетке. Одновременно происходит описание многочисленных простейших из разных условий обитания, в том числе представителей водорослей и грибов, симбиоза радиоларий и водорослей (Л.С. Ценковский).

О роли микроорганизмов в инфекционных заболеваниях предполагали давно, а впоследствии было определено участие отдельных из них в процессах брожения (Л. Тернер, Ш. Каньяр-де-Латур) и гниения (Т. Шванн, Г. Шредер). В этот период делались важные наблюдения, противоречащие идее самозарождения (Д. Фон Дувш, Г. Шредер, Ш. Аппер), окончательно опровергнутой Л. Пастером лишь позже (см. гл. 7).

С обнаружением роли микроорганизмов в природе и возможности их использования в промышленных целях изучение простейших достигает большого размаха. Наряду с описанием новых видов происходит накопление сравнительных данных по морфологии, строению и образу жизни простейших. Было объединение микроорганизмов в особую группу «анималькулли» (А. Левенгук) или «хаос» (К. Линней) уже не удовлетворяло уровню их изучения. Среди них были выделены десятки семейств, включающих одноклеточные водоросли, бактерии и грибы: *Vacterium*, *Vibrio*, *Spirillum*, *Sargino*, *Schizothusatae* (К. Негели). Некоторые из микроорганизмов по типу питания были отнесены к растениям (Ф. Кон), что отчасти способствовало определению их места в естественной системе. Интерес к исследованию микроорганизмов способствовал выделению бактериологии как науки.

Микроскопические исследования строения организмов принесли важные результаты, касающиеся организации клеток и особенностей строения разных организмов, чему в значительной мере способствовали усовершенствование конструкции микроскопа и метода мацерации клеток (Ш. Мольденгауэр). Делаются описания оболочек растительных клеток и ядра (Ф. Миртель, 1832), ядро отнесено к обязательным элементам всякой клетки (Р. Броун, 1833) после его открытия в ненасыженном курином яйце в 1825 г. (Я. Пуркинье).

Из истории микроскопического изучения организмов представляют интерес некоторые ее основные вехи (Е.М. Вермель, 1970). И. Фебер по аналогии с терминном «телескоп» предлагает увеличительный прибор Г. Галилея назвать «микроскопом». Понятие «ткань» было введено (Н. Грю) для обозначения совокупности «пузрырьков». Увлечение и надежды микроскопистов незадолго до были осмеяны Ф. Вольтером в сатирической публикации «микромегас» (1752). Животные клетки открыты позже Я. Пуркинье. Поня-

тие «ядро» — «Nucleus» принадлежит Р. Броуну. Классификация тканей принадлежит К. Бишо (1771—1802), однако представления о тканях получили развитие лишь после выделения гистологии как науки (К. Майер, 1819).

К 40-м годам XIX в. завершилась формулировка клеточной теории строения организмов благодаря исследованиям М. Шлейдена (1804—1881) и Т. Шванна (1810—1882). Фактической базой теории были данные многих авторов (Я. Пуркине, Г. Валентин, И. Мюллер, Я. Гейле, П.Ф. Горянинов, А. Дютроше, Л. Окен, А. Донне и т.д.), касающиеся описания картины клеточного строения разных структур у животных и растений. Однако Т. Шванн сформулировал учение о клетках как о составных частях организма в ясном виде в работе «Микроскопические исследования о со-ответствии в структуре и росте животных и растений» (1839) лишь после знакомства с данными ботаника М. Шлейдена и дол-гих бесед с ним. Сам Т. Шванн занимался исследованием клеток хряща и хорды. Тем не менее никому до него не удалось так четко выразить идею о клетке как основной структуре живых существ, а именно: 1) все ткани состоят из клеток; 2) все клетки имеют об-щий принцип развития, т.е. возникают от одним и тем же путем; 3) каждая клетка обладает самостоятельной жизнедеятельно-стью — организм есть суммативная жизнедеятельность клеток. Принципиальная мысль Т. Шванна состояла в утверждении о том, что клетки животных и растений гомологичны и возникают одним и тем же путем. Характеризуя его заслуги в день открытия ему па-митника в г. Нейсе (6 июня 1909 г.), его соотечественник В. Воль-дейер сказал: «Не Шванн открыл ... клетки. Но только Шванн научил нас понимать их значение» (Е.М. Вермель, 1970, с. 69). После обобщения Т. Шванна представления о клеточной организа-ции живых существ стали общепризнанными и дали мощный тол-чок развитию микроскопических исследований, несмотря на то, что сам Т. Шванн, отдавая дань времени, неверно связывал воз-никновение оболочки клетки с цитогенезом бесструктурного ве-щества старых клеток и организм трактовал как «государство кле-ток». Последняя идея наибольшее развитие получила у Р. Вирхова (1821—1902). С утверждением клеточной теории выделяются гис-тология и цитология как самостоятельные науки, в которых в по-следующем были достигнуты выдающиеся успехи (см. гл. 8).

В клеточной теории с новых позиций получает подтверждение идея об общности происхождения и организации животных и расте-ний. Она оказала большое влияние на последующие успехи биоло-гии. Первые этапы развития и клеточной теории связаны с распро-

странением ее на одноклеточные как на организмы (К. Добелл, К. Зибольд, Л.С. Ценковский), а также с изучением сложной внутрен-ней структуры клеток. Основное вещество клетки было названо «протоплазмой» (Я. Пуркине), способной к движениям (Г. Фон Моль, Ф. Кон, Н.Прингстем). Постепенно утверждается мысль о протоплазме и ядре как об основных компонентах структуры кле-ток (Я. Пуркине, Ф. Лейдинг) и о возникновении клеток только пу-тем их деления (Р. Вирхов) в противовес идее об их происхожде-нии из бесструктурного вещества (М. Шлейден, Т. Шванн).

5.6. Учение Ж.Б. Ламарка. Другие представления об эволюции органического мира в первой половине XIX в.

Углубление знаний в области многообразия, строения и жизне-деятельности существ привело к нарастающему противоречий накоп-ленного фактического материала с установившимися представле-ниями о неизменяемости и постоянстве видов. Сложилась пара-доксальная ситуация, когда очевидные факты о наличии разнообра-зности и смене форм жизни в истории Земли пытались согласо-вать с официально представленными о неизменяемости видов. Эти противоречия углублялись по мере расширения сферы приме-нения сравнительного метода в разных областях биологии. Natur-философы и многие биологи часто стали высказывать взгляды об изменяемости, целесообразности организации и эволюции видов. Подобные элементы эволюционных идей хотя и не стали еще об-щепризнанными, все же способствовали ревизии официальных догм биологии и формированию учения Ж.Б. Ламарка, где нашли логическое воплощение идеи трансформизма предыдущих поколе-ний исследователей.

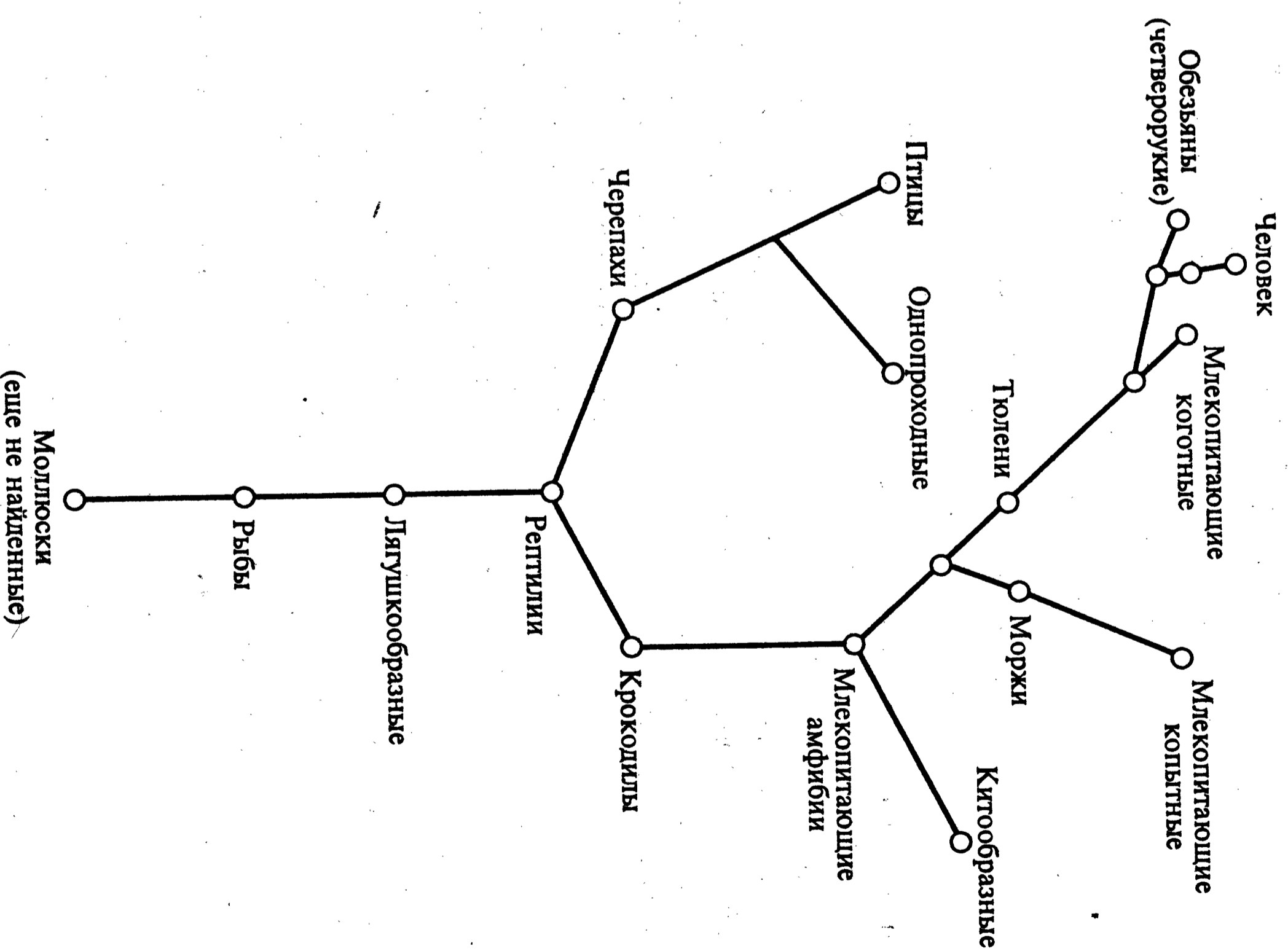
Жан Батист Ламарк принадлежит к выдающимся представите-лям биологии конца XVIII и первой половины XIX в., французский академик, человек трагической судьбы, в последние десятилетия полностью ослеп и жизнь провел в нищете. Не сохранилась даже могила Ж.Б. Ламарка ввиду того, что у семьи не было средств для приобретения места постоянного захоронения. Он испытал насмеш-ки и оскорбления при жизни и долгое забвение после смерти.

Ж.Б. Ламарк (1744—1829) — ученый разносторонних интересов и дарований, автор мемуаров по метеорологии, флоры Франции и ботанического словаря. С 1793 г. возглавил кафедру зоологии в му-зее естественной истории (Париж), читал курс червей и насекомых, сторонник свободы и равенства народов. В 1802 г. в книге «Гидро-

логия» в противоположность Ж.Кювье, поясняя роль воды, приходит к отрицанию возможности изменения лика Земли катастрофами. При этом замечает, что поверхность Земли менялась постепенно на протяжении веков под влиянием ныне действующих сил природы. Ламарк продолжает развивать эти мысли применительно к живой природе в двухтомной «Философии зоологии» (1809). Именно этот труд принес ему «много горьких обид при жизни и запоздалое признание после смерти» (В.В.Лункевич, 1960, т. I, с. 269). Затем он принимая за подготовку семитомной «Естественной истории беспозвоночных животных», где упорядочил характеристику и классификацию беспозвоночных, выделил эту группу в самостоятельный раздел зоологии.

В своих трудах Ж.Б. Ламарк специально обращался к проблеме эволюции и изменяемости видов, акцентируя внимание на действии условий существования. «Природа, действующая во всем постепенно, не могла произвести всех животных за раз: она сформировала сперва самых простых, а затем постепенно — сложных» (Ламарк). Никто до него идеи о происхождении одних видов из других, а также о прогрессе растений и животных, не смог так четко выразить. Ч. Дарвин в заслугу Ламарку ставил воззрение, что «все виды, включая человека, произошли от других видов на основании законов природы, а не вследствие чудесного вмешательства...». Чрезмерное стремление доказать изменяемость видов и опровергнуть идею их постоянства в природе привело его к отрицанию не только самого понятия, но и реальности видов в природе. Более того, он указывал, что в природе реально существует непрерывная цепь индивидуумов, а виды надуманы систематиками искусственно. Как продолжение отрицания реальности видов служили попытки отрицания и их вымирания. Однако он допускал, что пока не изменятся условия среды, вид всегда сохранится неизменным.

Ступени лестницы органических существ (рис. 8), по его мнению, «уловимы исключительно в главных группах общего ряда, а не в видах, ни даже родах» (Ламарк, 1935, ч. I, с. 44). Ж.Б. Ламарк пытается построить естественную классификацию организмов с учетом морфологических, физиологических и психических их особенностей, где получил бы отражение порядок, в котором природа производила животных, как последовательный ряд градаций. Правильный ход градаций, учил Ламарк, нарушается действием внешних условий. На основе построения такой системы Ламарк приходит к признанию наличия эволюции органических форм и делает попытку объяснить ее факторы. В их числе он указывает время и среду, т.е. необходимо время и изменение среды как первопричины



Р и с. 8. Ступени лестницы и родословное древо позвоночных животных по Ж.Б. Ламарку (из В.А. Алексеева, 1964, с. 139)

эволюций. Среда действует на организмы непосредственно и опосредованно. Признаки Ламарк делит на основные (пищеварение, дыхание, движение, размножение, разум) и второстепенные (разные приспособления конечностей, органов осязания, хватания, нападения, сигнализации и речь). Первые постоянны, тогда как вторые меняются под действием условий среды. Говоря о влиянии среды на

организмы, Ламарк допускал возможность наследственной изменчивости любого признака и передачи изменений в ряду поколений, включая и последствия функциональных перестроек органов.

На растения и низшие животные среда действует непосредственно, их изменения всегда соответствуют направлению изменений среды, т.е. происходит прямое приспособление. На высшие животные, обладающие свободной волей и движением, среда действует опосредованно через перестройку потребностей. Изменение навыков и привычек приводит к упражнению (развитию) или неупражнению (редукции) органов. Полученные при непосредственном и косвенном влиянии среды изменения передаются в ряду поколений по наследству. Эти положения он сформулировал в виде законов: упражнение и неупражнение органов (1-й закон). Все, что природа заставила индивидов приобрести или потерять, «все это сохраняется путем размножения у новых особей ...; если приобретенные изменения присущи обоим родителям или тем, от которых новые особи произошли» при вегетативном бесполом размножении (2-й закон). Комментируя примеры, приводимые Ж.Б. Ламарком в подтверждение этих «законов», В.В. Лункевич указывает, что большая их часть взята «из голловы», так как отсутствуют какие-либо примеры, доказывающие наследуемость приобретенных признаков (1960, т. II, с. 277). Ж.Б. Ламарк не мог объяснить упражнение или неупражнением появления совершенно новых органов или сохранение маловажных органов. Появление нового органа связывал с накоплением флюидов на определенных участках (например, накопление флюидов ярости на костях голловы способствуют формированию рогов), что было на уровне фантазии.

Ж.Б. Ламарк пытался объяснить и естественное происхождение человека от четвероруких обезьян длительным использованием передних и задних конечностей в разных целях. Использование задних конечностей для ходьбы якобы превратило обезьян в двуногие существа вертикального положения, что дало им возможность обзрывать пространство далеко и пользоваться передними конечностями как руками. Ф. Энгельс заимствовал биологические положения Ж.Б. Ламарка в своей статье «роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». Однако объяснение происхождения человека, предложенное ими обоими, оставляло много недоуток. Ж.Б. Ламарк чувствовал недостаточность своих аргументов. В этой связи он писал, что такие выводы могли быть оправданы, «если бы происхождение человека не было другим», если бы он не был наделен «божественным разумом», позволяющим постигать философские истины.

Весьма своеобразным было объяснение Ламарком причин усложнения организации в живой природе «внутренним их стремлением» к повышению своей организации на основе «силы жизни». Правильный ход такой градации якобы часто нарушался действием внешних условий. С другой стороны, при наличии такого стремления нужно было еще как-то объяснить существование низкоорганизованных. Ответ звучал категорично, что низкоорганизованные постоянно самозарождаются. Естественно, Ч. Дарвин отреагировал отобъяснения прогресса Ламарком и «просил» небо сохранить его от по добных нелепостей «стремления к прогрессу», «приспособления, вследствие медленного хотения животных».

Философские взгляды Ж.Б. Ламарка характеризуются как деизм. Время, пространство, материя и движение созданы творцом, все остальное совершается в последующем по законам самой природы (Ламарк). Природа здесь выступает как посредник между творцом и физическим миром. В то же время он подчеркивал, что в природе господствуют физические силы — флюиды тепла, электричества, света и магнетизма, которые, проникая незаметно в организмы, вызывают в них изменения.

В его работах встречаются положения об историческом развитии природы, о роли борьбы за существование и качественном своеобразии жизни, а также о происхождении жизни из неорганического мира. Он писал, что простейшие организмы возникают из неживой материи. При этом первичные животные и растения формируются самозарождением из различной организованный материи, чем обусловлена их специфика в дальнейшей эволюции. Первично возникшие формы развиваются в направлении все большего усложнения организации, в направлении создания новых классов и отрядов, отражая реальный процесс развития путем смены поколений, что завершается возникновением человека.

При всех недостатках рассуждений Ж.Б. Ламарка его заслугой остается первое обоснование наиболее стройного и научного учения эволюции органического мира, пронизанное принципами историзма и развития. Последующее развитие его учения оказалось сложным и противоречивым, оно связано с недостаточной обоснованными притязаниями его сторонников — неоламаркистов (см. гл. 7).

Говоря об учении Ж.Б. Ламарка необходимо заметить, что оно, конечно, не раскрыло механизма эволюционного процесса. Как от мечали многие, оно держалось на слабой фактической основе и страдало отсутствием строгих фактов. Ж.Б. Ламарк больше фантазировал, чем аргументировал фактами. В этой связи представляется интерес указанием К.А. Тимирязева о том, что Ж.Б. Ламарк, хотя об-

суждал вопрос о происхождении организмов «во всеоружии научных знаний», оставил без объяснения явление органической целесообразности как изначального и непознаваемого свойства живых существ. Конечно, многие вопросы эволюции живой природы из-за недостатка материала не могли быть решены во времена Ж.Б. Ламарка иначе, нежели как догадки, «предвосхищая будущее, так сказать, пророчески» (Ф. Энгельс). Поэтому в целом оценка его учения, как первой научной концепции эволюции живой природы, несомненно, должна быть положительной. В то же время далеко не оправдался оптимизм слов его дочери Корнелии, вычеканенных на памятнике: «Потомство будет Вами восхищаться, оно отомстит за Вас, отец!»

Встречались и другие исследователи, пытавшиеся объяснить процесс эволюции в начале XIX в. Ч. Дарвин в «Происхождении видов» приводит ряд имен, которые обсуждали данный вопрос, даже указывали на роль отбора в изменении видов. Так, еще в 1818 г. В.С. Уэлс обратил внимание на то, что негры и мулаты в тропиках защищены от болезней, которыми страдают представители белых рас. По этой причине в Африке белая раса не получает распространения «вследствие невозможности конкурировать с более могучими соседями». Уэлс также допускал, что процесс, подобный искусственному отбору и направленный на улучшение домашних животных, вероятно, действует и в природе.

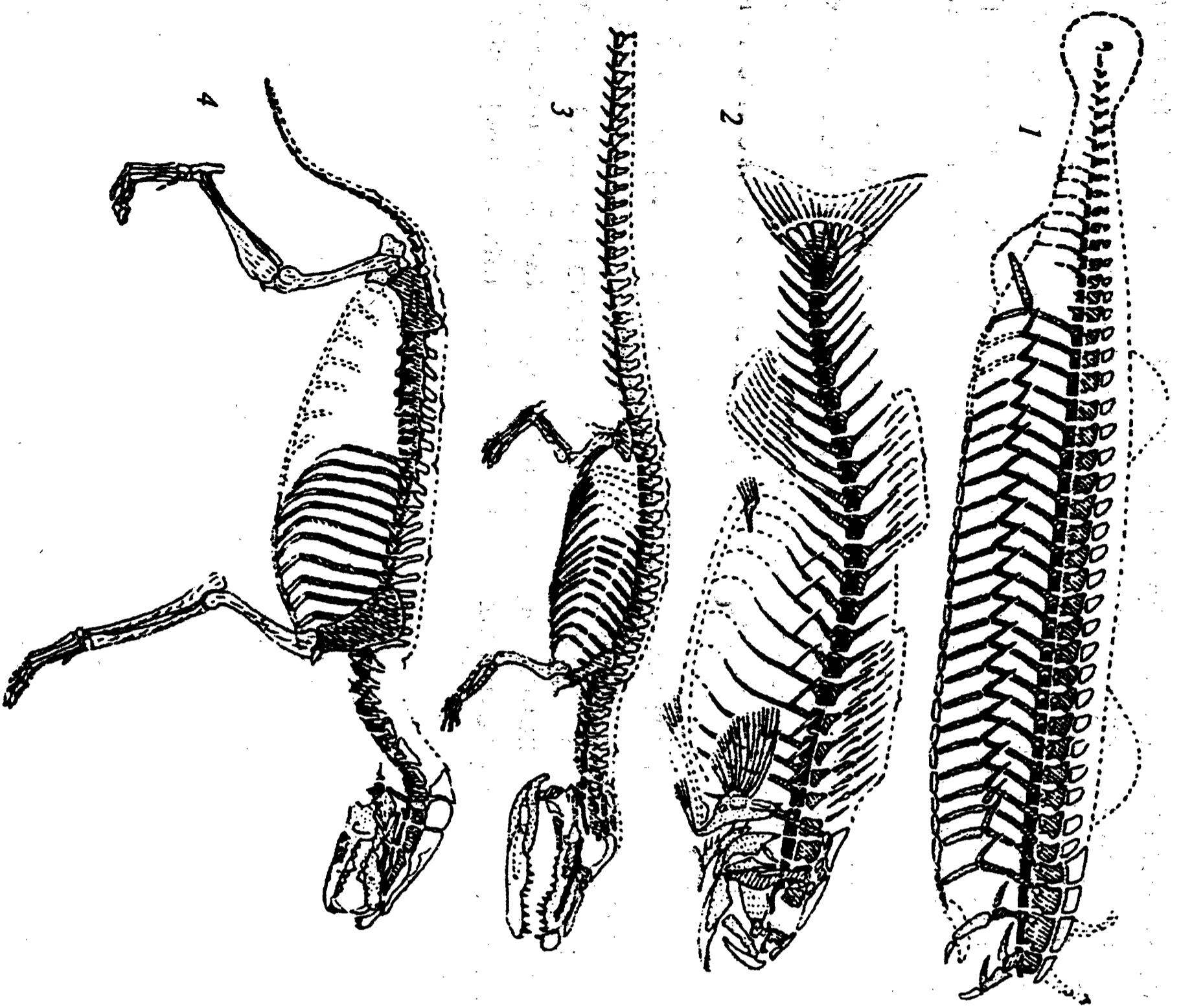
Мэттью в работе «О корабельном лесе и древоводстве» (1831) также усматривал значение естественного отбора. Он допускал появление видов после очередных катастроф из низкоорганизованных существ путем отбора. Выдвинул всеобщий «закон» развития: какое существо в процессе размножения достигает совершенства в соответствии с условиями за счет гибели большей части потомства.

Идея об отборе была высказана и в работе Э. Блита в виде мысли о существовании жесткой конкуренции и борьбы за пищу, результатом которой является выживание наиболее приспособленных к условиям. Приспособленность он оценивал не только выживанием, но и успехом в оставлении потомства. Эти мысли он, однако, использовал для доказательства идеи поддержания постоянства видов в природе. Статьи Э. Блита, опубликованные в «Журнале естественной истории» (1835, 1837), не привлекли внимания современников и не оказали влияния на развитие биологии. Поэтому совершенно не оправданы публикации, появившиеся за рубежом к 100-летию дарвинизма, направленные на утверждение приоритета Э.Блита в обосновании теории отбора.

Р. Чемберс в книге «Следы естественной истории творения» (1844), исходя из представлений о возникновении жизни из неорганической природы в результате «химико-электрического процесса» рисует картину постепенного, последовательного усложнения и разнообразия ее форм. В качестве примеров ссылается на геологическую летопись и смену форм жизни в слоях Земли. Он подчеркивает, что каждая форма удерживает близкое родство с предшествующей и накладывает отпечаток на последующее потомство. Все изменения совершаются во времени согласно естественному закону, в котором «божеству угодно было проявить свою власть в физическом мире».

Другой английский философ и современник Ч. Дарвина Г. Спенсер еще в 1852 г. в работе «Гипотеза развития», выступив против идеи творения, все перемены в живой природе объяснял действием внешних условий и последующим наследованием приобретенных изменений. Наиболее претенциозным было стремление английского зоолога Ричарда Оуэна, который выдвинул идею архетипа (рис. 9). Архетип — серия гомологичных морфологических элементов скелета, проявляющихся даже в онтогенезе на ранних стадиях развития животных. Трактовал архетип как созданный сверхъестественным путем идеальный тип. Как отмечает Н.Н. Воронцов (1999, с. 232), идеальный архетип Р. Оуэна полностью не был описан ни у одного реального позвоночного. К тому же это понятие в идеалистической морфологии не связывали с общим предком. Тем не менее теория архетипа сыграла положительную роль в познании особенностей организации позвоночных. Р. Оуэн говорил о действии творческой силы в природе как об аксиоме. На примере английского красного тегерева и новозеландского аптерикса он пришел к выводу, что они возникли в соответствии с условиями их обитания якобы действием естественного отбора. Его претензии на соавторство теории естественного отбора Ч. Дарвин отверг не только указанием на туманность его взглядов, но еще и тем, что «касается простого проведения начала естественного отбора, то совершенно несущественно, предупредил ли меня проф. Оуэн или нет, так как очевидно, что Уэлс и Мэттью опередили нас обоих».

Заслуживает упоминания и роль русского ботаника А.Н. Бекетова, который в работе «Гармония в природе» (1860) описал разнообразные примеры адаптивности растений и животных с учетом условий жизни и различий в их плодovitости. Он сформулировал обобщенный закон плодovitости: «чем растение легче подвержено истреблению, тем многочисленнее его средства к размножению. Количество семян тем значительнее, чем растение проще построено». С



Р и с. 9. Архетип и скелеты рыбы, рептилии и млекопитающего (по Р. Оуэну, 1849)

Другой стороны, растения даже и сложного строения, но скоропреходящие также производят более семян, нежели растения долговечные. В подтверждение этого закона он приводит многочисленные примеры, в том числе из животного мира. В его понимании гармония в природе выражается взаимной зависимостью между всеми материальными частями и явлениями природы. После появления теории естественного отбора А.Н. Бекетов полностью принял ее.

Итак, развитие биологии в первой половине XIX в. характеризуется следующими особенностями:

1) в разных областях биологии благодаря распространению сравнительного метода получены данные, свидетельствующие о

единстве организации и развития живых организмов, о последовательности смены форм жизни в истории Земли;

2) трансформацию форм жизни в геологическом прошлом связывали с ныне действующими «на поверхности Земли факторами»;

3) предприняты попытки объяснить органическую целесообразность (гармонию) с учетом плодovitости и борьбы за существование;

4) высказывалась идея о действии отбора в природе;

5) предложена первая научная концепция эволюции, опирающаяся на принципы историзма и развития;

6) биология постепенно стала превращаться в теоретическую и обобщающую науку.

Несмотря на достигнутые успехи, в биологии до середины XIX в. господствующей оставалась идея о постоянстве и неизменности видов, из-за неясности механизма эволюционного процесса. По этой причине идея эволюции блуждала в умах, нужно было показать ее реальность путем вскрытия механизма изменения и совершенствования видов.

Эволюционное учение Ч. Дарвина и его методологическое значение для развития биологии

Выше уже охарактеризованы достижения в разных направлениях биологии в первой половине XIX в. (гл. 5), завершившиеся значительными теоретическими обобщениями. Однако нужно было еще установить логическую связь между отдельными достижениями биологии путем вскрытия закономерностей развития живой природы в целом. Биология нуждалась в принципиальном синтезе знаний, создания новой теоретической и методологической основы, лишенной натурфилософских спекуляций. Такой прорыв был сделан в ряде других областей естествознания, хотя еще было далеко до окончательного философского осмысливания общих принципов развития материи.

Социально-экономическая обстановка требовала прорыва в биологии для решения практических задач промышленности и сельского хозяйства. Переход в промышленности к широкому использованию в производстве машин, начавшийся в конце XVIII — начале XIX веков, вынуждал изменить систему введения сельского хозяйства. Требовалось создание крупных земельельческих и животноводческих хозяйств, эффективных методов для улучшения сырья сельского хозяйства. Последняя задача не могла быть решена без принципиально новой теории селекции, основанной на учете многолетнего опыта по созданию пород домашних животных и сортов культурных растений, где человек выступал как активный творец новых форм. Опыт селекционной работы был использован при создании такой теории Ч. Дарвином наравне с достижениями биологии в разных областях. В этой связи представляет интерес ответ Ч. Дарвина на вопрос из анкеты Ф. Гальтона относительно оригинальности его достижений. Он звучал так: «Да, я был оригинален, так как,

обобщив всем известные факты, я пришел к своим собственным и неповторимым выводам».

6.1. Жизнь и творческая деятельность Ч. Дарвина

Чарлз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в Шрюсбери (Англия) в семье потомственных врачей. В школе увлекался проведением химических опытов и о роли школы в своем становлении отзывался скептически. В школьные, как и университетские годы, он не проявлял особых успехов в учебе. Ч. Дарвин оставил учебу на медицинском факультете Эдинбургского университета и по настоянию отца перешел в Кембриджский университет, где и завершил учебу (1831) на богословском факультете пастором для службы в церкви. В то время богословский факультет давал серьезную подготовку в области естественных наук, в том числе по геологии и биологии. В декабре 1831 г. на корабле «Бигль» отправился в кругосветное путешествие, выполняя функции натуралиста — коллекционера и пастора. Корабль имел военные задачи: съемку восточных и западных берегов Южной Америки и прилегающих островов для поиска оптимальных путей плавания военных и торговых судов. Корабль завершил плавание в октябре 1836 г. В кругосветное путешествие он отправился как сторонник учения о неизменяемости видов и в процессе сбора материала по животным (в том числе ископаемых костей) и растениям стал постепенно сомневаться в нем. После возвращения из экспедиции до 1837 г. работал в Шрюсбери и обрабатывал коллекции и путевые дневники. Написал книги «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль» (1839), «Строение и распределение коралловых рифов» (1842). Эти работы принесли ему научную известность и определили его избрание членом Лондонского королевского геологического общества, чем он очень гордился.

В период кругосветного путешествия Ч. Дарвин заразился тропической лихорадкой, которая мучила его всю жизнь, и все время испытывал чувство близкой смерти. В связи с болезнью в сентябре 1842 г. поселился в сельской местности вблизи Лондона — в Дауне и там провел дальнейшую жизнь без выезда, за что получил прозвище «отшельник Дауна». Он был человеком в высшей степени организованным, каждый день работал строго по регламенту, составленному в конце предыдущего дня. Эта организованность, как он писал о себе, позволила ему, человеку средних способностей, достичь многого в науке. Гордился тем, что был человеком свободного научного поиска, не зависящим от должности и зарплат. О

его организованности говорит факт сохранения всех рецептов, выписанных ему врачами в связи с болезнью (Я.М. Галл, 1992). Много читал и писал, собрал большую научную библиотеку. Женился в 1839 г. в январе на двоюродной сестре (С. Веджвуд), был примерным семьянином. Сын Ч. Дарвина — Фрэнсис, говоря о своей семье, писал, что отец, несмотря на болезнь, успел сделать много благодаря исключительно постоянным заботам жены.

В 1842 г. Ч. Дарвин делает карандашный набросок плана будущего труда «Основы происхождения видов» и в последующие годы неустанно дополняет и исправляет рукопись, опираясь на материалы экспедиций и другие публикации. К своему труду и выводам отнесился исключительно придирчиво, не торопясь с публикацией. Близкие ему люди (Ч. Лайель, Д. Гукер, Д. Генсло) просили его представить в печать основные выводы, хотя бы в виде краткого извлечения. Но Ч. Дарвин оставался верен себе. И вот в 1858 г. в июне он получает письмо от своего соотечественника А. Уоллеса, работавшего на Малайском архипелаге, с предложением рукописи его статьи «О стремлении разновидностей к неограниченному укlopenению от первоначального типа», где он просил его ознакомиться с ней и в случае одобрения передать для опубликования в «Журнал заседаний Линнеевского общества». Ч. Дарвин был поражен совпадением собственных мыслей с рассуждениями А. Уоллеса. Поэтому хотел первоначально отказать от желания вообще публиковать свою работу, но благодаря настоянию Ч. Лайеля и Д. Гукаера краткое извлечение его работы вместе со статьей А. Уоллеса было опубликовано в конце 1858 г. в одном из номеров того же журнала. Уже через год (24 ноября 1859 г.) появляется в печати первое издание книги «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранения избранных пород в борьбе за жизнь». Тираж 1250 экз. Был продан в один день! В последующие годы книга при жизни Дарвина несколько раз переиздавалась и была переведена на все основные европейские языки.

Все остальные публикации Ч. Дарвина были посвящены различным основным идеям этой книги: «Опыление орхидей» (1862), «Движение и повадки лазящих растений» (1865), «Изменение домашних животных и культурных растений» (1868), «Происхождение человека и половой отбор» (1871), «Выражение эмоций у человека и животных» (1872), «Насекомоядные растения» (1875), «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1876), «Различные формы цветков у растений одного и того же вида» (1877), «Жизнь Эразма Дарвина» (1879), «Способность к движению у растений» (1880), «Образование растительного слоя Земли

дейтельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни» (1881). Одновременно он вел большую переписку и написал довольно солидную автобиографию — «Воспоминания о развитии моего ума и характера».

Умер Ч. Дарвин 19 апреля 1882 г. и по решению Палаты общин похоронен 26 апреля в Вестминстерском аббатстве рядом с могилой И. Ньютона. К. А. Тимирязев в статье «Дарвин как образец ученого» особенно подчеркивает его научную добросовестность и правдивость: «Редкий ученый умел так вполне отрешиться от всякого личного чувства по отношению к защищенной идее».

6.2. Материалы кругосветного путешествия, оказавшие влияние на мировоззрение Ч. Дарвина

В ходе плавания на корабле «Бигль» в разных районах Земного шара Ч. Дарвин проводил геологические, палеонтологические и биогеографические наблюдения, результаты которых способствовали становлению его как эволюциониста. Так, в Южной Америке (Ла Плате) обследовал обыкновенный склон берега с множеством остатков костей ископаемых наземных животных (мегагерия, мегалоникс, слеладотерия, милодон, макраухения, токсодон и др.) с чертами сходства и различия с некоторыми обитающими там животными. Обнаружение костей многих животных на маленькой территории привело его к заключению «как разнообразны и многочисленны были древние обитатели этой страны». Его поразили факт существования в прошлом в Южной Америке ископаемой лошади, мастодонта и жвачного животного с толстыми рогами, исчезнувших впоследствии. Сходство между вымершими (неполнозубыми) и современными (ленивцы, муравьеды и броненосцы) животными одного и того же материка способно пролить больше света на вопрос о тьявлении и исчезновении организмов на земной поверхности, чем какой бы то ни было другой разряд «фактов» (Дарвин). На основе таких сравнений Ч. Дарвин приходит к выводу о глубоких переменах животных на американском материке в прошлом. И в поисках причин этих перемен обращает внимание на наличие тенденций у животных к размножению в геометрической прогрессии, последствия которой «нигде не обнаруживались так изумительно, как в Америке».

В Центральной части хребта Кордильер на обнаженном склоне Ч. Дарвин описывает группу окаменелых деревьев араукариевых, когда-то процветавших на вулканической почве, где ныне все пустынно и не растут даже лишайники. С учетом геологической моло-

дости Кордильер Ч. Дарвин замечает глубокие перемены в растительности за короткое время. Особое значение для формирования Ч. Дарвина как эволюциониста имело изучение фауны и флоры океанических островов путем их заселения. Так, на Галапагосских островах Дарвин описал наземную (*Amphylbuthus stewartii*) и водную (*A. cristata*) ящериц, отличающихся по образу жизни, но сходными чертами как между собой, так с тропической игуаной Южной Америки. В частности, морская форма имела небольшие плавники между пальцами ноги, сплюснутый с боков хвост. На указанных островах были обнаружены 26 видов аборигенных птиц — выюрков, специфических для каждого из них в отдельности. Эти выюрки одновременно сохранили признаки явного родства с обитателями Америки и приобрели новые в результате случайного внедрения в далеком прошлом нескольких колонистов с континента на острова. На острове Джемс обнаружено 38 видов растений, не встречающихся нигде в мире, а на о. Альбенарле — 22. Аборигенные виды растений им описаны и на других островах. Некоторые острова архипелага были населены особыми видами черепах, выюрков и растений. Специфичность видов фауны и флоры северных и южных островов, несмотря на их близость, Ч. Дарвин объяснил отсутствием возможности обмена иммигрантами между ними из-за сильного морского течения, а также сильных ветров, способных перенести насекомых, птиц и семена.

Подобный же анализ был продолжен по коралловому острову Кокоса в Индийском океане, куда семена были занесены течением воды из прибрежных районов Ост-Индии. Тем не менее растения на острове обнаруживали заметные отличия от исходных форм континента. Аборигенные виды растений и животных Ч. Дарвин описывает на о. Св. Елены, отдаленной от материка на большое расстояние.

В пампасовых формациях были найдены скелеты громадных ископаемых животных, покрытых броней и сходных с современными армадиллами, а также замечена смена животных в направлении к югу, что, по мнению Ч. Дарвина, служит подтверждением предположений о постепенном изменении видов, чему ранее он не верил. Для познания причин приспособленности и изменчивости видов в природе Ч. Дарвин начал изучать опыт селекционеров и вскоре пришел к выводу, что залог успеха «кроется в отборе». Но каким образом такой процесс совершается в природе, долго он не мог объяснить, пока не обратил внимания на разницу между потенциальной способностью видов к размножению (плодовитости) и выживаемостью их в половозрелом возрасте. Эту разницу считал ре-

зультатом борьбы за существование, что приводит к выживанию наиболее приспособленных. По этому поводу в письме к Д. Гукеру (1844) писал, что открыл «простой способ, благодаря которому виды прекрасно приспособляются к различным целям». Специфика своих взглядов Ч. Дарвин в отличие от выводов А. Уоллеса усматривал в большом упоре при их обосновании на результаты действия искусственного отбора.

6.3. Искусственный отбор: результаты и условия, благоприятствующие действию

Как указывалось в 6.2, теоретические построения Ч. Дарвина об эволюции видов в значительной мере опирались на анализ фактов изменчивости организмов в природном состоянии. С этого вопроса начинается изложение «Происхождения видов», ему же посвящена специальная работа «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» (1868).

Многие до него также обращали внимание на изменчивость организмов под влиянием условий существования. Заслуга Ч. Дарвина состоит в другом: в разделении изменчивости на несколько типов, т.е. в углублении представлений о ее формах и значении. В то же время Ч. Дарвин ясно понимал, что только изменчивостью нельзя объяснить различия пород и сортов. Многие такие различия оказались связаны с удовлетворением требований самого человека (хозяйственных, эстетических, спортивных и т.д.) — признаков, полезных ему. В этом он увидел широкое явление, характерное для развития всей природы (отбор).

На примере анализа домашних животных и культурных растений Ч. Дарвин приходит к выводу, что «сорта и породы различаются между собой более, чем особи одного и того же вида или разновидности в естественном состоянии». Что нет ни одного признака, который не подвергся бы со временем при одомашнивании заметному изменению. Это видно и на примере изменения в скелете черепа у голубей (рис. 10). Говоря об изменчивости, Ч. Дарвин различал неопределенную (или индивидуальную) или наследственную (зависящую от природы организма) и определенную (ненаследственную), зависящую от специфики внешних условий). По современному взгляду в основе индивидуальной изменчивости лежат механизмы мутационных и комбинативных процессов, определенной или паратипической изменчивости — действие условий. При этом возникают модификации, выступающие как результат нормы реакции генов на условия среды. Самы модификации не насле-

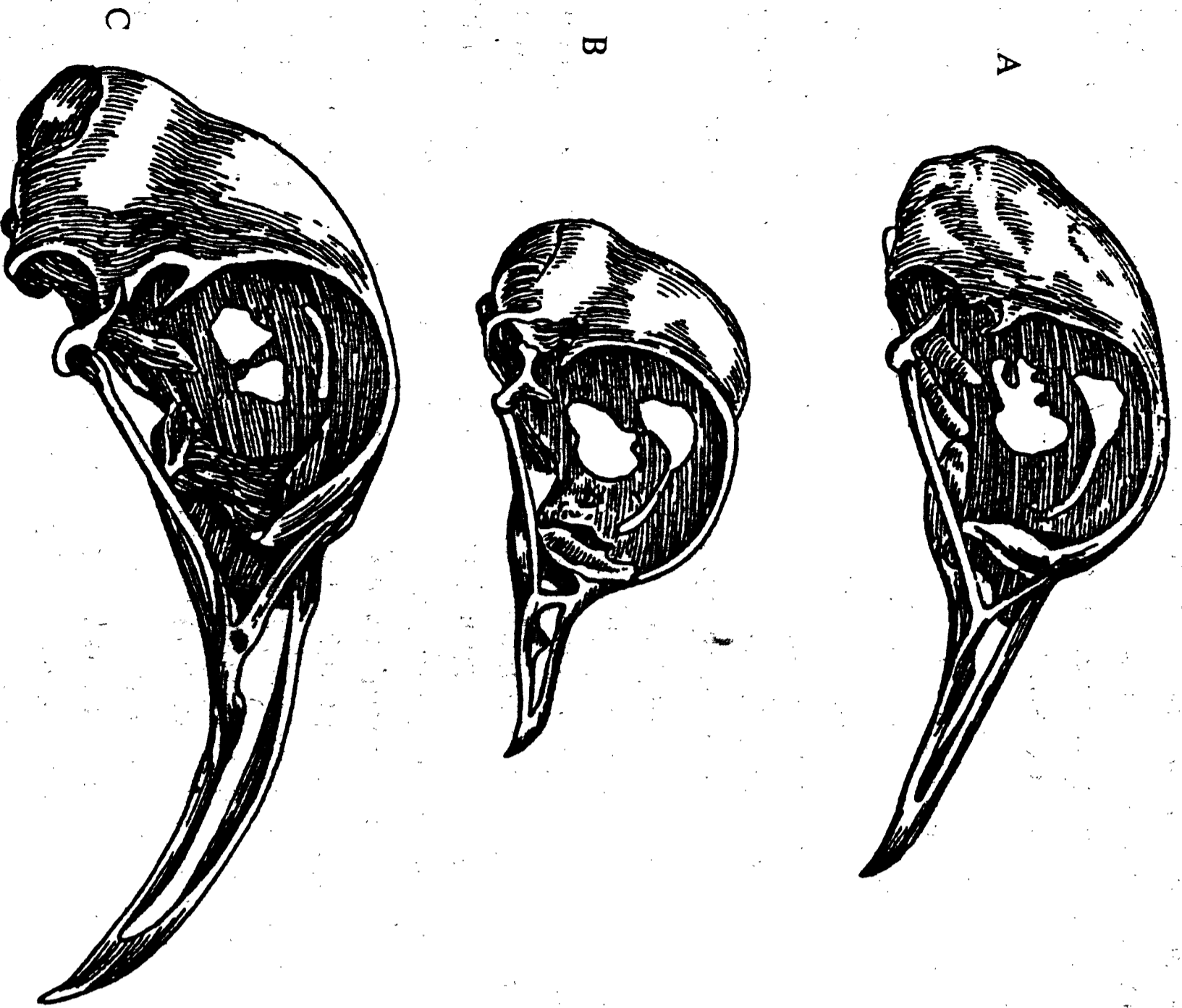


Рис. 10. Различия в строении черепа у голубей (по Ч. Дарвину): дикий голубь, короткоклювый турман и багдетт (А-С)

Дуются, наследуется лишь способность к ним. Для эволюции более значимой Ч. Дарвин считал индивидуальную изменчивость. Роль же определенной изменчивости в эволюции он недооценивал, что впоследствии пришлось пересмотреть (И.И. Шмальгаузен, 1968).

Ч. Дарвин подчеркивал, что законы изменчивости и наследственности в большей степени остаются неизученными. В то же время признавал их общность для всей живой природы. Удивительно приходится не различно изменчивости, а редкости ее по отдельным признакам и у отдельных видов, наследованию одних и ненаследованию других признаков (Дарвин). Говоря об общем характере изменчивости прирученных разновидностей, Ч. Дарвин подчеркивает, что нередко различия пород и сортов оказываются на уровне представителей разных видов в природе. Несмотря на значительные их

отличия между собой, все они имеют много общего, вытекающего из единства их происхождения. Этот вывод не вызывает у него сомнения, хотя «происхождение большей части домашних животных, вероятно, навсегда останется неясным».

Для домашних животных и культурных растений характерны следующие особенности: 1) они представляются большим многообразием; 2) породы и сорта одной группы отличаются как между собой, так и от дикого предка; 3) они отвечают нуждам человека. Все это подтверждается на примере пород лошадей, кур, собак и голубей, сортов пшеницы, картофеля и т.п. Так, за 300 лет из дикого вида канарейки, вывезенного с Канарских островов (XV в.), выведены около 100 пород комнатных канареек. Все это нельзя объяснить действием условий на их изменчивость.

Единство происхождения домашних животных Ч. Дарвин анализировал на примере пород голубей, которых к тому времени насчитывалось около 150, группировавшихся вокруг нескольких разновидностей по своим признакам. Ч. Дарвин указывал на возможность приручения в разных точках Земного шара отдельных географических подвидов *Columba livia*, всюду сопутствовавших поселениям человека и имевших для него культурное значение. Единство происхождения пород домашних голубей (монофилия), по его мнению, подтверждается следующими данными: 1) несмотря на наличие у пород громадных различий в скелете (рис. 10) и внешней форме, все они имеют сходные признаки в строении; 2) все породы скрещиваются между собой и с диким голубем и дают плодотворное потомство; 3) в потомстве от таких скрещиваний часто наблюдаются углоношения в сторону дикого голубя; 4) все породы имеют одинаковые повадки (строительный инстинкт, вынашивание и кормление птенцов и т.д.); 5) все породы способны к одиноанию, и при этом наблюдается утрата породных признаков, углоношение в сторону каменного голубя. Возврат к прародительским признакам можно объяснить, только допустив, что «все домашние породы произошли от каменного голубя» (Дарвин).

Говоря о различии пород и сортов, Ч. Дарвин замечает, что они возникли не внезапно, а постепенно благодаря стараниям человека осваивать на потомство особей, отвечающих его требованиям. Человек из поколения в поколение таким путем накапливает изменения отбором пар для потомства. Природа доставляет мелкие наследственные углоношения, а человек складывает их в «полезных ему направлениях». В этом смысле человек «сам создал полезные для него породы». В этом и состоит искусство искусственного отбора, применяемого с древнейших времен человеком бессознательно, что еще больше прояв-

ляется за последние 300 лет с момента перехода к методической его форме. Методический отбор вслед за английскими селекционерами (А. Юат, Р. Ч. Колинз, Сомервилль) Ч. Дарвин сравнивает с волшебным жезлом, способным вызвать «к жизни какие угодно формы». В «Дневнике изысканий...» описаны примеры применения бессознательного отбора даже дикими племенами в виде случаев, когда обитатели Оттенной Земли в голодные периоды года для сохранения ценных собак «убивают и пожирают своих старых женщин» или умерщвляют грудных детей ради вскармливания щенка европейской породы материнским молоком. Бессознательный отбор состоит в том, что «человек сохраняет и разводит потомство особи, представляющей особые уклонения или особенно заботится о подборе лучших производителей» (Дарвин). Практически этот процесс приводит к сохранению полезных и уничтожению менее полезных форм «без всякого помышления о будуще», без намерения изменить породу и сорт. Есть условия, благоприятствующие применению искусственного отбора: 1) усиление изменчивости, что повышает вероятность выбора нужного уклонения (большое число особей, подбор пар для скрещиваний); 2) устранение нежелательных скрещиваний, разведение особей с соответствующими уклонениями внутри себя. При несоблюдении этого принципа трудно создавать породы как в случае кошек, ведущих бродячий образ жизни, затрудняющий регулицию скрещиваний в нужном направлении; 3) строгая методичность ведения селекции по реализации идеала будущей породы и сорта; 4) наблюдательность и опыт селекционера, позволяющие ему подметить малейшие уклонения потомства в полезном направлении и оставить их для разведения.

Искусственный отбор часто ведет к накоплению признаков, не приносящих пользу для их наблюдателя, его результаты заранее предопределены в планах селекционера, его действие ограничено во времени и численностью особей. Этим он принципиально отличается от естественного отбора. Тем не менее нет предела возможности человека в совершенствовании пород и сортов с помощью искусственного отбора, хотя по отдельным признакам такие ограничения допустимы.

6.4. Учение о естественном отборе. Предпосылки и результаты его действия

Начав с изложения известных фактов об изменчивости животных и растений в одомашненном состоянии и действия искусственного отбора, Ч. Дарвин в «Происхождении видов» переходит к рассмотрению роли естественного отбора. Анализ результатов его

действия предпослал описание фактов изменчивости и борьбы за существование в природе. При этом, ссылаясь на наличие бесчисленных индивидуальных различий у особей одного и того же вида, подчеркнул, что «никто не станет утверждать, что все особи одного вида отлиты как бы в одну форму». Индивидуальные различия обнаруживаются даже по таким признакам, как разветвление нервов, особенности скелета, инстинктов и др., важных «в физиологическом или систематическом отношении» (рис. 10). Для углубления этого вопроса Дарвин ссылается на многочисленные примеры встречаемости в природе полиморфных родов и видов, ди- и триморфизма у насекомых и растений, форм промежуточных между видами — сомнительные виды («создающих объективные трудности количественной оценке состава флор и фауны»), частой изменчивости широко распространенных видов, видов больших родов и т.п. Не менее убедительны описанные им примеры борьбы за существование в природе, которую он истолковывает в метафорическом смысле, включая все взаимоотношения особей и видов в окружающей среде, значимые для обеспечения потомства. Борьба за существование выступает в форме защиты от климатических невзгод, межвидовой борьбы внутри вида и разных видов. Наиболее существенно ми он считал отношения между особями и разновидностями одного вида, направленные на обеспечение потомства. Борьба за существование рассматривается как неизбежный результат геометрической прогрессии размножения, характерной без исключения для всех существ в природе. Его расчеты в этом отношении разнообразны и довольно убедительны даже применительно к человеку и слонам.

Ч. Дарвин показывает, что практически любое существо способно быстро заселить всю поверхность Земли при сохранении всего его потомства. Однако существует большая разница между исходной плодовитостью и достижением половой зрелости в виде единичных особей. Об этом говорили и до него (см. выше). Однако только Дарвину удалось понять значение этого явления в природе как одного из элементов механизма действия естественного отбора. Естественный отбор в природе выступает как интегральный результат взаимодействия трех предпосылок: генетической гетерогенности особей в популяциях, геометрической прогрессии размножения («давление жизни») и борьбы за существование. Размножение обеспечивает возможность возникновения как наследственных изменений, так и избыточной численности потомства. Последняя приводит, в конечном итоге, к нехватке имеющихся ресурсов (пищи, места гнездования и т.п. или к распространению инфекций). На фоне таких неблагоприятных условий возникает

Борьба за ресурсы между особями вида, в ходе которой и оцениваются индивидуальные особенности, определяющие преимущество одной особи над другой в размножении. Сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных Ч. Дарвин назвал естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных. Изменения же бесполезные и вредные не подчиняются его действию.

С учетом достижений генетики в изучении наследственности отбор ныне определяется как избирательное, дифференциальное воспроизведение генотипов или генных комплексов в популяциях, что приводит к повышению вклада генотипа в генофонд популяции. Величина вклада оценивается по уровню передачи генов следующему поколению, т.е. сколько особь оставила после себя потомства. Естественный отбор действует на индивиды, семьи, популяции, группы популяции и сообщества в целом. Элементарной единицей эволюции, следовательно, и действия отбора служит популяция. Но в популяционных оцениваются отдельные особи — фенотипы, по определенным признакам. Точкой приложения отбора служит признак. Однако отбираются не признаки, а особи с проявленным эффектом определенного гена как результат взаимодействия генов. Поскольку фенотип содержит и рецессивные аллели, они также передаются следующему поколению. Отсюда отбор по фенотипам одновременно представляет собой и отбор генотипов, т.е. особь с его генетическим комплексом в целом. В таком случае допускаются не только передача рецессивных аллелей, но возможность фиксации и маловажных особенностей в случае их сцепленности с признаками, определяющими жизненно важные функции организма (явление соотбора). Отбор никогда не благоволит закрепленному признаку, ведущих к снижению приспособленности вида. Если бы это было показано хотя на одном примере, то вся теория отбора была бы легко опровергнута (Ч. Дарвин). Отбор может закреплять признаки во вред индивидууму, но не популяции и виду. Он не ведет и к закреплению признаков полезных только для другого вида. Наиболее важными считал Ч. Дарвин признаки, обеспечивающие успех размножения популяций. С обоснованием теории естественного отбора представления об эволюции органического мира приняли более конкретный характер, эволюция стала реальным фактом.

Ч. Дарвин анализировал и возможные направления развития биологии с утверждением его идей, его представления полностью подтвердились. Последующие издания «Происхождение видов» были дополнены главами о возражениях и затруднениях, встречаемых теорией естественного отбора. Среди затруднений упоминают-

ся редкость промежуточных форм между видами в современном и ископаемом состоянии, возникновение своеобразных инстинктов и маловажных органов, бесплодность межвидовых гибридов, которые были разобраны самим автором. Значительно сложнее обстояло дело с возражениями против теории, основное из которых сводилось к утверждению, что «естественный отбор не может объяснить начальных стадий полезных особенностей строения» (Ст. Г. Майварт). Серьезность возражения объяснялась объективными причинами неизученности в то время закономерностей и причин наследственных изменений и отсутствием ясности у самого Дарвина на этот счет. Его теория опиралась на предположение о всеобщности явлений изменчивости в живой природе и беспомощности отбора в ее отсутствии. Таким образом, он оставил широкое поле неясности, служившей предметом объективной критики. Он не смог объяснить и «кошмар Дженкинса» — о возможности поглощения в поколениях изменений единичных особей при высокой вероятности их скрещивания с многочисленными неизменными сородичами. Все попытки Ч. Дарвина объяснить подобные возражения многим показались необидительными по причине исходной ошибочности тогдашних представлений о природе наследственности. Основные возражения и затруднения его теории были сняты с повторным открытием «законов Менделя» в начале XX в. Ч. Дарвин был знаком с работой Г. Менделя, о чем говорят его пометки на ее полях. Однако не придал (скорее всего не понял) ее значение, с чем связаны его мучительные поиски возможного объяснения указанных затруднений в течение всей жизни.

6.5. Возникновение приспособлений — результат действия отбора

С глубокой древности натуралистов поражала гармония живых существ с окружающими условиями («органическая целесообразность»), что не находило научного объяснения до появления теории естественного отбора. Одна из заслуг теории отбора состоит именно в объяснении данного феномена, исходя из представлений о значении направленных и индивидуальных уклонений, служащих материалом для отбора. Действия отбора на такие уклонения и приводят к возникновению целесообразных, приспособительных свойств в ряду поколений. Это предположение Ч. Дарвин демонстрировал на примерах приобретения красоты в природе (окраска и форма цветков растений, взаимосвязь органов, органы высокой степени совершенства и сложные инстинкты и т.п.). Гармония живой

природы не является изначальной, а складывается в процессе действия отбора как результат расхождения признаков (дивергенции) в ряду поколений.

О том, что целесообразность незначительна и неабсолютна доказываются многими примерами наличия: 1) несоответствия строения органов и образа жизни (горные гуси имеют перепонки на пальцах, водная птица олепка — не имеет); 2) ошибок инстинктов; 3) маловажных органов и атакизмов; 4) дистилогических изменений у домашних животных и культурных растений; 5) наличие в генофонде популяций летальных и полужетальных мутаций в виде «генетического груза»; 6) самые тонкие приспособления не гарантируют абсолютный успех в размножении и выживании, так как носят относительный характер.

Принцип дивергенции состоит в выживании под действием отбора особей в потомстве, которые наиболее уклонились от исходной формы в разных направлениях, отвечая условиям существования. Разнонаправленная и случайная изменчивость повышает вероятность подхвата отбором одного из возможных ее направлений, что придает эволюционному процессу закономерный, обязательный характер. Любое изменение исходно случайно к окончательному результату действия отбора. Ибо одна и та же мутация может иметь различное значение для успеха размножения в зависимости от условий отбора, что показано экспериментально. В теории естественно-го отбора объясняется, каким образом случайность (индивидуальные, наследственные уклонения) превращается в необходимость — приспособление в ряду поколений.

При этом Ч. Дарвин любое приобретение, в том числе прогрессивное, рассматривал под углом приспособления и механизма накатывающего действия отбора. Повышение организации происходит таким же путем, но не является обязательным результатом отбора. Обязательный результат отбора выражается в стремлении особей в ряду поколений «сделаться более и все более совершенным по отношению к окружающим условиям, в процессе которого возможен и постепенный прогресс организаций» (Дарвин).

Принцип совершенствования при дивергенции предполагает обязательное вымирание промежуточных форм, как не выдерживающих конкуренцию между крайними уклонениями, являющимися более приспособленными. Во времена Ч. Дарвина ряд положений его теории, в том числе механизм выработки приспособления, опирались на косвенные данные, характеризующие различия в приспособленности у обитателей разных условий (приспособление насекомых к опылению, отношение жертвы и хищника, вымирание видов,

окраска цветков и т.п.). Экспериментальное подтверждение теории отбора получила в начале XX в., особенно с развитием экологии и генетики (см. ниже), были конкретизированы формы и механизм действия естественного отбора в учении о микроэволюции (Ф. Добржанский, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.Б. Форд, Дж. Холдейн, Дж. Хаксли, И.И. Шмальгаузен и др.). В учении о микроэволюции получила экспериментальное доказательство также накапливающая и творческая роль естественного отбора.

6.6. Оценка учения Ч. Дарвина

С момента опубликования «Происхождения видов» учение Ч. Дарвина привлекает постоянное внимание, его оценка менялась в разные периоды (Л.С. Берг, 1924; К.М. Завадский, 1973; Н.Г. Рубайлова, 1981 и др.). Острога и направления критики менялись, хотя общий пафос ее «о недостаточности принципа отбора» для объяснения всех проявлений эволюции сохраняется и ныне. Здесь нет необходимости приводить аргументацию критиков и высказывания в пользу теории отбора. И сам Ч. Дарвин отмечал, что «...я убежден, что естественный отбор был самым важным, но не исключительно фактором изменения».

Какие бы изменения не окажутся в будущем в понимании механизма и направлений эволюции, теория естественного отбора пока удовлетворительно объясняет следующие факты: 1) возникновение многообразия органических форм на основе единства их происхождения — принцип монофилии; 2) приспособленность видов к окружающим условиям — принцип целесообразности; 3) доминирующую роль естественных процессов и законов в постепенном историческом развитии живой природы — принцип историчности развития; 4) соотношение между изменчивостью и реальностью видов в природе. Так, в 6-й главе «Происхождения видов» отмечено, что виды сделались довольно четко разграниченными объектами и никогда не представляют неразрешимого хаоса в природе; 5) для своего времени учение об отборе представляло грандиозное обобщение фактического материала биологии под углом идеи развития. В этой связи Ч. Дарвин писал, что «невозможно допустить, чтобы ложная теория объясняла столь удовлетворительно, как это делает теория естественного отбора, различные обширные группы фактов, которые были только что перечислены» (Соч., т. 3, с. 659).

Влияние теории Ч. Дарвина на последующий прогресс биологии огромно и общепризнано, несмотря на ее критику. Она позволила переворот в методологии биологии, способствуя утвержде-

нию исторического взгляда на прошлое, настоящее и будущее живой природы.

Одна из общепризнанных заслуг дарвинизма — введение в биологию исторического метода, как метода познания (К.А.Тимирязев). С его введением утверждается методологический принцип о необходимости изучения живой природы как сравнительный ряд форм, изменяющихся во времени и пространстве. Как подчеркнул Н.Н.Воронцов (1999, с. 377), с проникновением исторического метода в полевую и музейную биологию исчезла «описательная биология».

Такой подход оказался исключительно плодотворным почти во всех областях биологии и сегодня остается одной из фундаментальных ее основ. В этом смысле пока нет равных теории Ч.Дарвина в объяснении процесса эволюции. В деталях, конечно, она дополняется и уточняется с накоплением новых фактов. Так, ныне ведутся дискуссии о постепенном или скачкообразном возникновении видов, приложимости принципа отбора к молекулярному уровню, о механизмах эволюции экосистем и надвидовой эволюции (макроэволюции) и т.д. (см. гл. 9). К дискуссионным вопросам относятся и оценка процесса эволюции только как адаптациигогенез. В свое время С.С.Четвериков (1926), опираясь на наличие неадаптивных признаков, считал, что весь процесс эволюции не укладывается в тезис о закреплении только адаптивных признаков в процессе отбора. Такие дискуссии вполне допустимы в ходе развития науки, они определяют ее успехи и перспективы (см. 9.2).

Глава 7

Успехи развития биологии во второй половине XIX в. и ее эволюционные направления

В заключительной главе «Происхождение видов» Ч. Дарвин подчеркивал, что когда «взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми», следует ожидать глубокий переворот в понимании естественной истории во всех областях биологии. Это его предсказание полностью подтвердилось последующим развитием науки. Под влиянием теории естественного отбора начинается перестройка методологии исследований в биологии, что привело к формированию эволюционных направлений в разных ее областях. В этом смысле теорию Ч. Дарвина рассматривают как начало новой эры не только в науке о жизни, но и мышлении человечества.

Следует напомнить о широком привлечении Ч. Дарвином материалов разных разделов биологии при обосновании своего учения. Этим он продемонстрировал, что принцип развития не чужд для биологии, хотя его применение шло болезненно и в борьбе идей. Теория Ч. Дарвина способствовала прежде всего утверждению данного принципа путем рассмотрения явлений живой природы с точки зрения их истории, прошлых условий ее развития. С момента внедрения принципа развития историзма факты опосредственной биологии обрели смысл для выяснения генетических связей и приспособительных особенностей таксонов. Под этим углом шло и последующее накопление фактов в биологии, чем и объясняются невиданные до того успехи ее развития во второй половине XIX в., включая и классические разделы изучения живой природы.

7.1. Эволюционное направление в палеонтологии и систематике

Эти науки, несмотря на специфику методов и объектов исследования, имеют много общего. Они призваны изучать многообразие форм живой природы и вскрывать генетические связи между ними построением филогенетических, родословных рядов. Поэтому умственно рассматривать их выводы и материал в сравнительном плане.

До возникновения учения Ч. Дарвина в систематике и палеонтологии сильна была позиция креационизма. В частности, виды рассматривались как изначально созданные и неизменные (К. Линней), а наблюдаемая в геологических слоях смена ископаемых форм — как результат отдельных актов творения после очередных катастроф (Ж. Кювье). Особенно антиэволюционные позиции сильны были в палеонтологии и выступали в форме катастрофизма, сальтационизма и неоламаркизма. Как отмечает Н.Н. Воронцов (1999, с. 423), даже при описании непрерывных рядов ископаемых паллодин постепенный характер изменчивости пытались объяснить наследованием приобретенных признаков. Систематики и палеонтологи, воспитанные на подобных идеях, встретили критически теорию Дарвина (Л. Агассис, Р. Оуэн и др.). Им была чужда сама идея последовательности изменения и генетической связи между разными группами и царствами живой природы. Тем не менее как справедливо заметил Н.Н. Воронцов (1999, с. 310), созданная К. Линнеем схема классификации в большей степени подготовила почву для последующего восприятия принципов эволюционизма, нежели наивный трансформизм Ж. Бюффона, Ж.-Б. Ламарка, Ж. Сент-Илера.

Положение в указанных областях резко изменилось с 1859 г. после проникновения в них принципа историзма при анализе фактического материала. Первенство в этом, пожалуй, принадлежало палеонтологам, которые при описании и инвентаризации материала решительно стали на путь его исторического объяснения. Начинается период построения палеонтологических рядов ископаемых форм на эволюционной основе. Такой ряд был построен для третичных паллодин (Н. Неймайр, 1845—1890) с демонстрацией последовательности изменений в строении раковины (рис. 11). Однако наибольшее теоретическое развитие такие исследования получили на примере эволюции копытных (В.О. Ковалевский, 1842—1883), приведшей к глубоким морфофизиологическим изменениям в связи с переходом их предков к степному образу жизни.

При этом отмечена сопряженность эволюции конечностей, зубной системы и скелета миациенового члвчрехваталого и небольшого животного (рис. 12, *Anchitherium australensis* Сов) в связи с вынуж-

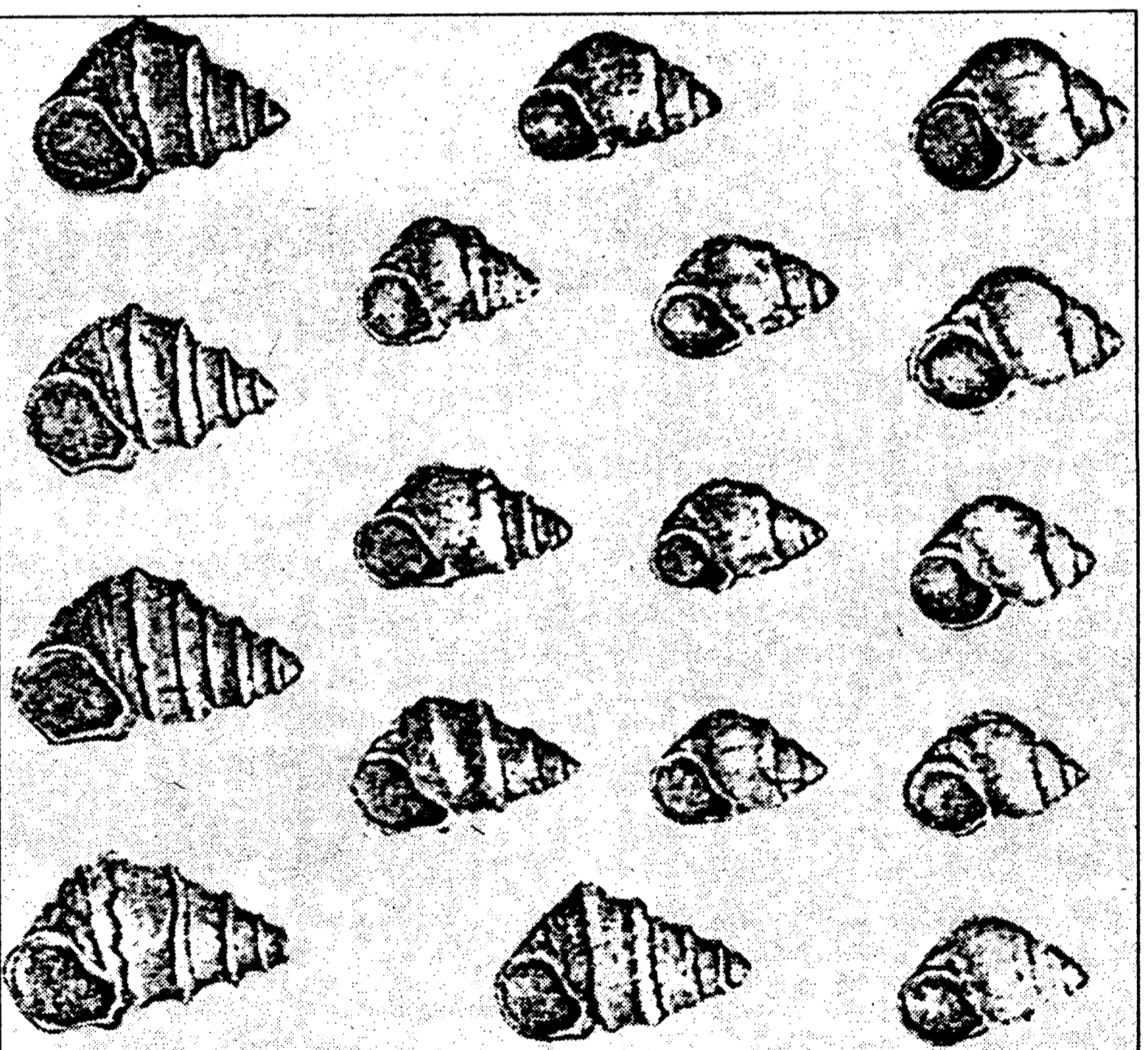


Рис. 11. Эволюционный ряд паллодин (по М. Неймайру, 1875)

денным выходом из лесов после их поредения (рис. 12). Степной образ жизни требовал от животных других качеств (быстрота бега, обзор пространства, питание жесткой растительностью и т.д.), что приводит к перестройке конечностей в направлении укорочения и уменьшения числа пальцев с преобладанием опорной функции третьего — среднего пальца. Развитие последнего сопровождалось как редукцией (адаптивный), так и без редукции (инадаптивный путь) боковых пальцев — «закон В. Ковалевского». При инадаптивном пути отношение между запястьем, предплюсневой и метаподием в конечности сохраняются те же, что и у члвчрехваталого предка. Поэтому третий палец не получал заметной опоры на косточках запястья или предплюсны за счет редуцированных пальцев, хотя животное становится однопалым. Такая нога при беге по неровному и твердому грунту быстро ломалась. Только у некоторых животных замечаются изменения строения запястья с полным освобождением

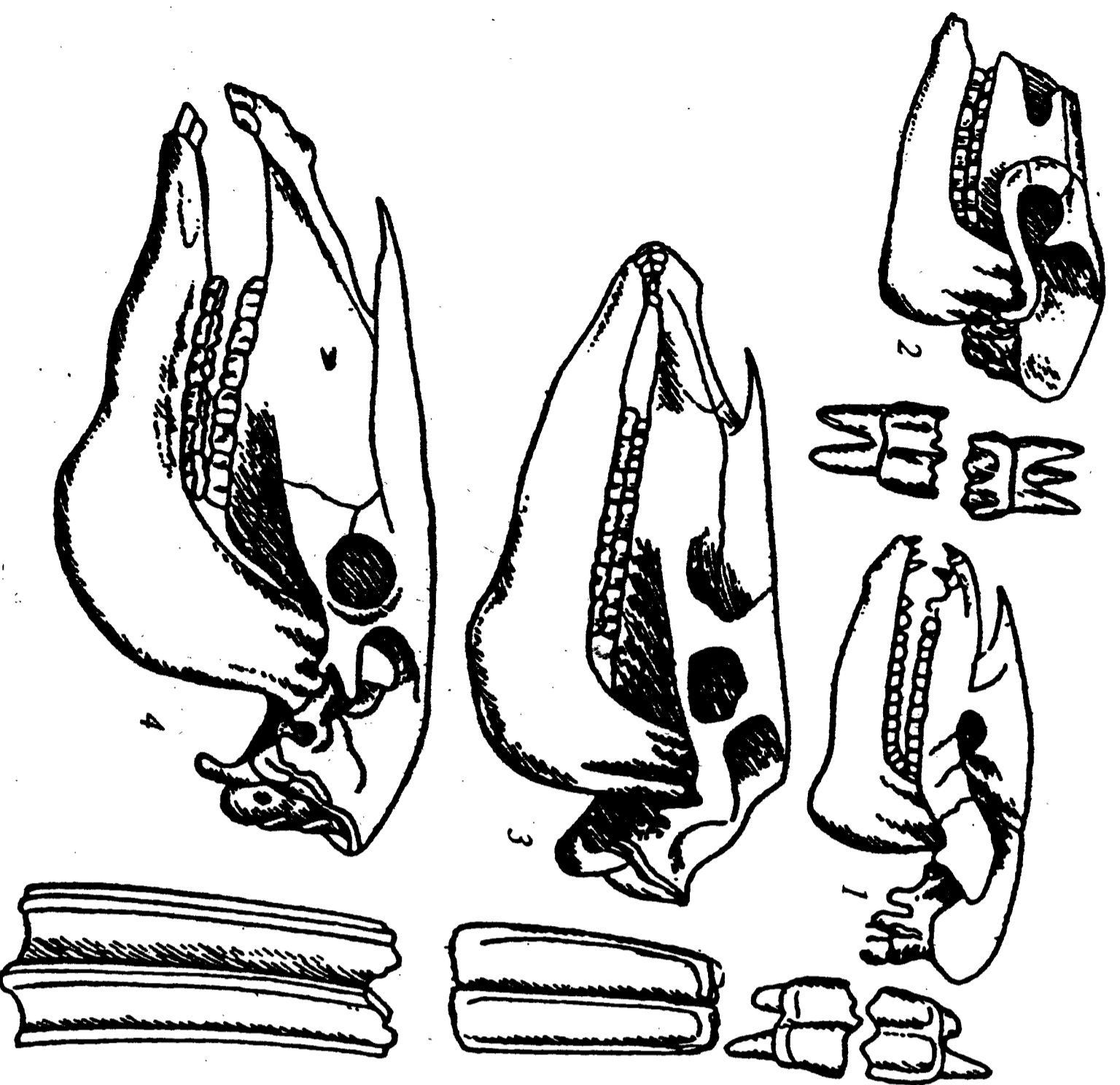


Рис. 12. Строение черепов у *Palaeotherium* (1), *Architherium* (2), *Hippopotamion* (3) и лошади (4) (по В. В. Ковалевскому)

места редуцированных пальцев за счет отодвигания последних в сторону. При этом средний палец получает большую опору на всех костях запястья и предплюсны, занимая поверхность, принадлежавшую ранее боковым пальцам. Это адаптивный путь эволюции, давший начало всем копытным. При инадаптивной эволюции, которая вначале имела более быстрые темпы, изменения в конечностях сопроваждались сохранением старых коррелятивных связей. У адаптивных же ветвей (одно- и двухпалые копытные) отношения между отделами конечностей сильно менялись вплоть до сращения пластинных и плюсовых костей у парнокопытных. Пережевывание жесткой пищи вместе с механическими частями почвы привело к преобразованию зубной системы (покрытие зубов эмалью, увеличение жевательной поверхности), усилению мощности и размеров челюстей, удлинению черепа и сдвигу глазниц назад (улучшает обзор пространства). В заслугу В. О. Ковалевскому ставится не только применение эволюционного метода для восстановления филогенеза,

но и возможность установления исторической преемственности форм (Н. Н. Воронцов, 1999, с. 354). Новые признаки, подчеркивает Ковалевский, не появляются внезапно, а развиваются медленно, как и исчезновение. Признак постепенно делается редким, а потом исчезает. Он ставит проблему мозаичности эволюции и возможности решения сходных задач в эволюции разными путями.

В истории развития многих групп вначале появляются инадаптивные особи. В конечном итоге адаптивная перестройка, сопровождающаяся изменением старых коррелятивных связей, вытесняет представителей инадаптивного пути.

Идея о возникновении приспособлений в связи с изменением образа жизни на примере ископаемых рыб, динозавров и млекопитающих получила дальнейшее развитие в трудах Луи Долло (1857—1931). Следуя анализу В. О. Ковалевского, Л. Долло показал, что изучение скелета ископаемых позволяет судить не только об их образе жизни, но и предков. Так, у третичных черепах он обнаружил следы двух редуцированных панцирей как результат неоднократного перехода их предков от сухопутного к морскому образу жизни. На примере изучения ископаемых рыб Л. Долло формулирует закон «необратимости эволюции». Согласно его представлениям, даже при повторении прежних экологических условий прошлого развития новые приспособления таксона возникнут уже на иной генетической основе. По этой причине эволюция делается необратимой. Однако отечественный зоолог П. П. Сушкин (1868—1928) обратил внимание на возможность повторного появления отдельных признаков (реверсия), что подтверждается и появлением обратных мутаций. В целом же эволюция делается статистически необратимым явлением в живой природе, т. е. исключается повторение всего генофонда вида.

Во второй половине XIX в. палеонтологами были описаны новые формы ископаемых: археоптерикс, динорнис, палеозойские амфибии, пермские травоядные и хищные пресмыкающиеся, мезозойские ящеры, мезозойские и третичные четвероногие, зубастые птицы на Кавказе, в Северной Америке. Ископаемые Северной Америки пролили свет на эволюцию копытных. В разных районах Земли (Гренландия, Северная Америка и др.) были описаны остатки ископаемых растений. Э. Коп (1840—1897) описал несколько сот ископаемых позвоночных и показал, что высокоспециализированные не могут дать начало новым типам — «закон неспециализированных». В то же время Э. Коп отстаивал антиэволюционные взгляды, опиравшиеся на признание роли «энергии, силы роста» в эволюции. Энергия роста, отмечает Э. Коп, распределяется неравномерно в ор-

анизме, что якобы вызывает ускорение одних, где ее много (акселерация) и замедление (ретардация) роста у других, т.е. эволюции. Отличия живых тел от неживых он находит в наличии анагенетической энергии — «энергия роста», ее проявление лежит и в основе «филогенетического роста» — багмогенезиса. Багмогенезис совершается только в соответствии с направлением изменения среды, т.е. приспособительно. Роль отбора в этой концепции не учитывалась.

Успехи систематики также оказались выразительными. Систематики касались одного из древних и сложных вопросов о родственных отношениях современных организмов и их связи с прошлыми существами. К таким анализам призывал и Ч. Дарвин, говоря о принципах естественной системы, отражающей генеалогию организмов по комплексу признаков. Общность происхождения «представляет собой единственную известную причину сходства организмов» (Дарвин, Соч., т. 3, с. 641), которая должна быть положена в основу естественной системы.

Особенно отличился в построении таких систем Э. Геккель (1834—1919), привлекая данные анатомии, палеонтологии и индивидуального развития организмов — «метод тройного параллелизма» (рис. 13). Он впервые предложил «обобщающее филогенетическое древо» органического мира, где растения, простейшие и животные оказались связанными между собой происхождением из общего гипотетического корня «монер» (безядерное существо). Величину расхождения между ветвями «древа» рассматривал как степень отношения родственных связей между организмами.

Несмотря на то что многие «ветви древа», предложенного Э. Геккелем, в последующем были отвергнуты как фантастические, он вошел в историю науки своим подходом отразить генеалогию в виде естественной системы. С именем Э. Геккеля и его идеями связано описание и дарвиновское истолкование деления многоклеточных на двух- и трехслойных, радиально симметричных и билатеральных, позвоночных — на анамний и амниот и т.д. (Н.Н. Воронцов, 1999, с. 315).

Подход его оказался весьма многообещающим в биологии, так как крупные систематические категории он изобразил как самостоятельные стволы древа, развивающегося из единого корня. С помощью таких «древ» Э. Геккель пытался восстановить общую картину эволюции органического мира, отвечающую теории естественного отбора. При этом для него основным было не единство «плана строения», а общность происхождения существ. Попытка создания монофилетической схемы органического мира Э. Геккель «пошел много дальше Ч. Дарвина» (Н.Н. Воронцов, 1999, с. 313), допуская-

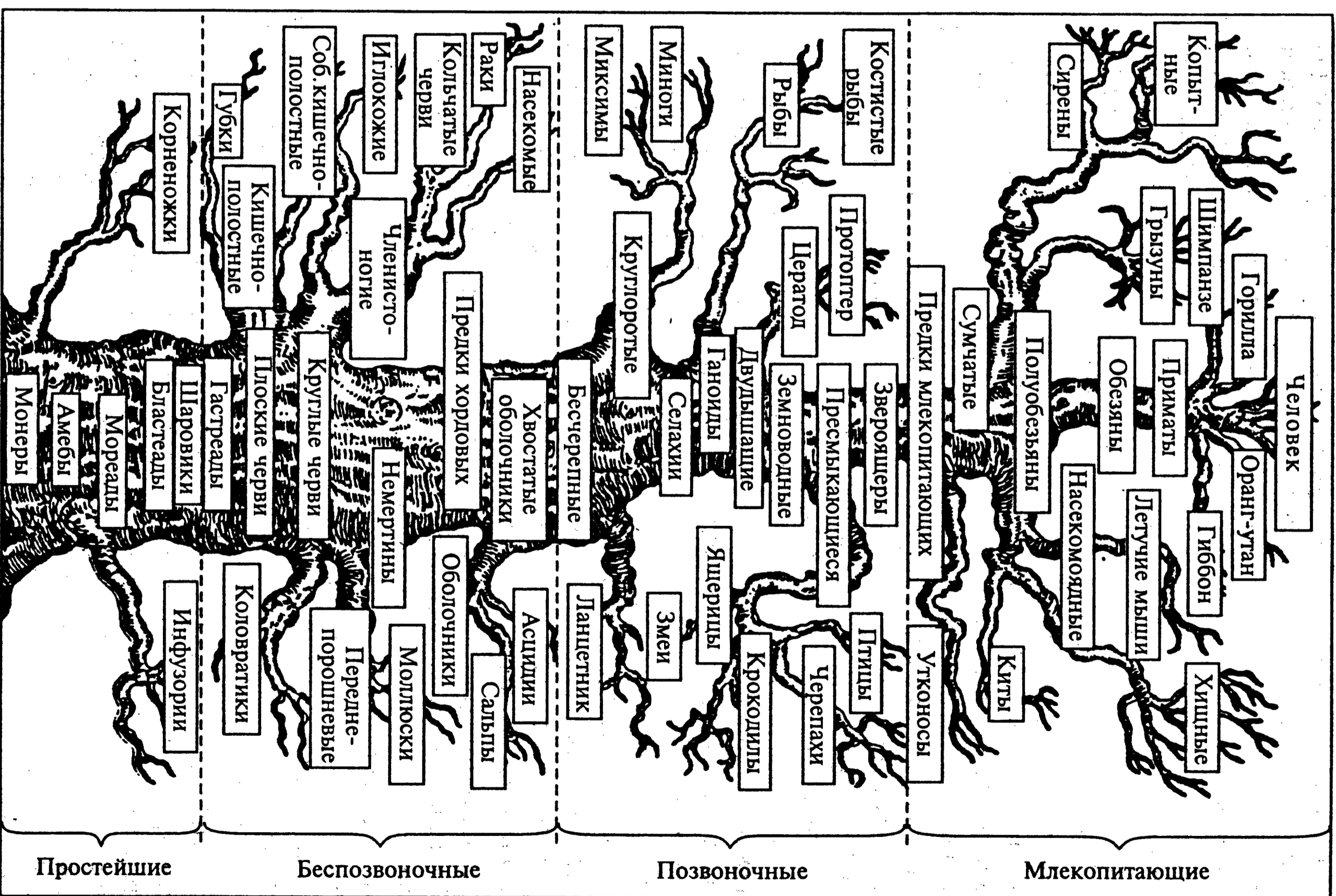


Рис. 13. Родословное древо животного царства (по Э. Геккелю)

шего происхождения животных и растений от нескольких родона-
чальных форм (Дарвин, 1939, Соч., т. 3, с. 662).

Э. Геккель пытался конкретизировать «филогенетическое дре-
во» животных и данные эмбриологии, опираясь на сходство типа
дробления желтка у представителей разных классов (губки, медузы,
оболочники, бесчерепные). Однако здесь его постигла неудача. В
этом отношении более удачными оказались попытки Т. Гексли,
опиравшиеся на наличие вторичной полости тела. Тем не менее и
его система деления животных по типу образования вторичной по-
лости тела не выдержала критики. С другой стороны, Т. Гексли
сравнением строения таза рептилий и птиц установил их родствен-
ные отношения, происхождение вторых от первых. Опираясь на
данные морфологии, эмбриологии и палеонтологии, он не только
обосновал сходство человека с обезьяной, но и происхождение че-
ловека от последней.

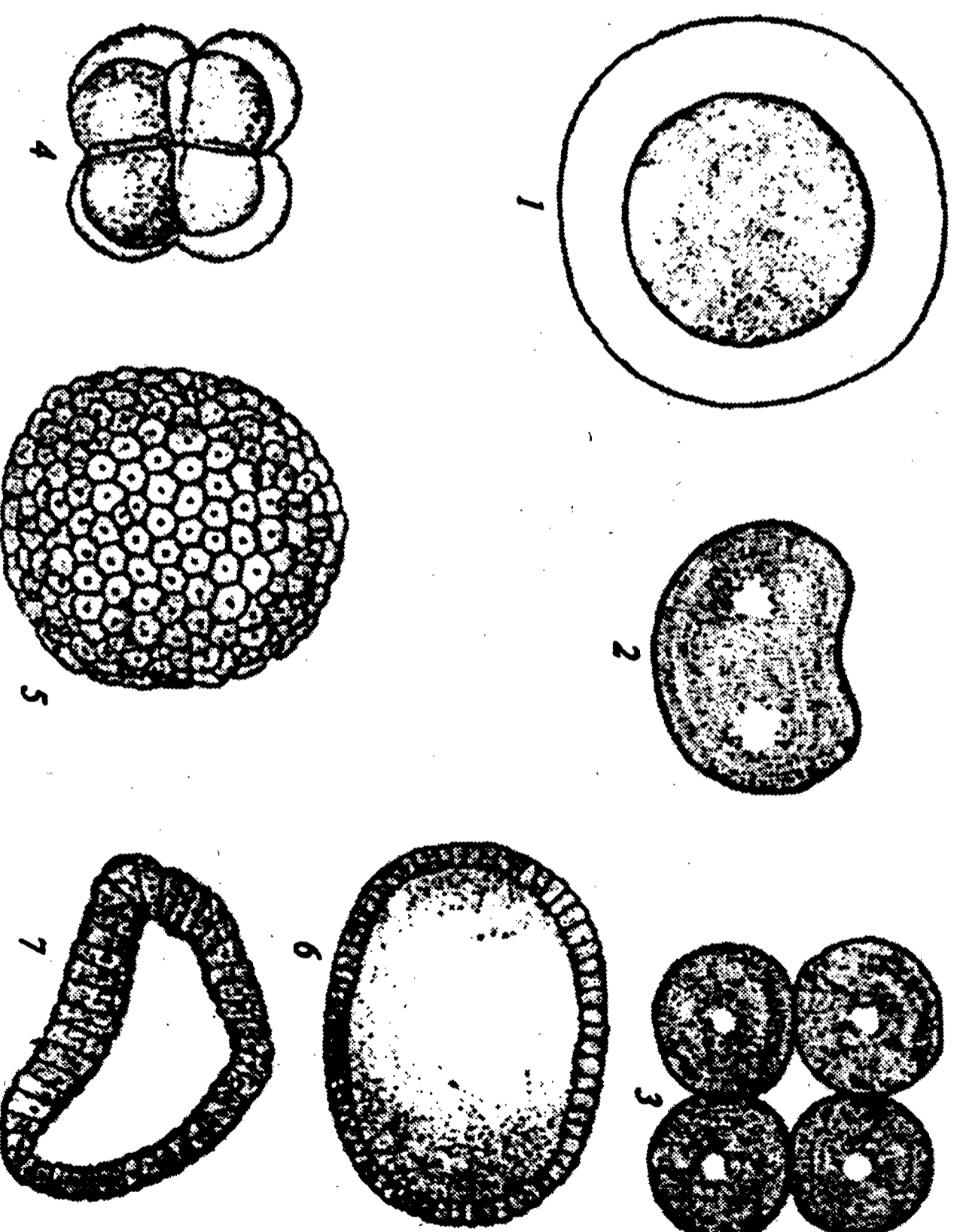
Одним из важных достижений систематики во второй полови-
не XIX в. следует признать наведение порядка в основных ее кате-
гориях, что особенно важно было сделать в связи с завершением
периода интенсивного описания новых видов. При этом были
предложены системы животных (К. Клаус, Э. Дункестер, К. Гроб-
бен, Б. Гатчек, А. Ланге и др.), низших (А. де Бари, О. Брефельд,
И. Эрикссон, В. А. Траншель, А. А. Ячевский, Д. С. Пенковский и
др.) и высших (Э. Краузе, А. Эйхлер, А. Энглер, Ф. Ван-Тигем,
Д. Бентом, Д. Гукер и др.) растений, опирающиеся на учет разных
признаков. Хотя многие из них остаются искусственными, они все
же способствовали развитию филогенетического направления в
систематике.

7.2. Развитие эмбриологии животных и растений

Взаимовлияние эмбриологии и эволюционного учения имело
значение для их общего развития. В эмбриологии продолжались
традиции сравнительного изучения начальных стадий развития по-
звоночных, но мало еще проводились исследования зародышевого
развития беспозвоночных, имеющиеся данные в этой области не
были обобщены вокруг общей идеи. По этой причине идея отсут-
ствия переходов между разными типами развития животных
(Ж. Кювье, К. Бэр) господствовала в эмбриологии до середины
XIX в., как противоречащая идее единства происхождения и орга-
низации животных.

Прогресс в изучении эмбрионального развития беспозвоночных
и сходства его стадий с позвоночными был достигнут благодаря ис-
следованиям А. О. Ковалевского (1840—1901), И. И. Мечникова
(1845—1916), Ф. Мюллера (1821—1897), которые и оказались у ис-
токов эволюционной эмбриологии.

Эмбриология до А. О. Ковалевского разрабатывалась на примере
отдельных позвоночных и, в принципе, отрицала единство происхо-
ждения животного мира, чем и противостояла идее эволюции.
А. О. Ковалевский, исследуя эмбриональное развитие ланцетника
(1865) — позвоночного животного без хорды и головного мозга, —
показал не только отличие дробления его яиц от такого у лягушки
и минюг, но сходство с дроблением яиц низших беспозвоночных (из
бластомер образуется полый шар, наружная поверхность зародыша
имеет реснички, происходит вытягивание в длину как и у личинки
медуз). Вслед за этим развитие ланцетника идет уже по типу позво-
ночных, а именно способ образования нервной системы в виде ме-
дуллярной трубки как у зародышей амфибии, закладка под ней хор-
ды, образование ротового отверстия, хвостового плавника (рис. 14).
А. О. Ковалевский в эмбриональном развитии ланцетника увидел
сходство ранних этапов онтогенеза беспозвоночных и позвоночных.



Р и с. 14. Начальные стадии дробления яйца ланцетника (по А. В. Ковалев-
скому): цифры — последовательные стадии

В этом же плане им было исследовано эмбриональное развитие асцидий, у которых сходно с позвоночными закладываются нервная система и хорда. Так, свободно плавающая личинка оболочников (асцидий) внешне сходна с головастиком, имеет хорду, нервную трубку и бокаловидный глаз, т.е. имеет характерные для хордовых признаки. В последующем, у личинки наступает преобразование в связи с переходом на взрослых стадиях к сидячему образу жизни, и асцидии обретают черты, сходные с беспозвоночными. Тем самым он доказал ошибочность отнесения асцидий к моллюскам. Эти результаты были оценены Ч. Дарвином, как «открытие величайшего значения... как ключ к источнику, из которого произошли позвоночные» (Соч., т.5, с. 269). Однако К. Бэр (1873) выступил против сравнения асцидий с позвоночными, предпочитая оставлять их как представителя двустворчатых моллюсков. И.И. Мечников также первоначально не согласился с выводами А.О. Ковалевского.

Последующие исследования подтвердили гомологию зародышевых листков позвоночных и беспозвоночных (И.И. Мечников, А.О. Ковалевский), что имело важное значение для утверждения идеи единства происхождения многоклеточных животных вообще. Написанные гомологии удалась убедительно показать А.О. Ковалевскому и на примере изучения эмбрионального развития членистоногих, моллюсков, малощетинковых кольчецов. Применяв метод окрашивания микротомных срезов, он не только показал наличие у беспозвоночных трех зародышевых листков, но и образование из них сходных с позвоночными структур.

Опираясь на теорию зародышевых листков, Э. Геккель пытался воссоздать предполагаемого предка животных — «теорию гастрей». При этом монофилетическое развитие животных он выводит от гипотетической гастреи — гаструподобного существа, так как многоклеточные животные неизменно образуют два первичных зародышевых листка, неизменно обладают настоящим кишечником, а затем идут дифференцировки осей симметрии в целом. При этом Э. Геккель использовал факт наличия у губок первичного кишечника, что он считал достаточным для признания общности происхождения всех многоклеточных животных.

Последнее его положение явно противоречило фактам возникновения гаструпы у беспозвоночных разными путями (А.О. Ковалевский, И.И. Мечников), а также ограниченности в природе гаструподобных существ (В.В. Зеленский). Так, у бескишечных турбеллярий отсутствует пищеварительная полость, у них первично пищеварение происходит в клетках внутренней паренхимы. В своих построениях Э. Геккель исходил из предположения, что нерасхож-

дение дочерних клеток при делении простейших приводит к образованию полого шара наподобие вольвокса. После выпячивания одной из сторон шара якобы образуются гаструподобные существа.

Происхождением многоклеточных интересовался и И.И. Мечников. Опираясь на свои данные эмбрионального развития медуз (1886), он выдвинул теорию паренхимеллы — фагоцителлы. С учетом способа питания низших многоклеточных животных (внутриклеточное пищеварение у губок) пришел к выводу, что гаструпация не первична, а представляет результат внедрения части клетки гаструпы вовнутрь шарообразного зародыша. Предком многоклеточных существ И.И. Мечников считал колониальные шаровидные простейшие. Все клетки такого шаровидного образования несут не только жгутики, но и участвуют в питании. Клетки, сумевшие захватить пищу участком голый протоплазмы, постепенно специализируются и теряют жгутики, затем частично мигрируют вовнутрь шаровидной колонии. Из них образуется внутренний слой — фагоцитобласт. Эти существа дают начало губкам и бескишечным турбелляриям (И.И. Мечников). Наружная же стенка такого шара дает начало эктодерме. Вопрос о происхождении многоклеточных животных ныне получил иное развитие, хотя и некоторое подтверждение идей И.И. Мечникова.

Исследования по эмбриологии животных способствовали так же постановке проблемы взаимоотношения индивидуального и исторического развития — онто- и филогенеза (Ф. Мюллер, Э. Геккель). При этом было признано, что любая стадия онтогенеза может подвергаться эволюционным преобразованиям разными способами (Ф. Мюллер), что опровергает вывод Э. Геккеля об онтогенезе, как о кратком и сжатом повторении филогенеза вида. Такое повторение допускается лишь в случае, когда происходит добавление новых стадий на конечных этапах онтогенеза (надставки — анаболии). С другой стороны, Ф. Мюллер продемонстрировал возможность дивергенции даже близких видов на ранних, средних и поздних этапах эмбриогенеза в связи с их приспособлением к условиям существования. От этого и зависит полнота рекапитуляции (повторение) признаков предков в онтогенезе. Подобные наблюдения имели значение для оценки филогенетического родства таксонов, принимая во внимание, что в развитии особи отражается история вида («биогенетический закон»). Таким образом, эмбриологический метод превратился в составную часть метода «тройного параллелизма» при изучении эволюции (Э. Геккель). Унаследованным от древних предков признакам («палингенезы») Э. Геккель отводил основную

роль при выяснении филогенетических отношений таксонов. Несмотря на положительное влияние такого подхода при разработке вопросов филогении, он оказался недостаточным во многих случаях. Э. Геккель слишком упрощенно и односторонне подошел к оценке взаимоотношений онто- и филогенеза, что впоследствии было подвергнуто критике (см. гл. 8) с учетом отсутствия полного повторения филогенеза в онтогенезе. Э. Геккель был категоричен, утверждая, что «либо существует прямая и причинная связь между онтогенезом и филогенезом; либо нет...; третья исключается. Либо эпигенез и эволюционная теория, «либо преформация и акт творения» (Ф. Мюллер, Э. Геккель, 1940, с. 193). Эту связь филогенеза и онтогенеза, проявляемую в развитии индивидуума, Э. Геккель назвал «основным биогенетическим законом». Несмотря на упрощенность подхода Э. Геккеля, принцип рекапитуляции все еще используется в биологии, как один из подходов при воссоздании картины филогенеза вида. И для расматриваемой эпохи Э. Геккель остается наиболее авторитетной фигурой за утверждение идей дарвинизма и развития его. В этой связи следует отметить значение его прогноза о существовании промежуточных форм между обезьяной и человеком, названных им питекантропом. Остатки его скелета в 1872 г. были описаны Э. Дюбуа Реймон на Яве. Стремление Э. Геккеля популяризовать научные факты в угоду своим многочисленным идеям способствовало тому, что... «он, отбросив строго научные приемы», часто становился на путь дилетантизма (И.И. Мечников).

Исследования в области эмбрионального развития растений в указанный период не привлекли столь же теоретического интереса, как в эмбриологии животных. Среди эмбриологических исследований растений следует упомянуть раскрытие роли перекрестного опыления в жизни растений (Ч. Дарвин, А.Н. Бекетов, А.Ф. Баталин и др.) и приспособлений к нему у разных видов, изучение механизма оплодотворения и строения зародышевого мешка (Э. Страсбургер, И.Н. Горожанкин, В.И. Беляев) и пыльцы (Э. Страсбургер). В 70-х годах XIX в. был описан процесс оплодотворения у голосеменных (Э. Страсбургер), где ошибочно представлялось растворение половых ядер пыльцевой трубки и участие в оплодотворении только образовавшегося при этом ядерного бесформенного вещества, впоследствии вновь обретающего якобы форму «семенного ядра». Истинная картина оплодотворения голосеменных была выявлена в исследованиях И.Н. Горожанкина (1848—1904), который у хвойных описал слияние одного из ядер пыльцевой трубки (проникающего через отверстие микропиле зародышевого мешка) с ядром яйцеклетки. Под влиянием наблюдений И.Н. Горожанкина впоследствии и Э. Страсбургер изме-

нил свои взгляды о растворении ядер перед оплодотворением. Последний на других объектах не только подтвердил основные выводы первого, но и обнаружил в пыльцевой трубке покрытосеменных три ядра (1 вегетативное и 2 генеративных).

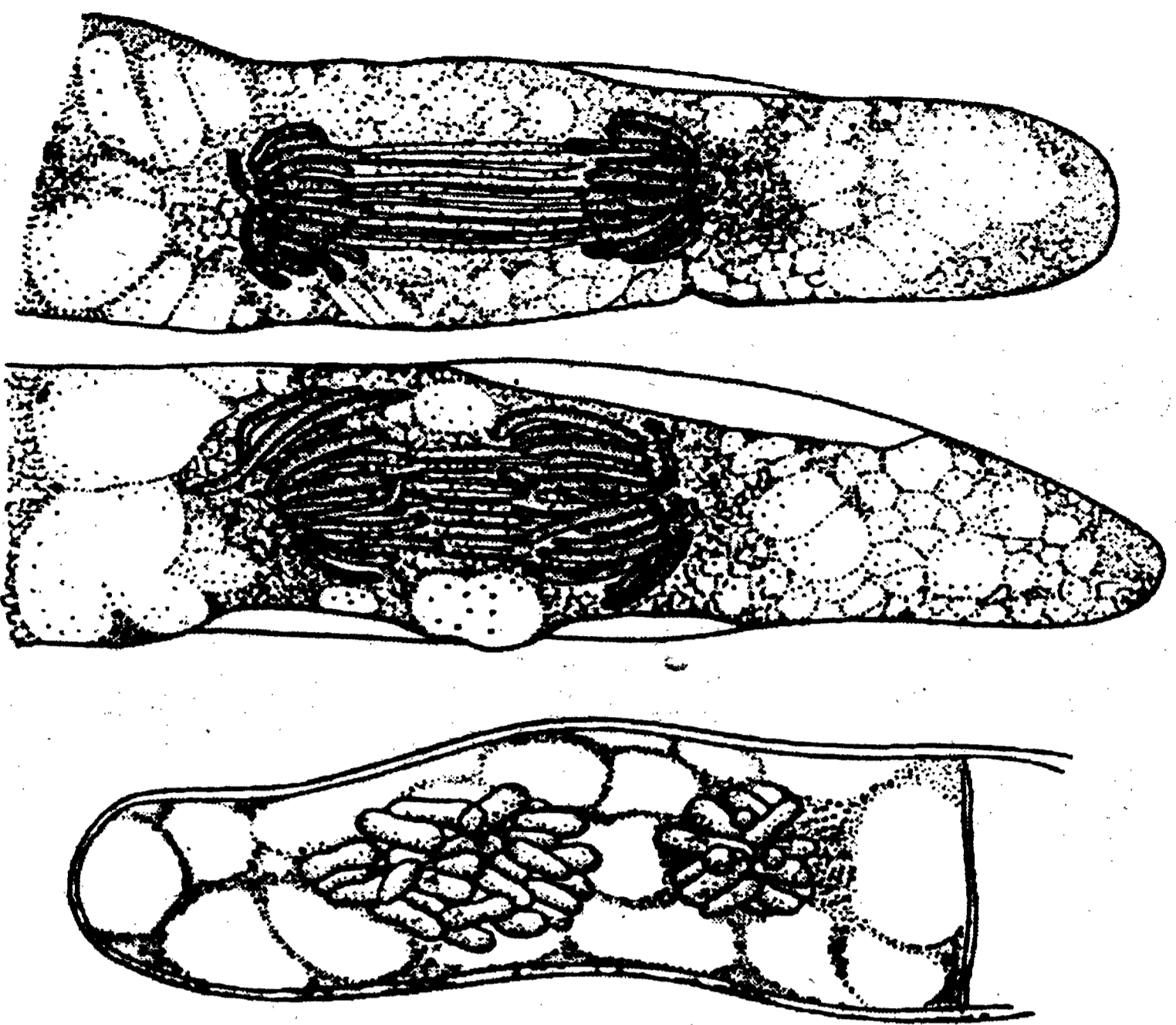
Важной вехой в развитии эмбриологии растений признаны работы С.Г. Навашина (1857—1930), открывшего явление двойного оплодотворения у покрытосеменных (1898). Ему удалось показать проникновение из пыльцевой трубки в зародышевый мешок двух ядер, одно из которых сливается с яйцеклеткой, другое — с вторичным ядром зародышевого мешка, приводя к образованию эндосперма. Отсюда и эндосперм стали расматривать как продукт полового процесса. Именно наличием двойного оплодотворения покрытосеменные и отличались от голосеменных при формировании семян и зародыша. Открытие С.Г. Навашина коренным образом изменило взгляд на процесс оплодотворения, что было по достоинству оценено научным миром и способствовало развитию исследований по оплодотворению покрытосеменных.

Исследования в области эмбриологии оказали влияние и на прогресс других областей биологии (см. гл. 8).

7.3. Успехи изучения структурно-функциональной организации живых существ

Усилиями специалистов в области цитологии, анатомии и физиологии был достигнут значительный прогресс в познании структурно-функциональной организации животных и растений, что обогатило представления о единстве их происхождения.

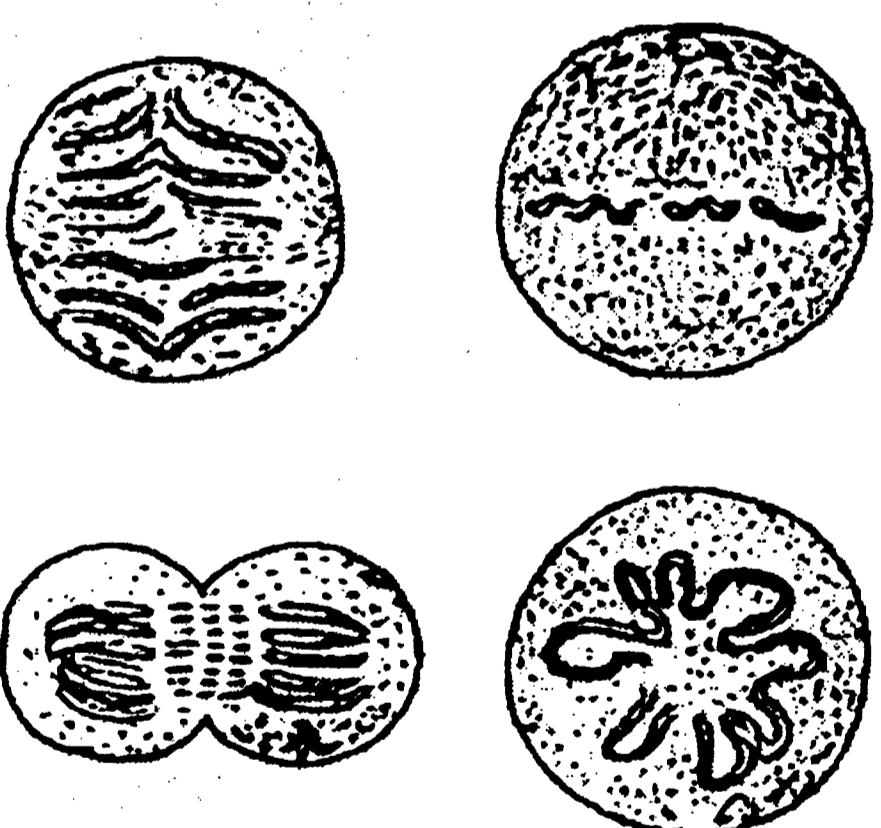
Во второй половине XIX в. существенные сдвиги достигнуты в вопросе, каким образом возникают клетки в развивающемся организме. Хотя клеточная теория организации жизни внесла ясность в общность происхождения разных царств, оставался еще спорным вопрос о способах возникновения самих клеток в онтогенезе. К тому же к возможности достижения прогресса в этом направлении нередко относились скептически (О. Декандоль), или допускалось спонтанное их образование без связи с другими клетками (К. Негели, Н. Прингсгейм), а иногда и в процессе их деления (Ф. Унгер). Несным оставалось участие ядра в делении клеток даже после наблюдений и описания рисунков метафазных и анафазных пластинок в тычиночной нити традесканции (рис. 15) и спорах плауна (Э. Руссов), дробящихся яйцах турбеллярии (рис. 16), и деления ядра (И.Д. Чистяков). Однако эти наблюдения не изменили представления о возникновении клеток в онтогенезе, так как не



Р и с. 15. Телофаза и анафаза в клетках тычиночной нити традесканции

прояснили последовательную картину преэмптентности процессов и фаз деления клетки (митоз), что было достигнуто в 1875 г. в работах ботаника Э. Страсбургера (рис. 17), зоологов О. Бючли и В. Майзеля. Для обозначения сложных процессов, происходящих при делении ядра, был предложен термин «кариокинез» (В. Шлейхер). Последовательные стадии митоза с описанием изменений ядра были представлены в 1878 г. В. Флемингом на примере развивающихся личинок саламандры. Он также описал явление расщепления отдельных хромосом на две с последующим их расхождением по дочерним клеткам. Наблюдение затем было подтверждено и детализировано при изучении деления клеток как животных (Э. Бенеден), так и растений (Э. Гейзер).

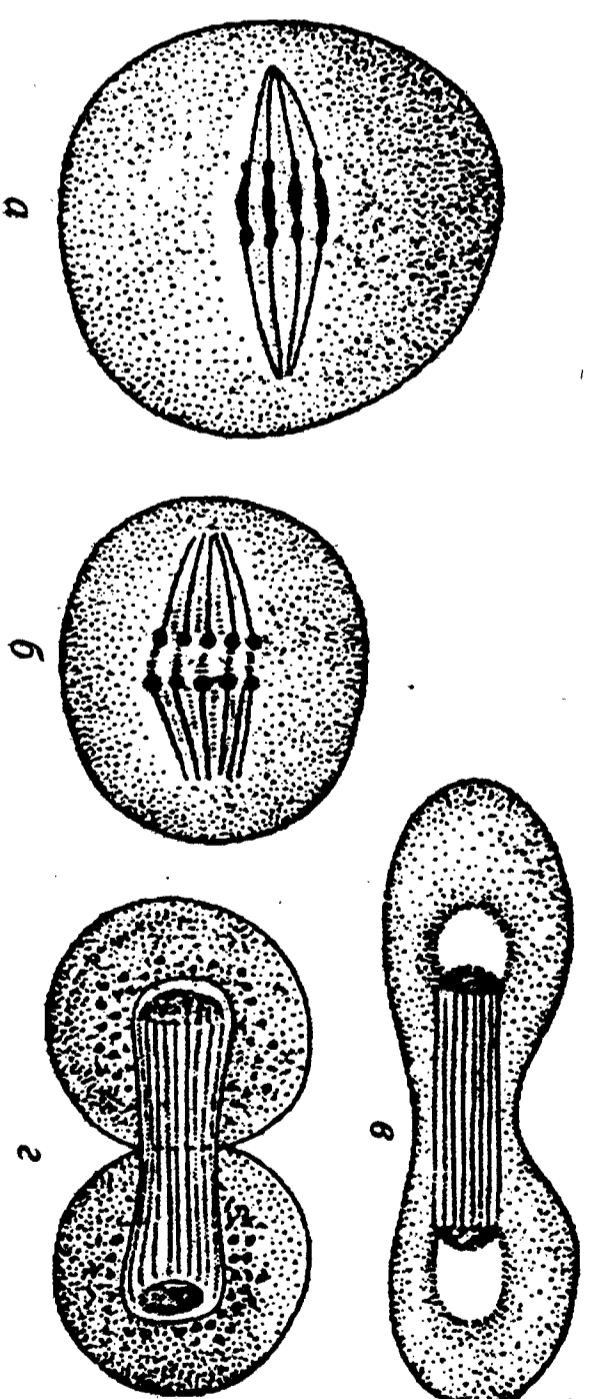
В области анатомии животных уделялось внимание комплексному изучению строения организмов, взаимосвязи и гомологии разных систем органов (Э. Геккель, К. Гегенбауэр), происхождению и эволюции черепа и конечностей позвоночных. Результаты таких ис-



Р и с. 16. Первое изображение митоза в дробящихся яйцах плоского червя (по А. Шнейдеру, 1873 из Е. Вермеля, 1970, с. 141)

следований легли в основу филогенетических древ, в чем преуспевал Э. Геккель (см. 7.2.).

Мода на построение филогенетических древ и развитие филогенетических исследований привела к важным обобщениям в области эволюционной морфологии (работы Э. Геккеля, Ф. Мюллера, А. О. Ковалевского). К этому следует еще добавить и такие обобщения, как правило необратимости эволюции (Л. Долло, 1893), происхождения от неспециализированных предков (Э. Копп, 1896), прогрессирующей специализации (Ш. Денере, 1876), а также обоснование принципов филогенетических изменений органов путем смены функций (А. Дорн) и субституции — замещения органов (Н. Клейненберг). Здесь коротко еще напомним о двух последних принципах. При замещении органов в ходе эволюции один орган исчезает,



Р и с. 17. Фазы деления клетки — митоз (по Э. Страсбургеру, 1875)

а его функции у потомков берет другая структура. Так, происходит замена хорды сначала хрящевым, а затем костным позвоночником, у растений функция фотосинтеза переходит от листьев у части из них к стеблям. Смена функций ведет к последовательной смене функций одного и того же органа. А. Дорн писал, что каждая функция есть равнодействующая многих компонентов, из которых один составляет главную или первичную функцию, а остальные представляют собой побочные и второстепенные функции. Ослабление главных функций и усиление одной из побочных функций изменяет всю функцию в целом; побочная функция постепенно становится главной функцией, вся функция в целом становится иной, следовательно всего процесса является преобразование органа (1937, с. 160).

Физиология животных начала развиваться исключительно как экспериментальная наука. Используя методы физики и химии, физиологи пытались выяснить основные обменные процессы, определяющие состояние жизнедеятельности организма. В физиологии доминирующим делается физико-химическое направление (об этом мечтал еще Ф. Мажанди), что заметно отразилось на ее последующих успехах. В связи с этим И. М. Сеченов (1860) физиолога рассматривал «как физика — химика животного тела». Для развития физиологии значение имели как достижения в изучении клеток, так и создание новых методов и приборов для регистрации различных параметров состояния организма.

Во второй половине XIX в. в физиологии выделяются два направления исследования как основные: целостность организма и роль факторов среды в его жизнедеятельности (соотношение организма и среды). Они разрабатывались в связи с изучением функции нервной системы и ее участия в регуляции деятельности внутренних органов (Р. Вирхов, К. Бернар, И. М. Сеченов). Эти исследования, оказавшие большое влияние на развитие практической медицины, приняли широкий размах после описания рефлекторной дуги и возможного изучения роли отдельных ее компонентов (М. Холл, 1883), а также с развитием учений о координации рефлекторных реакций (И. Мюллер, И. М. Сеченов, Р. Грейнджер и др.) и торможений центральной нервной системы (И. М. Сеченов).

Одновременно проводилось изучение функций головного мозга и его роли в психической деятельности организма. Психическую жизнь И. М. Сеченов представлял как результат трех механизмов: «чисто отражательного аппарата, механизма задерживающего и усиливающего рефлекс». Заслугой И. М. Сеченова (1829—1905) период мировой наукой считается открытие в головном мозге центров не только угнетающих спинномозговые рефлексы, но и оценку их

значения для координации двигательных актов (Х. С. Коштыяц, 1946). В этот же период закладываются основы физиологии зрения и слуха, трехкомпонентной теории цветного зрения (Г. Гельмгольц, Э. Геринг), а также физиологии нервных и мышечных волокон благодаря использованию методики электрического раздражения (Э. Дюбуа Реймон, М. Шифф). Были определены скорости проведения импульсов в нервных волокнах лягушки (Г. Гельмгольц, 1850) и нервах человека (Г. Гельмгольц и Н. И. Бакоб, 1867), а также ус тановлена возможность проведения возбуждения в нервных волокнах в обоих направлениях — «закон двустороннего проведения» (А. И. Бабухин, В. Кюне). Изучением действия раздражений разной частоты на нервно-мышечных препаратах был сформулирован «закон оптимума и пессимума раздражений» (Н. Е. Введенский, 1886), представляющий об образовании тепла при сокращении мышц в результате химических превращений (Г. Гельмгольц, Р. Гейденген, Н. Я. Данилевский) и о возникновении электрических колебаний при возбуждении больших полушарий (Н. Я. Данилевский, И. М. Сеченов, Н. Е. Введенский), приведшего к использованию электрофизиологического способа изучения локализации центров мозга и их функций (Б. Ф. Вериго, А. Бек).

Прогресс был достигнут и в таких областях, как физиология кровообращения, нервной регуляции сердца (И. и М. Ционы, И. П. Павлов, Т. Энгельман, К. Людвиг) и сосудов (К. Бернар, Ф. В. Овсянников), физиологии поглощения и выделения углекислого газа кровью (Р. Майер, И. М. Сеченов), связи между поглощением кислорода легкими и выделением углекислоты (Б. Ф. Вериго, И. М. Сеченов), локализации центров дыхания в продолговатом мозгу (Н. А. Миславский), нервного механизма авторегуляции дыхания (И. Брейер, Э. Геринг) и роли возбуждения дыхательного центра в содержании кислорода и углекислого газа в крови (А. Кусмюль, А. Гернер, И. Розенталь), физиологии пищеварения и секреторно-моторной деятельности пищеварительного тракта с применением хирургических методов (И. Павлов), а также физиологии обмена веществ и выделительной системы.

Краткий перечень открытий в области физиологии не дает полной картины трудного пути поиска их решений. В то же время он показывает, что физиология животных развивалась теоретически на экспериментальной основе и продемонстрировала не только сложность процессов жизнедеятельности организма, но и невозможность ее понимания на основе господствовавших механистических представлений о природе жизни.

Исследования в области физиологии растений принципиально отличались от перечисленных выше прежде всего своей эволюционной направленностью. В области физиологии животных эволюционное направление не только не получило развития, но даже ослабла потребность изучения явлений приспособления как лежащих вне ее задач (К. Бернар). Эта мысль в ней господствовала, несмотря на отдельные попытки использования выводов теории эволюции в физиологии (И.М. Сеченов, Г. Гельмгольд).

Общим и для физиологии растений было внедрение экспериментального и количественного подходов во все ее разделы при оценке состояния жизнедеятельности растений. В результате она постепенно превращается в теоретическую основу растениеводства и выделяется из ботаники как самостоятельная наука. В физиологии растений выделяются в качестве основных проблемы фотосинтеза и минерального питания, которые составляют основу жизнедеятельности и продуктивности растений. В этот период удалось показать, что растения при выращивании на питательных средах в водной культуре могут синтезировать органическое вещество, используя углерод атмосферы при наличии света (Ю. Сакс). При помощи разработанного метода йодной пробы Ю. Сакс (1832—1897) убедился в выработке на свету в листьях крахмала, что нашло дальнейшее подтверждение (А.С. Фаминцын, А. Шимпер). В эти же годы продолжались поиски продуктов фотосинтеза, которые удалось конкретизировать лишь в 40-х годах XX в. (М. Кальвин). Значительный успех в изучении фотосинтеза связан с выяснением роли его пигментов (Э. Ферми, Д.Г. Стокс, А. Арно) выделением твердого кристаллического хлорофилла (И.П. Бородин, 1882) и оценкой спектральных свойств хлорофилла (К.А. Тимирязев). К.А. Тимирязев (1843—1920), а вслед за ним (Е. Демель и М. Моцлер) пришли к выводу о преимущественном использовании в фотосинтезе лучей, поглощенных хлорофиллом. Кроме того, ему принадлежит заслуга доказательства химического превращения хлорофилла при фотосинтезе, как сенсбилизатора фотохимических процессов. М. Ненцкий (1847—1901) развил представления о генетическом родстве хлорофилла и гемоглобина, а Ю. Сакс и А. Фаминцын — об условиях образования хлорофилла. Спектральные свойства его предшественника — протохлорофилла были изучены К.А. Тимирязевым и Н.А. Монговерде.

Физиологи растений, используя методы выращивания растений в водной и почвенной культуре, достигли заметных успехов также в области минерального питания, особенно в понимании роли отдельных элементов и разных форм минерального азота в жизнедея-

тельности растений. В конце XIX в. был решен вопрос и о роли микроорганизмов в фиксации атмосферного азота (П.С. Коссович, Т. Шлезинг, С.Н. Виноградский).

Для подтверждения теории Ч. Дарвина большое значение имели исследования водного режима и транспирации (К.А. Тимирязев, А. Шимпер), раздражимости и движений растений (О.В. Баранецкий, Ю. Сакс, Н.Ф. Леваковский), которые показали наличие различных функциональных приспособлений для обеспечения успеха в борьбе за существование (Манойленко, 1989). В этом же плане представляют интерес достижения в области экспериментальной морфологии, продемонстрировавшие зависимость формообразования растений от разных экологических факторов (К. Клебс, А.Ф. Батагин, Г. Боннье). Исследования в области физиологии растений показали приспособительный характер процессов жизнедеятельности. Так, А.Н. Бекетов видел необходимость развития учения Ч. Дарвина путем экспериментально-морфологического изучения причин изменчивости. При этом он исходил из слабой изученности ее физиологических причин, что он считал важным для разработки теории приспособления.

Представления о структурно-функциональной организации живой природы были углублены изучением микроорганизмов, что привело к формированию микробиологии как науки. Прежде всего ее успехи были обусловлены практическими задачами медицины и животноводства — изучением микроорганизмов как возбудителей инфекционных болезней. Был достигнут прорыв в понимании этиологии таких болезней, как сибирская язва и туберкулез, холера, чума (Р. Кох), процессов брожения (Л. Пастер) и фиксации атмосферного азота (С.Н. Виноградский), создании методов выделения и культивирования микроорганизмов и оборудование для работы с бактериями. Основоположающие работы Л. Пастера (1822—1895) не только заложили основы промышленной микробиологии и практики вакцинации против ряда инфекционных заболеваний, но позволили разработать теорию брожения (брожение вызывается микроорганизмами, оно представляет собой жизнь без кислорода) и иммунитета, окончательно опровергнуть представления о самозарождении микроорганизмов и жизни вообще в современных условиях. Все его разработки взаимосвязаны между собой единой идеей о роли микроорганизмов в природе. Идеи Л. Пастера, касающиеся роли микроорганизмов в возникновении инфекционных заболеваний, нашли подтверждение с развитием медицинской микробиологии (Дж. Листер, Р. Кох, Ф. Брауэлс, Д.К. Заболотный) и привели к созданию теории антисептики (Дж. Листер), учения об иммунитете

(Л. Пастер, И.И. Мечников) и иммунизации (прививок) против различных заразных болезней.

Значительные успехи были достигнуты при изучении деятельности микроорганизмов в круговороте веществ в природе. И здесь плодотворными оказались идеи Л. Пастера — о роли микроорганизмов в брожении, гниении, почвообразовании, процессах преобразования веществ на Земле. При этом одновременно изучению подверглась физиология все новых и новых микроорганизмов. Тем самым экологическое направление в микробиологии развивалось с физиологическим их изучением. Подобные исследования выполнялись применительно к микроорганизмам, участвующим в нитрификации (П. Дегеран, Р. Уорингтон, М.С. Воронин, Г. Гель-Ригель), почвообразовании (П.А. Костычев), круговороте — окислении серы и железа (С.Н. Виноградский). В частности, С.Н. Виноградский (1856—1953) процесс окисления сероводорода и закиси железа в природе считал аналогичным дыханию важным для обеспечения серо- и железобактерий энергией, необходимой для усвоения углерода из углекислого газа. В дальнейшем эта концепция хемоавтотрофного обмена получила развитие в его исследованиях по нитрифицирующим бактериям. Благодаря разработанному им методу электрических — избирательных сред С.Н. Виноградский выделил на среде из кремнекислого геля чистые культуры нитритных и нитратных бактерий, изучил их физиологию. Экологическое направление в микробиологии, начатое С.Н. Виноградским, в последующем получило успешное развитие применительно к другим бактериям в нашей стране (В.Л. Омелянский, Н.Г. Холодный, Г.А. Надсон, Б.Л. Исаченко). Важным событием в истории микробиологии оказалось открытие Д.И. Ивановским (1864—1920) в 1892 г. вирусов табачной мозаики, что было связано с изучением инфекционности сока из листьев больших растений табака, очищенных через бактериальный фильтр. Впоследствии у растений, больных табачной мозаикой, он обнаружил кристаллические тела, которых рассматривали как возбудителей мозаики. В 1898 г. голландский микробиолог М. Бейерник подтвердил наблюдения Д.И. Ивановского о проявлении инфекционности отфильтрованного сока. Это фильтрующее начало М. Бейерник назвал «вирус».

Исследования в области структурно-функциональной организации живой природы углубляли представления не только о многообразии форм и разнообразии роли живых существ на Земле, но о приспособленности и единства их происхождения, т.е. основные тезисы учения Ч. Дарвина.

7.4. Развитие представлений о целостности живой природы как планетарного явления

Исследования в области морфологии и систематики показали наличие огромного разнообразия микроорганизмов, растений и животных, как результат их эволюции. К середине XIX в. были выполнены важные работы в области географии растений и животных, продемонстрировавшие специфику распространения жизни на Земле. Специфике распространения жизни уделял внимание и Ч. Дарвин, обсуждая вопрос о причинах разрывов ареалов видов как результат давления биотического фактора.

Под влиянием идей Ч. Дарвина интерес к биогеографии резко возрос, что привело во второй половине XIX в. к изучению разных областей и континентов с точки зрения истории их заселения. Первоначально биогеография растений и животных развивалась относительно самостоятельно, хотя их объединяла общая идея об эволюции жизни (Г.А. Новиков, 1973). Значительную роль в их успехах сыграли экспедиции по изучению различных областей Земли. Важные биогеографические описания, все еще не потерявшие своей актуальности и методологического значения, принадлежат Ч. Дарвину и А. Уоллесу.

В результате изучения фауны воробьиных английский орнитолог Ф. Скитер (1829—1913) еще в 1858 г. суши разделил на шесть областей: палеарктическая, эфиопская, индийская, австралийская, неарктическая и неотропическая. Это деление сохранилось с небольшими изменениями до настоящего времени. Палеонтолог П. Рютимейер (1867) начал классифицировать фауны по времени их возникновения, что перекликалось с идеями Т. Гексли (1868) о необходимости выделения зоогеографических областей как центров видообразования. Такими центрами для куринных Т. Гексли считал Австралию, для краксов — неотропическую область, тетеревиных — палеарктику, фазановых — индийскую область. А. Уоллес в работе «Географическое распространение животных» (1876) обратил особое внимание на вопрос о возможных путях преодоления современными и вымершими животными зоогеографических преград, отводя главенствующую роль историческим причинам. Н.А. Северцов (1873) одновременно указал на необходимость изучения роли современных климатических и топографических условий в географическом распространении животных, в особенности состояния растительности. Этот принцип в зоогеографии продолжил и М.А. Мензбир (1855—1935) — ученик Н.А. Северцова, что еще больше углубил почвовед и географ В.В. Докучаев (1846—1903) выделением ландшафтно-географических зон с учетом многих элементов приро-

ды, включая и распространение животных. Несколько позже американский зоолог Ч. Меррием (1892, 1899) при подразделении территории Северной Америки предложил учитывать «Зоны жизни», отличающиеся разностью температур, что уже соответствовало экологическому подходу.

Картина распределения фауны на суше была дополнена изучением ее распространения в морях и океанах благодаря предпринятым океанографическим экспедициям (У. Томпсон, Д. Мерли, А. Оргман). Особую ценность представляли материалы изучения фауны морей экспедицией на судне «Челленджер» (1872—1876), русских экспедиций по северным морям (Н.М. Книпович, К.М. Бэр, Н.И. Андрусов), а также морских биологических станций в Севастополе (1871) и Неаполе (1872).

Исследования в области зоогеографии привели к выявлению геогенетических связей различных фаун. Эта идея получила углубление и в географии растений также под влиянием учения Ч. Дарвина. В ботанико-географических исследованиях больше внимания обращали на роль современного климата в формировании растительности и ее формаций. Исходя из этого принципа, А. Гризебах (1873) сушу Земли подразделил на пояса формации и 24 области. В дальнейшем Е. Варминг (1896) связывал растительность разных областей с экологией, А. Шимпер (1898) — с особенностями водного режима. Немецкий ботаник А. Энглер пытался поставить проблемы биогеографии растений в историческом плане, в частности «объяснить особенность растительности историей ее формирования». В конце XIX в. А. Энглер и О. Друде предприняли попытку описать растительность отдельных регионов земного шара, объединив общим названием «Растительность земного шара».

Русскими ботаниками дан эколого-географический анализ Арало-Каспийского края с картами ареалов отдельных видов растений (И.Г. Боршов, 1865), а А.Н. Бекетовым — европейской части России (1894). Д.М. Литвинов (1890) особенностями флоры европейской части России пытался объяснить событиями в третичном периоде, А.Н. Краснов (1894) эволюцию растительности связывал с изменениями внешних условий в прошлые эпохи.

С учетом достижений в области зоо- и фитогеографии и, опираясь на идеи Ч. Дарвина, Э. Геккель для акцентирования внимания на роли экологических факторов в формировании облика живой природы предложил выделить специальную дисциплину «экология». Значение этого предложения трудно переоценить, несмотря на то что в трудах разных исследователей и особенно Ч. Дарвина до этого много внимания уделялось демонстрации значимости эколо-

гических факторов (в том числе и борьбы за существование, образ жизни, взаимодействия живых существ) для изменения видов. Э. Геккель в книге «Всеобщая морфология» (1866) вопросы борьбы за существование и влияния разных внешних условий предложил выделить как предмет «экологии». Он писал, что «под экологией мы подразумеваем науку об экономии, домашнем быте животных организмов», их широкие, прямые и непрямые отношения со средой, т.е. «одним словом, все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование». Это предложение Э. Геккеля оказалось положительное влияние не только на развитие исследований в области экологии растений и животных, но способствовало признанию методологической значимости идей Ч. Дарвина, особенно для вопросов, касающихся изучения взаимодействия организмов со средой. Все это сказалось на состоянии развития биологии в конце XIX в. и начале XX в. в решении ряда практических задач.

В ходе экспедиций по Сибири А.Ф. Миддендорф (1815—1894) делает теоретические обобщения фактов, касающихся миграции птиц, спячки животных, взаимодействия и взаимного влияния животных и растений при распространении. Были проведены в разных районах Земли наблюдения над периодичностью и массовым размножением ряда животных (зверей, вредителей сельского хозяйства, рыб и т.д.) и предложены рекомендации по использованию биологического метода для борьбы с вредными насекомыми. В этих целях Ч. Рейли (1898) перевез божьих коровок из Австралии в Калифорнию для уничтожения тлей и других вредителей. Были разработаны методы определения уловов рыб с учетом динамики их численности, отстрела пушных зверей и охотничьих птиц, количественной оценки численности водных организмов и их динамики (К. Бэр, В. Ганзен, К. Брандт, М.Н. Бородин, Н.М. Книпович).

Возросший интерес к задачам экологии и развитие исследований в этой области имел важное значение для внедрения экологического мышления в разные области биологии, что в свою очередь положительно сказалось на формировании экологии как науки, концентрации ее методов и проблем, представлений о популяции как экологического элемента взаимодействия видов со средой и сложности межвидовых взаимоотношений. Постепенно складываются представления о закономерном характере распределения животных и растений по определенным местам обитания и ландшафтам (М.Н. Богданов, Г. Иегер). Несколько позже К. Мебиус (1877) на примере изучения устричных отмелей Северного моря предложил термин «биоценоз» для характеристики их состояния с точки зре-

ния их взаимодействия как между собой, так и с другими существами. При этом скопление устриц по отдельным местообитаниям К. Мебиус рассматривал как сообщество (биоценоз), сложившийся в процессе эволюции. С. Форбс (1887) озеро со своим населением назвал «микросом». Для демонстрации различий в подходах при изучении отдельных видов и сложных комплексов в ботанике вводятся понятия аут- и синэкология (К. Шретер, О. Кирхнер, 1902), что в последующем было принято и зоологами. В экологических исследованиях начали использовать экспериментальные подходы при изучении роли отдельных факторов в жизни животных.

Экологический подход, независимо друг от друга, внедряется в географию и физиологию растений. Особенно в этом отношении в начальный период развития экологии растений преуспели физиологи (Ю. Сакс, Г. Клебс, Н.Ф. Леваковский, К.А. Тимирязев), что привело к конкретизации роли основных факторов среды в морфогенезе растений и возникновении приспособлений. В ботанику термин «экология» был введен стараниями Е. Варминга. И с развитием исследований в области геоботаники в связи с решением практических задач лесоведения и луговодства начинается период анализа растительных сообществ. Этому способствовали фитоценологические представления А. Гризебаха. В работе «Растительность земного шара» (1872) он дал описание климатических особенностей растительного покрова Земли с учетом специфики жизненных форм и формаций. Группировки растений, характеризующие облик растительного покрова, стали называть сообществами (И. Лоренц, 1860), а в качестве основной их единицы предлагается выделить формации по яркости (А. Кернер, 1863).

В России получили особое развитие геоботанические исследования, начало которых восходит к работам А.Н. Бекетова и И.Г. Борцова. Ф.И. Рупрехт (1866) вводит понятие «геоботаника» как раздел ботаники, посвященный изучению взаимодействия растительного покрова со средой. Однако «геоботаника» складывается как наука только в конце XIX в., когда была четко подчеркнута необходимость изучения не только флоры, но и группировки растений, их взаимодействия между собой (С.И. Коржинский, И.К. Пачоский, П.Н. Крылов). Исследования в области геоботаники, имеющие теоретическое и методическое значение, в России развивались трудами многих ученых (А.Н. Краснов, В.В. Докучаев, П.А. Костычев, Г.И. Танфильев, Г.Н. Высоцкий). В конце XIX в. появляется термин «фитосоциология» как наука о растительных сообществах (И.К. Пачоский, П.Н. Крылов). Для оценки участия отдельных видов в сообществах была предложена цифровая шкала (Р. Халыт). Однако ут-

вердилась система немецкого ботаника О. Друде (1890), основанная на использовании словесных обозначений при характеристике облика видов.

Итак, во второй половине XIX в. складываются представления о живой природе Земли как единого планетарного явления со сложной дифференциацией по климатическим зонам. Для характеристики путей взаимодействия живой природы со средой выделяется «экология». Все это развивалось под влиянием идей Ч. Дарвина, хотя в конце века они подверглись критике с разных сторон.

7.5. Дискуссии в понимании процесса эволюции и их влияние на развитие биологии в XX в.

Из описания состояния разных областей биологии во второй половине XIX в. видно, что учение Ч. Дарвина нашло широкое признание и способствовало формированию эволюционной биологии. Однако чрезмерное усердие некоторых сторонников и популяризаторов учения Ч. Дарвина расширить сферу его применения, распространив идею борьбы за существование на человеческое общество (Э. Геккель, Н. Фотт, Д.И. Писарев) вызвало социальный протест и отрицательное отношение к самому учению со стороны даже писателей (Ф.М. Достоевский, Л.Н. Толстой). Такие попытки Э. Геккеля резко осудил Л.Н. Толстой в романе «Анна Каренина» и в письме к писателю П.Н. Бирюкову (24 мая 1908 г.). Процесс формирования самой же эволюционной теории сопровождается взаимодействием с другими отраслями биологии, взаимообогащением друг друга. Дарвинизм оказал глубочайшее воздействие на мышление конца XIX в. (К.А. Тимирязев) и XX столетия (К.М. Завадский, Н.Н. Воронцов).

Период утверждения дарвинизма датируется 1859—1864 гг. и был связан с внедрением принципа исторического развития в биологию, тогда как период его распространения (с 1865 до 1900 гг.) сопряжен с дискуссиями вокруг понимания механизма, направлений и результатов эволюции (К.М. Завадский, 1972), выходом на арену ряда концепций эволюции и даже течений антиэволюционизма. Течения формируются и в самом дарвинизме вокруг понимания причин и механизмов эволюции. При этом классический дарвинизм пытались дополнить принципом унаследования полезных изменений, возникающих под влиянием среды (Э. Геккель, Г. Спенсер) и миграции особей с мутациями на другие участки в целях их изоляции и обеспечения скрещивания только между собой («закон миграции», М. Вагнер). Некоторые сторонники дарвинизма пытались

расширить сферу действия отбора на внутриорганизменные структуры с признанием мозаичной эволюции независимых признаков в пределах организма (А. Вейсман, А. Уоллес) или же придать половой изоляции исключительную роль в эволюции («Физиологический отбор», Дж. Роменс, Дж. Гулик). Указанные течения в дарвинизме сыграли неодинаковую роль, в дальнейшем его развитии, хотя в целом все они исходили из признания принципа естественного отбора.

Из перечисленных сторонников дарвинизма особо заслуживает внимания деятельность А. Вейсмана (1894—1914) как основателя неodarвинизма и биолога с разносторонними интересами. Он предложил выделить роль «зародышевой плазмы» в наследственности и ядра как носители дискретных наследственных факторов — детерминантов. В ядре особенно подчеркивал роль хромосом как носителей наследственности. В то же время он ошибочно допускал, что только в половых клетках представлен весь набор детерминантов. В процессе же дифференциации в клетки «сомы» якобы попадают лишь часть из них. С этим связано и его отрицание наследственной идентичности соматических клеток и признание разной степени их специализации. А. Вейсман считал фактически неприемлемой концепцию ламаркизма о наследовании благоприобретенных изменений, не соглашался с идеей и фактами о единстве происхождения беспозвоночных и позвоночных животных. А. Вейсман внес вклад в изучение покровительственной окраски бабочек, признан как один из основателей хромосомной теории наследственности и генетики.

На позициях принижения не только роли естественного отбора в эволюции, но и полного ее отрицания стояли различные течения, опирающиеся на отдельные положения учения Ламарка — неоламаркизм, основателем которого были Э. Коп и К. Негели. Ламаркизм рассматривал особь как носителя эволюции, отождествлял эволюцию с изменчивостью и выдвигал принцип «внутреннего стремления» и психические факторы как задающие эволюции нужное направление, а также признавал время как фактор, непосредственно влияющий на ее темпы.

По признанию роли отдельных факторов в эволюции неоламаркизм делится на 3 направления: ламаркизм (признание прямого приспособления к внешней среде и наследования приобретенных при этом признаков, — (Т. Спенсер, Э. Геккель, Г. Дармистер, Г. Боннье), ортоламаркизм (внутреннее стремление организмов к совершенствованию определяет направление эволюции, —

Г. Эймер, А. Годри) и психоламаркизм («жизненный порыв, душа», разумное поведение животных определяет эволюцию) — (Р. Земон, А. Паули, Г. Дриш).

Дарвиновскому принципу отбора противостояла и телеологическая концепция (К. Бэр, А. Келликер, С. Майварт), согласно которой существует строгая направленность эволюции, обусловленная «материей, ее силами или единым духовным началом» (К. Бэр) и ведущая к достигнутому предопределенной свыше цели (Н.Я. Данилевский). Допускалось также прекращение эволюции как результат растраты запаса «исходной, образовательной силы» (А. Виганд). Так, антиэволюционизм, господствовавший до выхода книги Ч. Дарвина, в 70-х годах XIX в. заменяется разными формами антидарвинизма (Н.Н. Воронцов, 1999).

Конец XIX в. ознаменовался еще началом закладки будущей мутационной теории (Г. де Фриз), признающей эволюцию в противовес Ч. Дарвину как результат быстрого и скачкообразного возникновения наследственных изменений (С.И. Коржинский), где роль отбора полностью отвергалась. Эта гипотеза получила признание у геологов и палеонтологов (см. гл. 8). Сочувственно некоторыми биологами была встречена и идея о возможности фиксации «ненаследственных изменений» — адаптивных модификаций (Дж. Болдуин, Л. Морган и Г. Осборн). Ее сторонники утверждали, что функциональные адаптации, возникающие в онтогенезе при длительном сохранении условий, подхватываются естественным отбором. Это якобы ведет к постепенной замене модификации совпадающими с ними по функциям мутациями — «генокопиями». Здесь рациональным была сама попытка понять роль модификации в эволюции, что недооценивалось Ч. Дарвином и получило признание и развитие в работах И.И. Шмальгаузена.

Критика, доходящая до крайности — отрицания роли естественного отбора, была вызвана объективными причинами, отсутствием экспериментальных доказательств в ее пользу. И здесь в конце века делаются первые шаги. В 1898 г. на примере куколок бабочки-крапивницы (*Vanessa urticae*), развешанных на разных предметах, была показана меньшая их избирательность птицами в случае совпадения окраски куколок с цветом фона (Е. Паульстон). В том же году публикуется работа об изменении головогруды у крабов (*Scarcinus taenies*) в сторону сужения в той части гавани Плимут, где взмучивается вода илом благодаря судорождству. Оказалось, в этих условиях крабы с широкой головогрудной частью погибают от удушья из-за засорения жабер илом (В. Уэлдон). В последующие годы дей-

ствие отбора было экспериментально показано на примере богомолов, мучных червей, мух-пчеловидок и других существ.

Подводя итог основным результатам развития биологии во второй половине XIX в., следует прежде всего отметить внедрение учения Ч. Дарвина во многие ее разделы, что привело к формированию эволюционных направлений в систематике, палеонтологии, эмбриологии, сравнительной морфологии и анатомии, физиологии растений, а также представлений о живой природе как планетарного и целостного явления. Словом, складываются эволюционная биология и новые научные направления.

Несмотря на переворот, произведенный в биологии и мышлении теорией Ч. Дарвина, развитие самого дарвинизма шло противоречиво и в острой борьбе с антиэволюционными течениями. За период признания и господства дарвинизма в биологии с 70-х годов XIX в. начинается полоса критики, сопровождающаяся порой полным его отрицанием (неоламаркизм). На смену антиэволюционизму приходит антидарвинизм (К.М. Завадский, 1972). Это в значительной мере было обусловлено отсутствием экспериментальных подтверждений теории отбора. В связи с усиливающейся критикой механизма отбора наблюдается растерянность и в рядах ее сторонников. Делаются попытки «дополнить» теорию отбора другими механизмами, которые имели неодинаковое значение для дальнейшего развития классического дарвинизма. В конце XIX в. появляются методы и результаты экспериментального изучения действия естественного отбора. Многие направления биологии, возникшие в XIX в., получили дальнейшее развитие в XX в. на основе новых методов исследований и идей классического дарвинизма, хотя и здесь дарвинизм подвергался критике.

Основные направления развития и достижения биологии в первой половине XX в.

XX в., являющийся преемником предыдущих эпох в развитии общества и науки, занимался и их идеи и нерешенные проблемы. Наступившее столетие ознаменовалось в то же время новым прорывом в изучении живой природы, постепенным превращением биологии из описательной в экспериментально-теоретическую область. Это связано с формулировкой новых идей и подходов, разработкой и внедрением более совершенных методов исследований, опираясь на достижения математики, физики и химии. Это привело к дальнейшему углублению процесса дифференциации и специализации разделов биологии, а также к изменению проблематики классических ее направлений. На смену ученым-энциклопедистам приходят глубокие профессионалы, посвятившие себя изучению митохондрий, аппарата Гольджи, мембран и т.д., остающиеся верными предмету своих специальных интересов.

Характерной чертой развития биологии в XX в. следует признать переход к биосферному и популяционному мышлению в классических областях биологии, изучению физико-химических процессов, лежащих в основе наследственности и жизнедеятельности организмов (развитие молекулярной биологии и генетики). В последнем случае стало затруднительным разграничение объемов биологии. В результате внедрения новых идей и методов исследования стал возможным прорыв в изучении жизни на всех уровнях ее организации (см. гл. 9). Грандиозность успехов биологии XX в. можно продемонстрировать числом открытий. Пожалуй, не будет преувеличением вывод о том, что в XX в. их число намного превышает число открытий всех предыдущих столетий ее развития. Это прежде всего касается познания физико-химиче-

ских основ жизни. Однако и традиционные области биологии не оставались без внимания и без развития.

Биология развивается как целостная и комплексная наука на основе интеграции разных идей и методов исследования, что привело также к возникновению новых направлений науки на стыке не только междисциплинарных связей внутри самой биологии, но и физики, химии, математики, кибернетики, астрономии, техники, медицины и социологии. Подобные связи подготовили базу для заложения основ теоретической биологии, которую предстоит еще очертить в более четких границах, определив ее предмет, задачи, методы. В то же время очевидно, что для ее создания важно развивать представления о системной организации жизни, опираясь на достижения кибернетики и математического моделирования.

Все сказанное усложняет полный охват выдающихся достижений биологии XX в. Поэтому ниже речь пойдет лишь о таких общих проблемах, как закономерности развития, строения и функционирования живых организмов, характеристика жизни на разных уровнях ее организации, индивидуальное и историческое развитие организмов. Каждое из этих направлений составляет предмет изучения нескольких смежных дисциплин и охватывает комплекс вопросов и объектов. Естественно, что изложение их не может быть здесь исчерпано с достаточной полнотой. Главное в другом — в акцентировании внимания на принципиальных достижениях, обеспечивших теоретический и практический прорыв биологии как комплексной науки.

В XX в. неравномерно развивалась сама биология в связи с рядом социальных потрясений. Наиболее плодотворной оказалась вторая его половина, особенно после 60—70-х годов. Неравномерно развивались и разные области биологии. Перед достижениями физико-химической биологии успехи классических направлений биологии вроде не производят впечатлений. Тем не менее нельзя забывать о взаимосвязи развития разных областей биологии, что способствовало накоплению огромного объема материала благодаря взаимопроникновению идей и методов.

По этой причине для полноты изложения достижений следовало бы разделить развитие биологии в XX в. на ряд периодов, как это сделано в отношении XIX в. Однако в интересах формирования целостного представления о XX в. предпочтение отдано освещению развития биологии не по отдельным хронологическим этапам, а принципиальных достижений по крупным направлениям, независимо от объекта изучения. Хронология же представлена в рамках каждого из них. При этом в ряде случаев даже об очень важных дис-

циплинах сказано лишь коротко, как о близких для читателя открытиях последних десятилетий и излагаемых в специальных курсах биологии. В целом же XX в. внес небывалый вклад в познание живой природы и показал новые методические возможности для решения сложных ее проблем.

8.1 Успехи изучения биоразнообразия

В этом разделе рассмотрим достижения не только в традиционных областях биологии. Речь пойдет о морфологии, систематике, анатомии животных, растений и микроорганизмов, об особенностях их строения и жизнедеятельности.

Исследования в области систематики животных и растений при этом не только к расширению сведений о разнообразии их форм, описанию неизвестных (латимерия, неопелин, погонофор), ряда микроорганизмов, но и к смене монотипической концепции вида на политипическую (А.П. Семенов-Тянь-Шанский, Н.И. Вавилов, Б. Ренш, Э. Майр).

В систематике широкое применение получили разнообразные критерии при определении видов (учет особенностей кариологии, поведения, состава белков, гибридизация ДНК и др.). Значительный материал был накоплен по широтному, зональному и географическому распространению видов, уточнены типы их ареалов (биоплярный, амфибореальный, амфиокеанический) и история формирования фауны и флор суши, морей и озер. Проведены исследования в области зоогеографии и геногеографии, жизненных форм растений и животных, экологии их распространения, реликтов и т.п.

Благодаря разностороннему изучению разных групп животных и растений в рамках зоологии беспозвоночных как специальные науки выделяются протистология, малокология, энтомология, зооночных — иктиология, орнитология, герпетология, териология, растений — альгология, микология и т.д. Каждая из указанных областей имеет большие достижения в теоретическом и практическом плане. Выделяются также такие смежные дисциплины, как кариология, биофизика, молекулярная биология и т.д. со своими задачами и методами.

Успехи достигнуты в области палеозоологии, изучения продолжительности существования и эволюции видов и таксонов, геобио-хронологии, охраны редких животных и растений (создан Международный Союз по охране природы и ее ресурсов в 1948 г.).

Среди достижений ботаники конца XIX в. и начала XX в. следует упомянуть дальнейшее углубление эволюционных исследований, изучение роли спорифита, происхождение листа и побега (Ф.О. Бауэр, 1898; А. Тенсли, 1908), особенностей морфогенеза растений в разных условиях культивирования (К. Гебель, 1898; Г. Клебс, 1905), природы и происхождения цветка (Р. Ветшттейн, Г. Галлир, Г. Бесси, Э.Н. Арбер), формулировка теломной теории происхождения высших растений, которая исходила из допущения наличия дихотомической ветвящейся системы теломов (В. Циммерман, Т. Харис, Ч. Уилсон, Б.М. Козо-Полынский). Против абсолютности теломной теории впоследствии высказаны серьезные возражения (Л. Амберже, 1960; А. Имс, 1964; А.Л. Тахтаджян, 1966).

Углублением представлений о происхождении сосудистых растений служат исследования 20—30-х годов в области анатомии вегетативных органов — разработка теории туники и корпуса — исследования о стеле — сосудистом цилиндре (Э. Джефери, Ф. Ван-Тигем, И. Бейли) и фитоне (побеге) как основной структурной единицы тела растения (А. Арбер). Эта идея впоследствии была поддержана (Дж. Сасексом, М.-Р. Сноу). Исследования по анатомии вегетативных органов растений позволили выяснить генетические связи разных видов (Г. Габерландт, С. Швенденер, С.П. Костычев, В.Г. Александров). Более поздние исследования по древесине и проводящей системе (А.А. Яценко-Хмельевский, К.Р. Меткаф, Л. Чока, О.Н. Радкевич) были использованы при обосновании филогенетической системы высших растений (А.Л. Тахтаджян, 1968).

Начиная с 20-х годов происходит разработка системы классификации жизненных форм растений по форме роста, типам защиты почек, периодичности развития (Г. Дю-Руе, К. Раункиер, И.Г. Серебряков, А.А. Уранов), изучение чередования поколений у низших растений (А. Блекси, Р. Гернер, П. Джанер, Р. Буллер), морфологии и систематики водорослей (К.Н. Мейер, И. Умезак, Ф. Фрич) и морфологии (К. Уордло, Ф. Ричардс, Э. Синнот, А. Имс, М.Е. Кирпичников, Э. Корнер, Н.Н. Каден), листорасположения (Л. Плантефоль) и типов соцветия (Ф. Вебелинг, А. Мейстер, В. Рау), высших растений.

В начале века были предприняты серьезные попытки составления системы цветковых, при этом наиболее примитивными из них считались магнолиевые и ископаемые беннеттитовые (Г. Галлир, Ч. Бесси).

С другой стороны, все еще находила поддержку система А. Энглера (1924), хотя при этом однодольные выводились из многоплодных, двудольных (Н.И. Кузнецов, 1914; Р. Ветшттейн, 1901—1908) или цветковые выводили полифилетически из простейших голоосеменных и беннеттитовых (Н.И. Кузнецов). Были предложены и системы, в которых учитывались и особенности жизненных форм — деревья расматривались как более примитивные по сравнению с травами (Дж. Хатчинсон, 1926) или об эволюции растений судили по особенностям вегетативных органов как и в системе Г. Галлира (И.И. Голенкин, 1937).

В систематике растений в 40—60-х годах широкое использование находят данные эмбриологии (П. Махешвари, Я.С. Модилевский), иммунодиагностический (К. Мец, О. Морлиц), а также биохимический (С.И. Иванов, В.И. Нилов, А.В. Благовещенский, М. Флоркен, А.Н. Белозерский) и количественные методы оценки степени эволюционной продвинутости и общности таксонов по показателям корреляций разных признаков (К. Спори, 1949; Г.Л. Стеббинс, 1951; И.С. Виноградов, 1958). В более поздних системах двудольные выводятся от Рапаляс (А. Кронквист, 1968; А.Л. Тахтаджян, 1959, 1966), опираясь на структурные типы гинцея, данные биохимии, полинологии и т.д.

По низшим растениям в 20—40-х годах были опубликованы работы, в которых предлагалась система классификации грибов (А. Энглер, Г. Тейсен, Э. Фишер, П. Веймен, Х.Я. Гоби, А.Г. Генкель, Ф. Клементс, К. Шир) с конкретизацией их филогенетических связей (И.Л. Сербинов, А.А. Ячевский, Л.И. Курсанов, Дж. Рейнер, Х.Я. Гоби) и внутривидового разнообразия (Р. Софери, Р.А. Зингер и др.). Разрабатывалась и система водорослей по специфике пигментов и способа питания (А. Пашер) с учетом особенностей морфологии и размножения (П. Данжар, Г. Смит, А.А. Еленкин). В 40—50-х годах обсуждались также вопросы систематики, видообразования и полиморфизма десмидиевых, харовых и синезеленых водорослей (Р. Лиске, Р. Шоо, М. Лефевр, В. Чаптен, Р. Вуд, Дж. Аллен, А.А. Еленкин, К.И. Мейер, В.И. Полянский, Н.Н. Воронихин, Дж. Смолл, В.Ф. Кулевич).

Теоретический интерес представляет и переход от монотипической к политипической концепции вида. В первом случае вид рассматривался как единая морфологическая раса (В.Л. Комаров, 1940), во втором — как система популяций, объединенных генетической общностью (Н.И. Вавилов, 1926) и возможностью полифилетического (Я. Лотси, 1916; М.Г. Попов, 1928), и полипопного происхождения (Ж. Бирке, Г. Ганс, Г. Ваннер). В 30-х годах благо-

даря гибридогенезу допускалась и возможность возникновения цветковых из гнетовых и беннетитовых (Э. Андерсон, 1934; М.Г. Попов, 1929).

Из сказанного видно, что классические направления биологии в XX в. были нацелены на уточнение биоразнообразия и филогенетических связей в нем с применением большого числа методов.

8.2. Физиолого-биохимическое направление изучения живых организмов

Значительные успехи в XX в. достигнуты при изучении физиологии и биохимии животных, растений и микроорганизмов. Прорыв в указанных областях оказал влияние и на развитие классических направлений биологии.

Среди достижений физиологии животных прежде всего следует отметить углубление представлений о роли высшей нервной системы в координации жизнедеятельности организма, открытие условных рефлексов и гормонов. Эти успехи имели значение для развития концепций о целостности организма (И.П. Павлов) и его функциональной эволюции. Это стало возможным благодаря разработке новых методов физиологического эксперимента (фистульная методика, экстрикция отдельных органов, денервация, шивание нервов, анемостомоз сосудов, электроэнцефалография, экстракция отдельных веществ и др.), позволившие конкретизировать роль нервно-гуморальных механизмов и их сложных взаимодействий в процессах регуляции организма, отдельных органов и тканей. Достижения физиологии нашли широкое применение в клинической медицине, организации режима труда и быта людей, а также оказались значимы для развития представлений о физиологической и психической деятельности животных и человека. Здесь достаточно упомянуть о последствиях открытия групп крови (К. Ландштейн, 1901), создания методик выработки условных рефлексов (И.П. Павлов, 1905) и измерения зрительных явлений (Р. Гранит, Х. Харглайн, Дж. Валд — в 1967 г. удостоены Нобелевской премии). Значительную конкретизацию удалось достичь в понимании роли не только коры головного мозга (И.П. Павлов, 1951; Л.А. Орбели, 1951), но и других отделов нервной системы, спинного мозга и синапсов (Ч. Шеррингтон, 1946), механизма координации рефлекторных реакций на разных уровнях организации нервной системы (А.А. Ухтомский, 1953; И.С. Бериташвили, 1967; Дж. Экклс, 1954; Б. Реншоу, 1941), взаимодействия нервных центров и отдельных органов (Н.А. Бернштейн, П.К. Анохин) и функциональной динамичности организма

(Г.А. Бете, П. Вейс, П.К. Анохин). Широким размахом проводились исследования по уточнению локализации функций в коре больших полушарий (первичных и вторичных сенсорных зон) с применением методов нейрохирургии, электрического раздражения, а также функции промежуточного мозга (И.П. Карплус, 1905; В.В. Гесс, 1928), роли ретикулярной формации ствола мозга (Г. Мегун, Р. Райкин, Дж. Морuzzi, П.К. Анохин), вегетативной нервной системы (Л.А. Орбели, А.Г. Генецинский), физиологии нервов и мышц — учение о парабюозе (Н.Е. Введенский), проведения нервного импульса в системе «нервов и мышц» (К. Люкас, 1914), образования тепла в нерве при возбуждении (А.В. Холл, А. Доунинг, Р. Джерард, 1926). Создается мембранная теория возникновения биоэлектрических явлений (Ю. Бернштейн, 1902).

Говоря об успехах развития физиологии, следует упомянуть открытие мышечных волокон, идущих от предсердия к желудочку с ветвлением в миокарде, о разработке теории и способов регистрации электрокардиограмм у человека (В. Эйнтховен, 1924; А.Ф. Самойлов, 1930) и формулировке в 1914 г. закона сердца Франка-Старлинга (о роли длины мышечных волокон для работы сердца), а также выяснения механизма регуляции сердечной деятельности (Г.Г. Геринг, К. Гейсман, Х. Швиги, В.В. Парин). Среди других важных направлений установление зависимости числа функционирующих капилляров от мышечной нагрузки организма (А. Крог, 1920), изучение уровня содержания углекислого газа в альвеолярном воздухе (Дж.С. Холдейн, Дж. Пристли, 1905) и рефлекторной регуляции дыхания при изменении состава крови (К. Гейман, 1928) раздражением дыхательного центра в веролиевом мозгу (Ф. Люмсен, 1923). Работы в области физиологии пищеварения (И.П. Павлов, Б.П. Бабкин, Е.С. Лондон) и питания привели к представлениям о биологической ценности белков (К. Томас, 1909) и незаменимых аминокислотах, определению норм питания людей разного возраста, конкретизации механизмов гуморальной регуляции пищеварения (В. Бейлисс, Э. Стерлинг, 1902) и химического состава пищи в разных отделах пищеварительного тракта (Е.С. Лондон, 1913), их моторной и секреторной деятельности. В это же время формулируются основные положения филтративно-реабсорбционной теории мочеобразования (А. Кешни, Дж. Уирн, А. Ричардс, 1924), конкретизируется роль эндокринной системы организма и в кристаллическом виде оказались выделены адреналин (И. Такамина, Т.Б. Олдрич, 1901), тироксин (Э.К. Кенделл, Ф. Хенш, открытие отмечено Нобелевской премией, 1950),

секретина (В. Бейлисс, Э. Стерлинг, 1902), им же принадлежит термин «гормон» — возбуждаю.

С развитием авиации и космонавтики зарождается космическая биология (1957) для изучения состояния живых организмов в условиях продолжительной невесомости и космических перегрузок. В начальном этапе космических полетов действие этих факторов изучалось на животных (плодовая мушка, белые крысы, собаки, обезьяны) и растениях (водоросли, редис, морковь). Эти испытания показали возможность жизнеобеспечения высококоординированных существ на космических летательных аппаратах. С учетом задач астронавтики космическая биология занимается изучением физиологических особенностей жизнедеятельности организмов в условиях замкнутых систем (не характерных для наземных условий) и разработкой биологических принципов их построения. При этом обращено внимание прежде всего на конкретизацию общих закономерностей действия различных факторов полета на жизнедеятельность организмов и работоспособность человека.

Наибольшие изменения в нервной, сердечно-сосудистой и дыхательной системах у человека и животных отмечены в начальный период перегрузок, когда ракета выводит корабль на орбиту. При этом удалось изучить физиологические механизмы, вызывающие патологические симптомы и разработать мероприятия по их ослаблению и выснить наиболее оптимальное положение биологических объектов (угла наклона крена) в ракетных аппаратах. Влияние невесомости у людей проявлялось в виде галлюцинаций, рвот, усталости, расстройств, нарушении сенсорно-моторной координации, вегетативных расстройств (Г. Генри, 1952; Х. Бек, 1954; О.Г. Газенко, 1964; В.В. Парин, 1968). Особенно скачивается гиподинамия в кабинах малого объема, что приводит к нарушениям в энергетике, белковом, углеводном и минеральном обмене, ослаблению мышечной деятельности и т.п. Для исключения отрицательных последствий невесомости, перегрузок, гиподинамии и ионизирующих излучений предложены специальные кабины с оптимальной и искусственной газовой средой, где существует замкнутый круговорот веществ.

На стыке физиологии как стремление раскрыть внутренние механизмы элементарных физиологических функций, опираясь на принципы и методы физики и химии в первой половине XX в. формируется «биофизика», которая в своем развитии ушла вперед физиологии с широким кругом задач и глубиной методов (С.А. Арреннус, 1913; В.Ю. Чаговец, 1896; Ж. Леб, 1905; В. Нернст, 1908; В.В. Лепешкин, 1922; Л. Гейльбрук, 1928; П.П. Лазарев, 1916;

Д.Л. Рубинштейн, 1947). В «Журнале общей биофизики», основанной Ж.Лебом в Америке, первоначально стали появляться работы по биофизике и физиологии возбуждения, деления клеток, роста, обмена ионов, действия разных факторов. Он же в 1930 г. организовал симпозиум по количественной биологии и биофизике. Методы и результаты биофизики быстро внедрились в медицинской практике. В послевоенные годы во многих странах появились институты биофизики с разными задачами и издаются журналы. В системе Российской академии наук существуют два таких института, не говоря уже о множестве лабораторий и кафедр биофизики. В биофизике развиваются различные направления, в том числе и направление молекулярной биофизики.

К биофизике отчасти примыкают и исследования физико-химических процессов клеток и тканей, проводимых в рамках цитологии и гистологии с применением флуоресцентной, ультра- и электронной микроскопии, дифференциального центрифугирования, газовой хроматографии, флуоресцирующих агентов, методов культуры клеток и тканей, переноса органоидов из клеток в клетки, радиоавтографии и т.п. Интерес к изучению клеток, отмеченный в конце XIX в., углубился в начале XX в. проникновением в структурно-функциональную организацию универсальной единицы живых организмов (И. Деляж, 1895; Э. Вильсон, 1896; А.Г. Гурвич, 1904; А. Гейденгайн, 1907; С.Г. Навашин, 1900).

В соответствии со спецификой задач и используемых методов в цитологии формируются направления, связанные с изучением физико-химических свойств (Р. Чемберс, Ж. Леб, Р. Гебер, Е. Гельхорн, Н.К. Колыцов, Д.Н. Насонов, С.Н. Скадовский, Д.Л. Рубинштейн, А.В. Румянцев, Н.Г. Хлопкин), проницаемости (А. Натансон, В. Рундл, Р. Колландер, В.В. Лепешкин, Д.А. Сабинин, Д.Н. Насонов, В.Я. Александров), ультраструктуры (Ф. Хэген, К.Д. Дюв, З. Грubbан), биохимических процессов (В.В. Кедровский, А.П. Шабадаш, Т. Касперсон, Г. Полад, Г. Буш), энергетики (А. Клод, В. Шнейдер, Д. Грин, А. Ленинджер) и деления (А.Г. Гурвич, А. Говард, С. Пелк, Д. Мезия, Л.Я. Бляхер, И.А. Уткин, С.Я. Залкинд) клеток.

Заметное развитие в цитологии получают исследования ядра и хромосом — кариология (С.Г. Навашин, 1898; П.И. Живого, 1924, 1928; К. Белар, 1934), а также по цитэкологии (В.Я. Александров, 1952, 1975; Б.П. Ушаков, 1956 и др.). В наши дни цитология превратилась в клеточную биологию, изучающую основные закономерности жизнедеятельности клеток. Выделено «Физиология клеток» со своими специфическими методами (Р. Джерард, 1946), изучающая мембранные процессы различных оргanelл (А. Ходжкин,

Э. Хаксли, Б. Катц, Дж. Экилс, С. Вейдман, 40—50-е годы), закономерности проведения нервных импульсов (Л. Герман, И. Тасаки), сокращения мышечных волокон (В.А. Энгельгардт, М.Н. Любимова, 1939; А. Сент-Дьердьи, 1942; Э. Хаксли, 1957), возбуждения и торможения нервных клеток — синапсов (У.С. Эйлер, 1946; Дж. Аксельрод, Б. Катц, 1970), а также процессов, лежащих в основе физиологии кратко- и долговременной памяти (Дж. Мак-Коннелл, 1959; Г. Хиден, 1959). Считается, что первая память имеет электрическую, а вторая — молекулярную природу, ведущую к изменению последовательности нуклеотидов в молекуле РНК.

В последние годы интересные результаты достигнуты при изучении явления сна. Установлено, что у рыб без зрения, живущих в постоянной темноте, отсутствует сон. У видов же рыб со зрением, наоборот, ночью наступает сон (Дж. Ли Каванау, 1998). Из таких фактов сделано заключение, что сон возник в ходе эволюции как ответ на возрастающий поток информации, падающий на сенсорные органы в дневное время. В условиях активного потока информации (дневной период) исключена возможность поглотения и обновления хранимой в мозгу информации. Ночью при ограниченности поступления информации на зрительные рецепторы (в период сна) она переписывается на белки клеток мозга для ее хранения в лабильную форму в виде других белков с затратой дополнительной энергии. Процессу записи информации может помешать ее новый поток на сенсорные органы и по этой причине информация активного периода записывается ночью во время сна (М. Николс и др. 2000; Е. Перри и др., 1999; К. Надер, Г. Шафте, Ле Дукс Дж., 2000).

В физиологии нашли успешное применение идеи кибернетики о регуляции и саморегуляции, теории управления в сложных системах, математическая теория обработки процессов жизнедеятельности и математическое моделирование (У. Мак-Каллок, Р. Питтс, 1943). Таким образом, физиология постепенно превратилась в компьютерную науку, изучающую обмен веществ энергии и информации благодаря синтезу данных биохимии, биофизики, клеточной биологии и кибернетики.

В рамках зоологии первоначально развивается, а в 30-х годах выделяется в самостоятельное направление «Этология» — наука о поведении и нравах животных (Н. Тинберген, К. Лоренц), что один из них определил «как морфология поведения животных» или изучение инстинктивных действий животных, включая их таксономические и приспособительные значения. Поведением живот-

ных исследователи интересуются давно (см. гл. 7), однако первые серьезные обобщения в этой области принадлежат Ч. Дарвину и русскому зоопсихологу В.А.Вагнеру, который еще в 1914 г. опубликовал трехтомную монографию «Биологические основы сравнительной психологии».

В наши дни этология представляет довольно развитую и перспективную науку со своими задачами и арсеналом экспериментальных методов. Она изучает врожденные и приобретенные формы поведения животных, их соотношение и генетическую обособленность, механизмы формирования поведения и т.п. Ее выводы находят широкое применение при разведении, акклиматизации, дрессировках животных, регуляции численности, организации борьбы с вредителями и защиты объектов народного хозяйства.

На примере разных животных показано, что оборонительные реакции наследуются в зависимости от характера и состояния возбуждения или торможения нервных процессов (Л.В. Крушинский, Д.К. Беляев, Л.Н. Трут, У. Торп). Оказалось, что генетическое проявление оборонительных реакций особенно велико в условиях изоляции особей (Л.В. Крушинский). При изменении внешних условий оборонительные реакции меняются в пределах нормы генотипа. При этом в наследственно обусловленное инстинктивное поведение включаются и индивидуально приобретенные компоненты (К. Лоренц), что было отмечено на примере «импринтинга» (реакции следования), резко отличающегося от обычного обучения быстрым эффектом. Значительный интерес представляют данные, касающиеся эволюции поведения у разных животных, отличающихся по образу жизни и структуре сообщества (К. Лоренц, 1947; Н. Тинберген, 1951; Д. Тембрэк, 1962; Д. Крамер, 1960 и др.).

Успехи достигнуты и в познании жизнедеятельности растений, хотя здесь исследования проводились с меньшим размахом. Основное внимание уделялось физиологии растительной клетки, росту и развитию, устойчивости, экологическим проблемам жизнедеятельности растений и механизмам физиологических процессов. Значительно пополнился арсенал методов в физиологии растений за счет использования достижений физики и химии (хроматография, электрофорез, спектроскопия, изотопы и т.п.), благодаря чему физиология растений становится ведущим направлением в ботанике, призванной объяснять и управлять жизнедеятельностью растительного организма для решения практических задач растениеводства. Одно временно развиваются сравнительное и эволюционное направление (А.Г. Юсуфов, 1996) в физиологии растений (изучение изменчиво-

сти, приспособлений, дивергенции функций, специфики и общности энергетических процессов).

Наибольший прорыв в физиологии растений связан с изучением процессов фотосинтеза и роли хлорофилла, чему способствовали разработка хроматографического (М.С. Цвет, 1903; А. Мартин, Р. Синг, 1940) и спектроскопического (Р. Вильштеттер, 1915) методов разделения пигментов, анализ химического состава различных форм хлорофилла (Р. Вильштеттер, О.А. Штоль, 1919) и их содержания в хлоропластах растений (В.Н. Любименко, 1923), изучение оптических свойств хлорофилла (Р. Эмерсон, 1943), состава зеленых пигментов у бактерий и разных водорослей (Г. Фишер, Г. Стрейн, В.М. Монниг, 1942). В 50-х годах установлены пути биосинтеза (Т.Н. Годнев, С. Граник, Д. Смит) и достигнут искусственный синтез хлорофилла (Г. Фишер, М. Штрель, А. Колоянов, Г. Коллер, Р. Вудворд). Одновременно в разные периоды ведутся исследования в направлении познания кинетики и химизма фотосинтеза: разделение его на световые и темновые реакции (Ф. Блэкман, Г. Маттен, 1905; О.Г. Варбург, 1919, 1920), изучение превращения веществ и энергии на разных этапах фотосинтеза (Т. Тунберг, 1923; Ф. Вейгерт, 1923; К.Б. Ван-Ниль, 1931; Г. Гаффон, 1939; Р. Хилл, 1937; А.П. Виноградов, Р.В. Тейс, 1941; С. Рубен, 1942; А.Н. Теренин, 1951 и др.), роли и сопряжения I и II фотосистем (Д. Арнон, 1954; Е. Рабинович, 1967; В.П. Скулачев, 1969) и цикла углерода при фотосинтезе (М. Кальвин, А. Бенсон, 1962; Д. Арнон, 1954; А.А. Красновский, 1949 и др.).

Наиболее существенные достижения в изучении жизнедеятельности растений в последние годы связаны с конкретизацией роли гормонов, фитогормонов и особенностей фотосинтеза. Специфика фитогормонов состоит в ограниченности состава, отсутствии особых структур для синтеза, в низком их содержании в тканях и полярности действия. Кроме того, фитогормоны не имеют белковой природы, иногда представлены даже в газообразном виде (этилен). Среди фитогормонов выделяют стимуляторы (β -индолилуксусная кислота, гибберелловая кислота и цитокинин) и ингибиторы (абсцизовая кислота и этилен) роста, отличающиеся широким спектром действия и взаимодополняемостью механизмами. Возникновение гормональной системы регуляции у растений в ходе эволюции связано с превращением отдельных побочных продуктов обмена метаболита в высокоактивные физиологические вещества (В.В. Полевой, 1982; В.И. Кефели, 1974; А.Г. Юсуфов, 1996), формированием ступенчатых механизмов синтеза, рецепции и инaktivации (связывание и деградация) и их транспорта, а так-

же повышением чувствительности тканей растений к ним (М.Х. Чайлахян, 1975). Все эти условия были реализованы в полной мере у цветковых растений, что сопровождается повышением роли фитогормонов в дифференциации и регуляции роста на всех этапах их онтогенеза. Высокие концентрации фитогормонов у растений инaktivируются либо путем окисления (разрушение ферментами), либо переводом в запас, связывая с веществами или структурными компонентами клетки.

Фитогормоны участвуют не только в эндогенной регуляции роста и морфогенезе, но и в приспособлении растений к стрессовым факторам. Велика их роль в регуляции донорно-акцепторных отношений и продуктивности растительного организма (А.Т. Мокроносов, 1981). Продуктивность растений — слагаемый нормальный жизнедеятельности и уравновешенности метаболита в онтогенезе (А.А. Ничипорович, 1976), сбалансированности процессов роста, дыхания и фотосинтеза. Достижения в области роста связаны с изучением роли фитогормонов, а фотосинтеза — C_4 - и САМ-типа фиксации CO_2 (Дж. Эвардс, Д. Уокер, 1986; А.Т. Мокроносов и В.Ф. Гавриленко, 1992) и фотодыхания (М. Зелитч, 1976; А.Т. Мокроносов, В.Ф. Гавриленко; 1992). Одним из первых Ю.С. Карпилов (1960, 1970) обратил внимание на факт быстрого образования при фотосинтезе у части растений дикарбоновых кислот и концентрации крахмалсинтезирующей системы в пластидах клеток обкладки пучка. Природа этого явления впоследствии была раскрыта Н.Д. Хетчом и К.Р. Слэком (1966) — цикл Хетча-Слэка. Этот цикл, присущий сахарному тростнику, кукурузе, сорго и многим дикорастущим видам (описан у более 1500 видов), характеризуется наличием у растений двух типов хлоропластов: обычные в клетках мезофилла и крупные, без гран в обкладках проводящих пучков. У таких растений фиксация CO_2 происходит в клетках мезофилла (днем или ночью при открытых устьицах) с образованием шавелевоуксусной кислоты при участии фермента ФЕПК-азы, декарбоксилированием которой днем высвобождается CO_2 и транспортируется в клетки обкладки, где вовлекается в цикл Кальвина.

Кроме того, выделен так называемый толстянковый тип фотосинтеза (САМ-тип) у суккулентов, у которых ночью при открытых устьицах фиксируется CO_2 в органических кислотах, а днем при закрытых устьицах в процессе декарбоксилирования в той же клетке вовлекается в цикл Кальвина. Растения C_4 - и САМ-типа отличаются в основном по месту использования CO_2 , фиксированной в органических кислотах. Они характеризуются устойчивостью к высоким температурам и недостатку воды, а также отсутствием фотодыха-

ния (трата части фиксированного углерода органического вещества на дыхание на свету с выделением CO_2 и последующем использованием его в фотосинтезе). Фотодыхание присуще в основном C_3 -типа растениям, у которых без него происходит дегградация хлоропластов и митохондрий (Дж. Эдвардс, Д. Уокер, 1986; А.Т. Мокроносов, В.Ф. Гавриленко, 1992) из-за нехватки CO_2 и O_2 . Учитывая возможные тенденции изменения климата Земли в будущем в связи с глобальным потеплением, допускают повышение доли растений C_4 - и САМ-типов фотосинтеза в экосистемах (В.И. Пьянков, А.Т. Мокроносов, 1993). Растения указанных типов фотосинтеза (кооперативные механизмы фиксации CO_2), рассматривают как возможные вторично в условиях ухудшения водного режима для поддержания цикла Кальвина.

Успехи были достигнуты и в изучении дыхания растений (А.Н. Бах, 1897; С.П. Костычев, 1912; В.И. Палладин, 1912; О. Варбург, 1932; Г.А. Кребс, 1937) как результат сопряжения окислительно-восстановительных процессов (Г.Н. Корнберг, Г.А. Кребс, 1937). Успехи в изучении минерального питания растений были связаны с внедрением изотопного метода и методов культивирования растений на разных питательных средах и определения концентрации водородных ионов (С.А. Аррениус, 1922; Д.Н. Праннишников, 1931; Д.А. Сабинин, 1925; И.И. Колосов, 1962). Проводилось интенсивное изучение и таких проблем, как передвижение и обмен веществ (Е. Мюнх, 1930; Д.А. Сабинин, 1949; Л.А. Иванов, 1926; А.Л. Курсанов, 1955, 1976), водный режим (А.И. Браун, 1909; А.Г. Гурвич, 1929; А. Уршпрунг, 1920; Г.А. Беннет-Кларк, 1946; Г. Дитмер, 1937; Р.К. Найт, 1916; П.Д. Крамер, 1949; А. Крафтс, 1949, 1951; Н.А. Максимов, 1952; А.М. Алексеев, 1950), рост и развитие гормонов растений (Г. Габерландт, 1900, 1908; П. Бойсон-Йенсен, 1910; Ф.В. Вент, 1926, 1934; Н.Г. Холодный, 1906, 1926; Ф. Келль, 1932; В.В. Гарнер, Г.А. Аглард, 1922; Д.А. Сабинин, 1955; М.Х. Чайлахян, 1937, 1952; Б.С. Мошков, 1937, 1963; М.И. Гунар, 1952; В.И. Кефели, 1974; К.З. Гамбург, 1976; О.Н. Кулаева, 1982; В.В. Полевой, 1986 и др.), устойчивость растений к неблагоприятным условиям (Н.А. Максимова, 1926; П.А. Генкель, 1946; О. Штокер, 1928; Б.А. Келлер, 1927; И.И. Туманов, 1930). В первой половине XX в. успешно развивается и экологическое направление в физиологии растений (Н.А. Максимов, О. Штокер, Х. Росс, П.А. Генкель и др.).

Успехи физиологии связаны во многом с развитием биологической химии, выделившейся как самостоятельная наука на рубеже XIX—XX вв. Она за короткое время достигла больших успехов в изучении химических процессов живых организмов благодаря ши-

рокому использованию экспериментальных и точных физико-химических методов. Методы химии при изучении жизненных явлений применялись и в прошлом (см. гл. 6 и 7), однако эти попытки органичивались стараниями отдельных исследователей.

Начиная с XX в. ведутся исследования окислительно-восстановительных процессов разных живых организмов, что привело к формулировке перекисной теории биологического окисления (А.Н. Бах, 1897) и конкретизации роли оксидаз (Г. Бертран, 1895). Формулируются представления о строении углеводов (Э. Фишер, 1894; Г. Эмбден, 1922; О. Мейергоф, 1918), белков (Э. Фишер и Э. Фурно, 1900; А. Коссель, 1910; Н.Я. Данилевский, 1890; А.Р. Кизель, 1929) и жи-ров (Ф. Кноон, 1900; Г. Эмбден и А. Маркс, 1909), специфике действия ряда ферментов (Э. Фишер, Э. Аристронг, А. Серенсен, Э. Бухнер) и коферментов (Г. Эйлер, А. Горден, О. Варбург, Р. Кун, П. Каррер), что завершилось созданием кинетической теории действия ферментов (В. Анри, Л. Михаэлис, М. Ментен).

В 20—30-х годах заметный размах принимают работы по изучению роли и структуры витаминов (К. Функ, К. Эйкман, Ф. Голкинс, Г. Осборн, А. Виндаус, П. Каррер, Р. Кун). В 40-х годах открыты антибиотики (А. Флеминг, Г. Флори, Э. Чейн, З. Ваксман), ряд важнейших гормонов (Л. Ружичка, А. Бутенандт), стероидов и желчных кислот (А. Виндаус, Г. Виланд) и начаты работы по поиску возможностей очистки и кристаллического выделения ферментов (Дж. Самнер, Дж. Нортроп, У. Стенли, 1946). К важным достижениям биохимии 20—30-х годов следует отнести познание природы биокаталитических систем превращения веществ в процессе их обмена (В.И. Палладин, С.П. Костычев, О. Варбург, Г. Виланд, О. Мейергоф, Г. Эмбден) и создание теории биологического окисления (В.И. Палладин, Г. Виланд), решение проблемы аэробного дыхания и открытие цикла трикарбоновых кислот (А.Н. Бах, С.П. Костычев, В.И. Палладин, А. Сент-Дьердьи, Г.А. Кребс, К. и Г. Корн, Д. Кейлин, Г. Виланд и др.), развитие представлений о сложности и взаимодействии обменных процессов в клетке и организме, роли реакций переминирования L-амино- и α-кетокислот (А.Е. Браунштейн, 1937), обмена азота (А. Виртанен, 1945; Р. Шонхеймер, 1935) и жиров (Л.Ф. Динен, 1951) в организме, а также základка основ теории биоэнергетики (В.А. Энгельгардт и М.Н. Любимова, 1937; А. Сент-Дьердьи, 1957; А. Ленинджер, 1949; Ф. Липман, 1959; П. Митчелл, 1960; В.П. Скулачев, 1969).

Успехи физиологии, особенно биохимии, значительно были обусловлены переходом к изучению обмена микроорганизмов, у которых встречаются разнообразие форм метаболизма и состава

веществ. На примере микроорганизмов выяснена природа различных форм брожения и участия в них разных веществ. На примере фотосинтезирующих микроорганизмов (зеленые и пурпурные бактерии) показана возможность изменения типа метаболизма в зависимости от условий среды (свет и темнота) и состава донора водорода, выяснено сходство и различие их фотосинтеза с таковым у растений (К. Ван-Ниль, 1936; Х. Гаффон, 1972). В настоящее время изучено более 80 видов азотфиксирующих бактерий, относящихся к разным систематическим группам (М. Бейринк, 1901; Дж. Липман, 1903; С.Н. Виноградский, 1893; А. Виртанен, 1945), отличающихся по метаболическим механизмам. Биосинтетическая и трансформирующая деятельность микроорганизмов широко используется в микробиологической промышленности для получения разнообразных продуктов их жизнедеятельности (белки, витамины и ферменты, биологически активные вещества и т.п.). В этих целях в микробиологической промышленности находят использование высокопродуктивные мутации по синтезу пенициллина, стрептомицина, биомитина, аминокислот и т.д., а также микроорганизмы используются для создания чистых органических продуктов и химических веществ.

Микроорганизмы представляют удобный объект для получения биохимических мутаций и на их примере решены важные вопросы, касающиеся передачи наследственной информации, структуры гена и других фундаментальных проблем генетики (см. 9.4.). Многие достижения молекулярной биологии и молекулярной генетики, связанные с изучением микроорганизмов, отмечены Нобелевскими премиями (начиная с 40-х годов XX в.).

Особое место в развитии современной биохимии занимает эволюционное направление, привнесшее к моделированию и воссозданию картины начальных этапов биогенеза и формулировке гипотезы о происхождении жизни на Земле (А.И. Опарин, 1924; Дж. Холдейн, 1929). Истоки эволюционной биохимии восходят к работам Ч. Дарвина, который использовал данные о единстве химического состава организмов для доказательства общности происхождения жизни. Эволюционная идея в биохимии животных получила большее развитие, чем в биохимии растений. Ранее Г. Галлир (1913) высказал мысль о необходимости превращения биохимии растений в теоретическую основу филогении, что было осознано позже (Ф. Чапек, 1913; К. Вермер, 1929; С.И. Иванов, 1914; В.И. Ниллов, 1933; А.В. Благовещенский, 1950). К 40-м годам XX в. биохимический материал накопидит использование в сравнительной эмбриологии (Дж. Нидхэм, 1947; Ж. Браше, 1944), при доказательстве общности организации жизни

на Земле (В.И. Вернадский, 1926) и в физиологии в связи с оценкой различий в распространении дыхательных пигментов (Дж. Баррофт, 1927), карнозина и анзерина в животном мире (В. Гулевич, 1933) и процессов мышечного сокращения (В.А. Энгельгардт и М.Н. Любимова, 1940; Е.С. Кребс, 1935), а также при обсуждении вопроса специфики состава крови (А.Маккаллум, 1926) и принадлежности лангетника к позвоночным по наличию в тканях мышц креатин-фосфата (у беспозвоночных — аргининфосфат). Дж. Нидхэм (1947) на примере изучения азотистых веществ мочи показал, что конечным его продуктом может быть аммиак (беспозвоночные), мочевина (рыбы и амфибии) и мочевая кислота (рептилии и птицы). Оказалось, что у куринового эмбриона происходит рекапитуляция всех этих продуктов. Подобные и другие факты легли в основу представлений о биохимической эволюции жизни под действием естественного отбора (М. Флорэн, 1944).

В 50-х годах применением биохимических методов анализа состава белков, нуклеиновых кислот и других веществ был решен ряд спорных вопросов таксономии и филогении растений и животных (А.В. Благовещенский, А.Н. Белозерский, М. Кальвин, Л. Поллинг), эволюции обмена веществ, фотосинтеза и энергетики живых организмов (Дж. Бернал, Н.Горвиц, М.Кальвин, Г. Гаффон, Г. Кребс, Г. Корнберг, Д. Грин, Р. Гольдбергер и др.).

Исследования в области биогенеза, имеющие важное методологическое значение, привлекают пристальное внимание ученых разных направлений. Данный вопрос давно обсуждается и по нему высказаны разные мнения, в том числе о внеземном происхождении жизни (С.А. Аррениус, 1895; А.В. Немиллов, 1924; П.П. Лазарев, 1957). Эта точка зрения не объясняет возникновения жизни как таковой, а исходит из возможности заноса ее на Землю метеоритами. Однако где бы она не появилась, нужно объяснить ее возникновение.

Ныне большинство исследователей исходит из земного происхождения жизни (А.И. Опарин, 1936) в процессе постепенного возникновения ее физико-химических предпосылок. Первичная Земля имела бескислородную атмосферу и на ее поверхность беспрепятственно проникали УФ- и инфракрасные лучи, что обеспечило возможность протекания первичных фотохимических реакций с использованием паров воды, свободного азота и водорода, метана, циана и других веществ атмосферы и коры Земли (углистые, железистые и другие соединения). В таких реакциях использовалась и энергия радиоактивного распада недр Земли и электрических разрядов молний. При взаимодействии элементов и простых веществ по-

степенно происходило насыщение атмосферы метаном, аммиаком, сероводородом, кислородом (за счет разложения водяных паров). События в водной среде сопровождалась образованием более сложных органических соединений (аминокислот, моносахаров, спиртов, органических кислот, нуклеотидов). Этот процесс экспериментально уже воспроизведен (С. Миллер и Г. Юра, 1953). На втором этапе образуются полипептиды и полинуклеотиды, при взаимодействии которых происходит предбиологический отбор самониструктурирующихся и самовоспроизводящихся систем (М. Эйген, 1973).

Нет необходимости дальнейшего изложения указанной гипотезы, уже ставшей достоянием школьных учебников. Ее привлекательность состоит в обращении к реальным естественно-историческим факторам и экспериментально подтвержден ряд предполагаемых этапов, хотя в ней еще много загадок и дискусионных моментов. Первичная жизнь Земли (протобионты) была гетерогенна по составу гетеротрофных и анаэробных существ, которые «растеклась» по ее поверхности (около 3,8 млрд. лет назад) и по мере исчерпания органики абиогенного происхождения, дали начало существам с автотрофным и анаэробным метаболизмом и более сложной организации.

Полагают, что появление жизни на Земле было результатом эволюции «целостных многомолекулярных систем», которые в момент своего образования еще не были живыми. Такие системы приобретали черты живого по мере еще большего усложнения (при дополнении ферментами, способностью самовоспроизведения и циклического энергообмена). С появлением жизни она подвергается естественному отбору и начинается биологическая эра Земли с активными геохимическими процессами на ее поверхности.

В итоге заметим, что развитие физиологии и биохимии оказало большое влияние на прогресс всей биологии, даже на методы изучения эволюции и биосферы, а также расширили представления о сфере действия отбора (8.4).

8.3. Достижения и перспективы изучения онтогенеза

Вопросы онтогенеза представляют предмет изучения многих дисциплин и познание его механизма — одна из задач биологии в будущем (Б.Л. Астауров, 1972; К.Х. Уоддингтон, 1964). Наиболее тесно изучением онтогенеза занимаются такие ее разделы, как эмбриология, биология развития и генетика, используя различные подходы.

Основным направлением изучения онтогенеза было и остается выяснение роли и соотношения генетических и внешних факторов в последовательности протекания процессов морфогенеза и развития индивидуума. Другими словами, нужно определить соотношение программного (детерминированного) и индуцированного условиями развития с прямой и обратной связью. Генетики и эмбриологи до сих пор ведут дискуссии по этому вопросу. Эмбриологи больше обращают внимание на роль взаимодействия частей в морфогенезе развивающегося организма, тогда как генетики — на роль наследственной программы.

Эмбриология в предыдущих столетиях сделала много для детального описания последовательного хода морфогенеза, но она не смогла ответить на причины этого явления. Эмбриология же XX в. поставила задачу экспериментального изучения условия и причины дифференциации онтогенеза, расчленив сложный процесс морфогенеза по отдельным звеньям. Уже в начале века В. Ру перед эмбриологами поставил задачу определить локализацию факторов дифференциации и развития путем хирургического удаления какой-либо части зародыша или искусственного устранения действия факторов окружающей среды — «механика развития».

Методом разрушения бластомер прижиганием иглой В. Ру показал невозможность их утраты при дальнейшем развитии зародыша, что объяснялось детерминированностью зачатка определенной части в каждом из бластомер (В. Ру, 1898, 1900; Л. Шабри, 1887) — «мозаичная теория развития». Однако эта теория не подтвердилась в ряде опытов даже самого В. Ру, не говоря уже о последующих опытах с более тонкой манипуляцией по отделению и культивированию бластомер (Г. Шпеман, 1901). Оказалось, что детерминация клеток в виде необратимости их развития возникает лишь на более поздних этапах дробления яйцеклетки.

Процесс формообразования в онтогенезе оказался более сложным. Так, методом нанесения метки красками на отдельные участки бластулы амфибий (В. Фогт, 1925) выяснено перемещение в ряде случаев метки вглубь и включение ее в места закладки хорды и осевой мезодермы. Перемещение отдельных клеток и их комплексов в ходе формообразования пытались объяснить наличием «биологических полей» (А.Г. Гурвич, 1944) и «градиентов» формообразования (Г. Шпеман, 1936; Дж. Хаксли и Г. де Бир, 1932; К.Х. Уоддингтон, 1957). Однако природа этих явлений пока также неясна, хотя иногда ее связывают с неравномерностью распределения протоплазмы между отдельными бластомерами при их делении.

Детерминация (специфика формативных свойств эмбрионально-го зачатка) рассматривается как результат взаимодействия развивающихся структур, что определяется их компетенцией — способностью воспринимать само взаимодействие. Согласно такому взгляду, эмбриональное развитие выступает как последовательное событие индукционных процессов, что иллюстрируется опытами по хирургическим вмешательствам в развитии разных структур (например, глаза). При всей убедительности таких фактов оставался неясным вопрос о природе такого взаимодействия. Интересны наблюдения о возможности индуцирования развития какой-либо структуры пересадкой зачатков от представителей разных видов, отрядов и даже классов, что говорит о видовой неспецифичности индуктора морфогенеза. Выяснилось и другое, что индуктор может способствовать развитию и совершенно другого органа, чем в норме (Б.И. Багинский, 1927).

Эти наблюдения стимулировали поиск веществ, обладающих индуцирующими действиями. Загадка состояла еще в том, что организм проявляет свое действие после разрушения, замораживания и кипячения ткани (свыше 100°C), обработки спиртом и другими веществами (Г. Шпеман, 1931; И. Гольдфрегер, 1933; С. Тайвонен, 1953; Л. Саксен, С. Тайвонен, 1963). До сих пор индуцирующие вещества не выделены и не идентифицированы. В связи с этим индукция рассматривается как следствие стимуляции способности соматических клеток к развитию целого организма. И роль индуктора при этом сводится к дезинтегрирующему началу (Б.П. Токин, 1959).

Исследования по эмбриологии были продолжены в рамках биологии развития путем использования новейших методов. Среди ее проблем молекулярные и цитологические процессы, связанные с явлением оплодотворения и активации яйца после этого, развитие в связи с наследственной информацией, тотипотентность ядра и его последующие дифференцировки, факторы дифференцировки развивающегося зародыша, механизмы дифференциальной активности генов и последовательности реализации генетической информации и т.д. Из перечня проблематики видно, что биология развития призвана восполнить пробел экспериментальной эмбриологии в конретизации роли генетических предпосылок в индивидуальном развитии. Решение каждого из указанных вопросов имеет свою привлекательную историю поиска и неудач, не все они представляются пока окончательно выводами. Такovým является и вопрос о природе активации яйца в процессе оплодотворения, в изменении которого находят много общего с явлениями возбуждения нерва.

До сих пор нет единого мнения и о механизме проникновения сперматозоида в яйцо. Есть доказательства о слиянии в зиготе ядер и мембран гамет (где происходит проникновение и сперматозоида). При этом хромосомы обычно перемешиваются и располагаются попарно гомологично. Первая борозда дробления зиготы проходит обычно вблизи места внедрения сперматозоида. Проблема последнего развития зиготы состоит в необходимости объяснения, каким образом при одинаковом наборе хромосом в клетках при первом ее делении включается механизм дифференциальной активности генов на разных этапах дробления. Ведущая роль ядра в развитии зародыша (Б.А. Астауров, 1957; Дж. Гердон, 1977) сохраняется даже при признании участия цитоплазматических структур яйца, определяющих материнский тип наследственности. В развивающейся зиготе часть генов остается активной в течение всего эмбрионального развития, в отношении других генов показана смена их активности в разных частях зародыша. Это удалось показать методом пересадки ядер из разных клеток зародыша в ануклеированное яйцо лягушки (Р. Бриггс, Т. Кинг, 1952, 1959). При дифференциации клетка теряет свою тотипотентность, т.е. способность проявлять эмбриональные свойства.

Обычно различают гены, сохраняющие активность во всех клетках ткани одного типа (ответственные за синтез специфических молекул — миозина в мышцах, каллогена — в опорных тканях) или только клетках одного типа (синтез гемоглобина в эритроцитах, гормонов — клетках желез). Пока мало известно, от чего зависят подобные изменения генов. Считают, что при этом имеет значение химическое влияние одного зачатка зародыша на другой или а priori принимают схему Ф.Жакоба и Ж.Моно (1961), разработанную для микроорганизмов (см. 9.4). Сейчас, однако, доказано, что синтез белка регулируется не только процессом трансляции, но и в ходе самой дифференциации после образования и-РНК. Кроме того, синтезом специфических белков процесс дифференциации не завершается. Для него кроме метаболических свойств клеток имеет значение форма, размеры клеток, количество органоидов и т.д. Понять явления дифференциации и морфогенеза возможно только с учетом всей сложности их природы, включая роли межклеточных взаимодействий и регуляторной функции организма как целого. Эту задачу предстоит еще решить, и здесь ожидаются новые открытия.

В эмбриологии растений также отмечены значительные события. К числу ее достижений нужно отнести данные о развитии и строении генеративных структур цветка, процессе оплодотворения, развитии и строении зародышей и эндосперма у представителей

разных семейств, изучение микро- и макроспорогенеза у видов гибридов, полиплоидов и мутантов (Г. Д. Карпеченко, 1927; К. Дарлингтон, 1937; А. Мюнтцинг, 1967), обнаружение и исследование цитоплазматической мужской стерильности, оценки встречаемости и роли явлений апомиксиса, партенокарпии и полиэмбрионии. Предприняты попытки на субмикроскопическом уровне изучить явление эмбрионального развития растений и использовать его результаты при обосуждении вопросов их филогении. Достигнуты успехи в изучении физиологии эмбрионального развития растений, культивированием цветков, соцветий, зародышей, эндосперма, завязей и т. д. на питательных средах. Разработаны методы опыления и оплодотворения завязей *in vitro*. Однако изучение физиологии и биохимии эмбриогенеза растений с применением новейших экспериментальных методов остается задачей будущего.

Меньшее внимание эмбриональному развитию растений по сравнению с животными отчасти связано ограниченностью дифференцировок у первых в указанный период и большей их лабильностью. Дифференциациями у растений богат постэмбриональный период онтогенеза, изучению которого уделялось большое внимание. Главным образом при этом интересовались вопросами возрастных изменений, роста, чередования поколений, перехода к генеративному развитию. Хотя эти вопросы привлекали внимание давно, только в XX в. они стали предметом специального изучения и теоретического осмысливания.

В начале XX в. физиологи стали обращать внимание на возможность экспериментального изменения в онтогенезе формы растений путем воздействия различными внешними условиями, — направление, получившее название «экспериментальная морфология» (К. А. Тимирязев, 1937). Таким путем пытались вызвать в любое время половое и бесполое размножение водорослей и грибов, сменить один из них другим, индуцировать переход растений к цветению и обработать последовательность образования вегетативных и генеративных органов (Г. Клебс, 1905). Используя подобные и другие наблюдения, Г. Клебс высказал идею о стадийности развития растений и о переходе их к цветению при преобладании в тканях углеродистых веществ над азотистыми, что в последующем далеко не для всех растений подтвердилось (М. Х. Чайлахян).

В 20—30-х годах XX в. начинается период интенсивного изучения роли пониженных температур (Г. Гаснер, Н. А. Максимов, Д. А. Долгушин, Т. Д. Лысенко, В. И. Разумов), длины дня и продолжительности темнового периода — фотопериодизм (В. В. Гарнер, Г. А. Аллард, В. Н. Любименко, Т. Д. Лысенко, М. Х. Чайлахян,

М. С. Мошков) в переходе растений к цветению. Периоды онтогенеза, чувствительные к пониженной температуре и длине дня, соответственно были названы условно стадиями яровизации и световой, что не всеми воспринято однозначно. Но факт смены требований к условиям у видов и сортов растений при подготовке к цветению, а также изменения их чувствительности к ним в течение онтогенеза признается почти всеми физиологами. Подобные различия объясняются особенностями приспособления растений к условиям существования (И. М. Васильев, 1939; В. М. Катунский, 1940; Ф. Ф. Мацков, 1939; В. В. Скрипчинский, 1975 и др.).

По вопросу о природе накопления цветообразующего фактора при благоприятных условиях культивирования пока нет единого мнения. Наибольшим успехом пользуется гормональная гипотеза цветения растений (М. Х. Чайлахян, 1937, 1988), согласно которой под действием пониженной температуры в точках роста накапливается вещество — гормон верналин, а при действии индуктивного фотопериода — «флоральный стимул» («флориген»). Флориген якобы состоит из антезина (накапливается в темноте и индуцирует образование цветков) и гиббереллина (накапливается в условиях длинного дня, вызывает образование и рост цветочных стеблей). Переход растений к цветению осуществляется в два этапа: индукция и восприятие внешнего фактора и синтез соответствующего гормона, а также эвокация — под действием гормона в точке роста побега закладываются цветочные буторки. Несмотря на то что представления о гормональном контроле развития растений получило широкую поддержку (А. Ланг, 1956, 1965; Ж. Берензе, Ж.-М. Кинне, Р. Сакс, 1995), они подкреплены остроумными опытами, с их помощью объяснены детерминация пола (М. Х. Чайлахян, В. Н. Хрянин, 1982) и клубнеобразование (М. Х. Чайлахян, 1984), явление старения и омоложения (А. А. Ланг, 1957; К. Мотес, 1960; О. Н. Кулаева, 1973; К. Тиманн, 1985; А. Леопольд, 1964), до сих пор не удалось выделить и идентифицировать верналин и антезин. Используя данные о фотопериодической регуляции цветения растений, сформулированы представления о программированном и индуцированном контроле развития, как попытка выяснения соотношения генетических и внешних факторов индивидуального развития. Выказана идея и о роли фитохрома в восприятии фотопериодизма (Н. А. Бортовик, 1946 и др.).

Представления о морфогенезе и цветении растений, возможности их регуляции получили дальнейшее развитие в исследованиях по культуре протопластов, клеток, тканей и органов *in vitro* (Ф. Скул, 1955; Р. Г. Бутенко, 1961, 1975; Ф. Уоринг, И. Филлипс,

1984). Онтогенез совершается путем смены возрастных (Н.П. Кренке, 1940; Е. Эшби, 1944; П.И. Гулаго, 1969) этапов, морфогенетических (В.В. Скрипчинский, 1975, 1977) и ритмических процессов (И.И.Гунар, 1953; Э. Бюннинг, 1948, 1961; Д.А. Сабинин, 1963), а также изменения коррелятивных связей между органами, что показано использованием стеблевой, корневой, листовой и каллусной моделей (М.Х. Чайлахян, 1975; Н.П. Аксенова, Т.В. Баврина, Т.Н. Константинава, 1973).

Следует заметить, что по недоразумению данные по биологии развития растений пытались использовать для опровержения выводов классической генетики и доказательств «явления наследования благоприобретенных изменений в опытах с «переделкой озимых в яровые» (Т.Д. Лысенко). Оценка таких попыток, теоретическая и фактическая их несостоятельность показана рядом авторов (А.Е. Гайсинович, 1988; Д.Я. Бляхер, 1971; В.Я. Александров, 1992; В.Н. Сойфер, 1993; Э.И. Колчинский, 1999). В борьбе с лженаукой наиболее выдающуюся и непримиримую роль сыграл И.А. Рапопорт — генетик, открывший химические мутagens и внедривший их в селекцию растений.

Начиная с 20-х годов XX в. целенаправленно руководители первой социалистической страны пытались использовать науку не только для экономического развития, но и насаждения марксистского мировоззрения. Это особенно отразилось на состоянии биологии в СССР, где поддержкой власти в ранг веры возводятся «мичуринская биология», насаждаемая Т.Д. Лысенко и его сторонниками.

История этого трагического этапа датируется 30-ми годами, периодом коллективизации в СССР, когда были начаты исследования по изучению реакции разных злаковых культур на действие температуры. Для опубликования полученных результатов издается специальный журнал «Яровизация», преобразованный затем в «Агро-биологию». Первоначально эти исследования представляли определенный научный интерес. Поэтому были поддержаны в науке, в том числе и Н.И. Вавиловым. Но они для поддержки власти неоправданно связывались с лозунгами развития социалистического сельского хозяйства, возможности достижения быстрой переделки озимых в яровые, яровых в озимые, быстрого получения высокоурожайных сортов путем расщепывания «консервативной наследственности», а также превращения любой крестьянской хаты в колхозную лабораторию.

Это направление было преподнесено руководителям партии как наука пролетарская, опирающаяся на принципы диалектического материализма и способная содействовать реализации планов социалистической реконструкции сельского хозяйства.

Таким путем удалось придать биологии классовый и партийный характер, что привело к постепенному запрету исследований во многих ее классических направлениях. Прежде всего особой нападки подверглась генетика с репрессивными и трагическими последствиями ареста и гибели Н.И. Вавилова и других идейных противников. Неоснованный триумф «мичуринской биологии» был связан и с такими политическими обещаниями, как повышение жирности молока, улучшение сортов и пород путем вегетативной гибридизации (прививки, переливание крови и желтка яиц), переделка наследственности действием внешних условий на организм и т.д.

Сторонники указанного направления, не ограничиваясь обещаниями, развернули еще теоретические притязания развития мичуринского творческого дарвинизма без внутривидовой борьбы, путем доказательств наследования благоприобретенных под влиянием условий среды изменений, опровержения роли генов и хромосом в наследственности, а также достигнений молекулярной генетики и биологии. Все эти притязания возводились в ранг марксистской философии. Подобные стремления не имели под собой фактической основы, при этом в качестве подтверждений своих выводов приводили «примеры» скачкообразного возникновения из пшеницы ржи, из овса — овсяга, из граба — лещины, из яиц пеночки — кукушек.

Заметим, что идея о возможности наследования благоприобретенных изменений восходит к глубокой древности, и история биологии не знает более выразительного примера многовекового обсуждения проблемы (Бляхер, 1971, с. 5). С возможностью наследования таких изменений сторонники мичуринской биологии связывали создание более продуктивных сортов и пород.

Кульминацией мичуринской биологии была августовская сессия ВАСХНИЛ (1948), где с итоговыми докладами «О положении биологической науки» выступил Т.Д. Лысенко. Его заявление об одобрении доклада И.В. Сталиным поставило данное направление вне критики и сделало его ориентиром последующего развития биологии. В докладе указывалось, что менделизм —вейсманнизм — морганизм чужды советскому народу, прогрессивному мичуринскому учению. Классическая генетика не изучает законы наследственности на хозяйственных животных, занята никому не нужной дрозифиллой. Свойство наследственности принадлежит не генам и хромосомам, а всем компонентам живого организма. Как благодарность за поддержку идеи августовская сессия направила И.В. Сталину приветственное письмо. Однако борьба против этого направления не прекращалась, что привело к доказательству его пагубности

и абсурдности в 1964 г. Тем не менее это направление отбросило развитие биологии в нашей стране на многие десятилетия назад.

Таким же стремлением канонизации могут служить попытки сторонников Павловской школы в физиологии утвердить свое господство путем созыва специальной сессии (1951). Она была организована АН и АМН СССР по указанию отдела науки ЦК КПСС для обсуждения учения И.П. Павлова, где с основным докладом выступил академик К.М. Быков «Развитие идеи И.П. Павлова (задачи и перспективы)». В докладе были выдвинуты обвинения против крупных физиологов страны (Л.А. Орбели, И.С. Бериташвили, А.Д. Сперанский, П.К. Анохин и др.), якобы отступающих от генеральной линии Павловской физиологии по оценке роли коры больших полушарий в организме. Они были отнесены к лагерю субъективистских идеалистов (С.Э. Шноль, 1997, с. 290—292). Решения сессии затормозили развитие других направлений физиологии в СССР.

Научные заслуги И.П. Павлова, удостоенного Нобелевской премии (1904), общеизвестны и никем не оспариваются (8.2). Однако в интересах прогресса физиологии не было оправдано волевым насаждением павловских идей. Заметим, что в свое время И.П. Павлов выступал против насильственной диалектизации биологии и считал марксизм псевдонаукой. По этим и другим причинам его школу отнесли к механистическим и дуалистическим, отрицали даже заслуги И.П. Павлова, рассматривали возглавляемое им физиологическое общество как враждебное (Колчинский, 1999, с. 182—246). Итоги Павловской сессии, хотя затормозили развитие физиологии в СССР, не привели к столь трагическим и болезненным последствиям, как насаждение мичуринской биологии.

Несмотря на такие изъяны, изучение процесса онтогенеза продолжалось и оказалось довольно сложным. Это отчасти является одной из основных причин отсутствия и трудности создания общей его теории, применимой не только к растениям и животным, но даже к цветковым.

Для понимания онтогенеза, его программированности — направленности имеют значение достижения генетики. Генетика рассматривает онтогенез с точки зрения взаимодействия генотипа и фенотипа.

История генетики — яркий пример быстрого и невиданного ее прогресса за сравнительно короткий период (более 100 лет). Многие классические разделы биологии не смогли за 1000 лет достигнуть того, что достигла генетика не только в смысле накопления фактов и понимания природы изучаемых явлений, но теоретических обобщений, строгости идей и точности эксперимента. Изложение исто-

рии генетики привело бы к логическому перечню сути основных ее достижений, что выходит за рамки задач данного курса. Ниже останемся лишь на некоторых из них, так или иначе значимых для понимания природы онтогенеза.

Разгадка природы наследственности, столетия занимавшей умы ученых, стала возможной лишь после открытия Г. Менделем (1865) законов наследования и наследственности, точнее после их повторного и независимого переоткрытия в опытах на заре XX в. — 1900 г. (К. Корренс, К. Чермак и Г. де Фриз). Стало очевидно наличие материальных носителей наследственности, механизмов их хранения и передачи в онтогенезе и поколениях.

Законы наследования на многих объектах были подтверждены в начале века и с применением строгих количественных методов (А. Кэтлэ, К. Пирсон), а цитологи доказали, что хромосомы являются носителями наследственности (Т. Бовери, 1902; В. Стон, 1903). Это и положило начало успешной разработке хромосомной теории наследственности (Т.Г. Морган, 1909, 1924; К. Бриджес и А. Стертевант, 1910) первоначально на плодовой мушке, которая способна к быстрой смене поколений. Подтверждение ее выводов на других объектах превратило эту теорию в общепризнанную. В ее рамках стали понятны и факты внехромосомной (неядерной) наследственности. Развитие хромосомной теории завершилось составлением генетических карт хромосом многих объектов (плодовая мушка, кишечная палочка, томаты, кукуруза и др.) и поиском способов получения искусственных мутаций заданного направления (Н.В. Тимофеев-Ресовский и М. Дельбрюк, 1931; В.В. Сахаров, 1932; М.Е. Лобашов, 1934; И.А. Рапопорт, 1943; Ш. Ауэрбах, 1946). Мутации биохимические (с дефицитом или избытком синтета какого-либо вещества) и морфологические (с разными отклонениями в строении от нормы) позволили конкретизировать природу наследованныхклонений и роль взаимодействия структур в развитии индивидума (К.Х. Уоллингтон, 1946, 1957). Такой анализ был углублен изучением особенностей морфогенеза и развития носителей искусственных мутаций и естественных полиплоидных форм. Так, на примере вышших и низших растений широко используются биохимические и морфологические мутации для конкретизации роли отдельных метаболитов (гормонов) в росте, развитии и старении (см. А.Г. Юсуфов, 1996).

Первые строгими генетическими опытами (пересадка ядер, хромосом, реципрокные скрещивания) удалось доказать главную роль ядра в определении направления развития и морфогенеза (Дж. Гаммерлинг, 1929; Б.Л. Астауров, 1957; Дж. Гердон, 1977

и др.). В этих опытах преимущества ядра в детерминации морфогенеза четко подтвердились. Запас цитоплазматических метаболитов, участвующих в морфогенезе при отсутствии ядра, быстро исчерпывался, и морфогенез безъядерных сегментов ацетабулярии соответственно прекращался (Дж. Гаммерлинг, 1932; Г. Рихтер, 1959; Л.С. Синдахчиев, 1975). В тонких методических опытах Б.Л. Астаурова (1957) на видах шелкопряда было показано, что при инактивации женского ядра нагреванием или рентгеновским облучением и введением в него двух мужских пронуклеусов развивались целikom отцовские признаки. Роль же материнской цитоплазмы при этом не проявлялась. На генетически хорошо изученных объектах в наше время проводится анализ молекулярных процессов, лежащих в основе развития организмов с учетом дифференциальной активности генов. Даже в случае удачного решения данного вопроса в будущем придется ответить еще на два вопроса: как от набора белков перейти к свойствам и поведению клетки, как от последних — к образованию тканей (К. Маркерт и Г. Уршпрунг, 1973; А.А. Нейфах и М.Я. Тимофеева, 1977).

8.4. Биосфера как объект изучения и охраны

Многообразие форм жизни на Земле (или биоразнообразии) представляет результат ее длительного эволюционного развития. Оно выражается в наличии миллионов индивидуальных видов, видов разных родов и т.д., разных царств, биогеографических зон, биогеоценозов (экосистем). Многообразие жизни на Земле принято делить по уровням системной организации: молекулярно-генетический, онтогенетический или индивидуальный, популяционно-видовой, биогеоценетический или экосистемный и, наконец, биосферный (см. А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов, 1998). Каждый из этих уровней, отличающихся по специфике элементарных единиц и явлений эволюции, успешно изучается в рамках ряда биологических дисциплин. Значительно в этом отношении отстает биосферный уровень, охватывающий собой наружную поверхность Земли, «ее наружная область, отграничивающая ее от космической среды» (В.И. Вернадский, 1926). В предисловии к книге «Биосфера» В.И. Вернадский сетовал на отсутствие работ, в которых рассматривалась бы жизнь на Земле «как единое целое, как закономерное проявление механизма планеты, ее верхней области — земной коры». Необходимость развития такого взгляда, по его мнению, диктуется с учетом «химической силы» (геохимической энергии) жизни на планете и непредсказуемости последствия углубления на-

учно-технической революции (антропогенные воздействия). Этот пробел ныне значительно восполнен усилиями ученых разных стран (Т. Вигтакер, 1970; П. Дювиньо и М. Танг, 1973; М.М. Камшилов, 1970, 1974; Э.И. Колчинский, 1990; Гюрюканов А.Н., Федоров В.М., 1996 и др.).

Принято считать, что все перечисленные выше уровни организации жизни (есть и другие подходы их выделения, Г.Л. Стеббинс, 1968) складываются одновременно на Земле с ее возникновением (В.И. Вернадский, 1940; Е.М. Лавренко, 1964; К.М. Завадский, 1966). В ходе последующей эволюции жизнь меняется структурно и усложняется по своему составу. Однако в этой связи В.И. Вернадский писал, что с архейского периода механизм планеты и биосферы в общих чертах остается неизменным. Жизнь остается в главных своих чертах «в течение геологического времени постоянной, меняется только ее форма» (1967, с. 348).

Изучением живой оболочки Земли и закономерностей ее организации занимаются биогеография, биогеохимия, биоценология, гидробиология и экология. В их рамках проводились исследования на результатах важнейших из них коротко остановимся ниже. В области экологии в начале XX в. продолжалось изучение распространения, образа жизни и динамики численности животных и растений (Р. Чепман, 1900; Е. Варминг, 1895; А. Шимпер, 1898, 1908; С. Форбс, 1908; Ф. Доль, 1906), взаимоотношений отдельных видов (аутэкология) и видовых компонентов — сообществ (синэкология) со средой обитания. Предложена формула вычисления «коэффициента ассоциации» в качестве количественной характеристики частоты совместной встречаемости видов (С. Форбс, 1907), выяснено распределение животных по стациям в связи с растительными сообществами (В. Шельфорд, 1913; Ч. Эдамс, 1913; А.Н. Формозов, 1946; А.А. Насимович, 1955), в начале века созданы энтомологические центры в России (Н.А. Холодковский, И.Я. Шевырев, А.Н. Порчинский), группы по изучению промысловых животных (А.А. Силантьев, Н.В. Туркин, К.Н. Россиков) и действия внешних факторов на животных (П.И. Бахметьев), а также закладываются основы биоценологии и популяционной экологии (Ч. Эгтон, 1927).

В 40-е и последующие годы экологические исследования принимают еще больший размах при изучении сезонных явлений в жизни животных и растений экстремальных районов (Б.А. Келлер, 1923, 1927; Л.А. Иванов, 1918, 1930; Н.А. Максимов, 1950; А.А. Насимович, 1955; М.И. Мани, 1962), закономерностей поведения, распределения, зональной смены стадий животных (Г.Я. Бей-Биенко, 1959; А.С. Мончадский, 1958; П. Клоппер, 1962; Е. Одум, 1959;

Г. Кларк, 1957 и др.) и фитоценозов (Б.А. Келлер, 1927; В.В. Алехин, 1928; А.П. Шенников, 1937; Т.А. Работнов, 1972).

Особо следует подчеркнуть значимость работ 40—50-х годов по экспериментальной (И.В. Кожанчиков, В.В. Алпатов, И.Д. Стрельников, А.С. Данилевский, Н.И. Колабухов, Н.И. Шилов, П. Моррисон, Ч. Кэнди, Л. Ирвинг) и популяционной (У. Олли, Р. Чепман, Р. Перл, В. Уинн-Эдвардс, А.С. Мальчевский, Т.А. Работнов, А.А. Уранов, С.С. Шварц) экологии животных и растений. В них обращалось внимание на физиологические особенности, динамику численности, реакцию организма на действие факторов среды в связи с приспособлением растений и животных.

Развитие экологии привело к теоретическим обобщениям в области фитоценологии (Г.Ф. Морозов, 1912; И.К. Пачоский, 1921; В.В. Алехин, 1916), биоценологии (В.Н. Сукачев, 1925; Ч. Элтон, 1927; Ф. Клементс, 1916; А. Тенсли, 1920, 1946), к определению понятия биогеоценоз (В.Н. Сукачев, 1964) и задач его изучения. Одна из задач экологии состояла в изучении особенностей динамики численности животных и растений в сообществах и ее причин (Ч.Хьюит, 1921; Ч. Элтон, 1924, 1960; С.А. Северцов, 1930, 1941; А.Н. Формозов, 1935; Д. Лэк, 1957; Г.Ф. Гаузе, 1945). Складываются и успешно развиваются такие направления, как экологическая паразитология (В.А. Догель, 1927, 1941; Е.Н. Павловский, 1946, 1948; К.И. Скрябин, 1935, 1947; О. Фурман, 1928, 1932; Р. Хелгер, 1927, 1937), экологическая морфология (К.Ю. Юдин, 1955; В.Б. Суханов, 1968; С.С. Шварц, 1968; К. Раункиер, 1905, 1923; И.К. Пачоский, 1915; Г. Элленбергер и др., 1967; И.Г. Серебряков, 1962), радиэкологии (В.И. Вернадский, 1926, 1957; Г.И. Поликарпов, 1964; Д.М. Гродзинский, 1972; Л.А. Перцов, 1973) и эволюционной экологии (Ч. Элтон, 1930; Д.Н. Кашкаров, 1933; С.А. Северцов, 1941; С.С. Шварц, 1969).

В плане развития учения о биосфере следует оценивать и результаты гидробиологических исследований, так как большая часть поверхности Земли покрыта водой. Изучение жизни морей, океанов и пресных вод было начато давно (см. гл. 6—7), в XX в. оно проводилось еще более целенаправленно в теоретическом и практическом плане. Исследования касались анализа состояния планктона разных водоемов (С. Апштейн, 1906; Г. Ломан, 1909; Дж. Кушинг, 1951; Д. Мак-Ларен, 1963; Л.А. Зенкевич, Н.И. Андрусов), — изучения гидробиологии и классификации пресных вод по составу данного населения.

Начаты еще в начале века (С.А. Зернов, Н.А. Книпович, Э. Бердж, Ч. Джудей, Л.П. Россолимо) исследования были продолжены в 40—60-х годах (С.И. Кузнецов, Г.Г. Винберг, А. Тинеманн, Э. Науман, Ф. Руттнер), завершившиеся разработкой в 20—40-х годах учений о типах озер с оценкой их эволюции от олиготрофного к эвтрофному состоянию (Г. Ганс, Е. Диви, С.Н. Скадовский, Е.И. Амлинский, А.Л. Брюхатов, Н.С. Строганов), бентосе и биологической продуктивности с определением возможностей улова рыб в разных водоемах (С. Петерсен, Дж. Джонстон, Л.А. Зенкевич, В.П. Воробьев, С. Экман, И. Лундбек, П. Бойсен-Иенсен, Е.В. Борущкий, Г.Г. Винберг) и выяснения взаимоотношений фито- и зоопланктона (Г. Райли, Г. Стомел, Д. Бумпус, П.А. Моисеев). Значительное место в гидробиологических исследованиях отводилось изучению чистоты вод с учетом численности и состава видов-индикаторов (В. Сладчечек, Р. Колыквиц, У.Т. Эдмонс) и разработке методов водной токсикологии (Н.С. Строганов, Э.А. Веселов). По материалам 2-го океанографического конгресса (1966 г., Москва) суммарная биомасса зоопланктона составляла 21,5 млрд. т, зообентоса — 10 млрд. т, а на долю рыб, кальмаров и других плавающих животных приходится около 1 млрд. т биомассы и всего 0,2 млрд. т годичной продукции. Биомасса имеет непосредственное значение для характеристик состояния размножения и возобновления живых существ, входящих в состав разных условий обитания, а также круговорота веществ на Земле. В связи с этим уделялось внимание и этим вопросам. Показано, что благодаря размножению и расселению организмов в биосфере наблюдается активная миграция химических элементов. Биохимические функции биосферы осуществляются с участием всего комплекса видов и экосистем, что приводит к возникновению биотического круговорота между отдельными биогеоценозами и их комплексами, постепенно охватывая всю оболочку Земли (малый и большой круговорот). Биосфера имеет сложную структурную организацию, включающую жизнь суши, атмосферы и водоемов, биогеографических зон, зональность и вертикальность, распространения живых организмов, фитоценозы, биогеоценозы, популяций и видов. Обычно биогеоценоз, включающий все основные экологические группы существ по своим потенциум, рассматривают как часть биосферы (М.М. Камшилов, 1969). Поэтому прописывают как часть биосферы в биогеоценозе, пытаются моделировать биотический круговорот на Земле в целом. При выпадении одного из видов или биогеоценоза из общего круговорота веществ на планете происходит нарушение равновесия в биосфере. Возможность

же его восстановления зависит от глубины изменения и роли данного элемента в циклическом круговороте.

В связи с этим возникает задача охраны и воспроизведения ресурсов биосферы, что очень остро стоит перед человечеством. Ее острота будет все возрастать по мере расширения масштабов научно-технической революции и роста численности человечества. Этим будет определяться объем изымаемой продукции и степень нарушения круговорота веществ. Биосфера постепенно вступает в сферу разума — ноосферу. Поэтому проблема взаимоотношения человека и природы поставлена в мировом масштабе (А.А. Федоров и А.В. Яблоков, 1999) и ее решение упирается в участие всех государств мира. Биогеоценоз (экосистема) — арена, среда эволюции видов и популяций, разрушения экосистем могут привести к непредсказуемым эволюционным последствиям вплоть до исключения возможности существования человека и даже самой жизни на Земле.

Биосфера мозаична по организации в различных ее областях, что обосновано В.Н. Сукачевым в учении о биогеоценозах. Биогеоценозы как раз и выступают как элементарные биохорологические единицы биосферы в виде дискретных ее подразделений. Заметим, что Н.В. Тимофеев-Ресовскому больше импонировал термин «биогеоценоз» по сравнению с термином «экосистема», как отвечающий биохорологии. Поэтому и изучение биогеоценозов наиболее полно отражает состояние биосферы, эволюции ее видов и живого вещества, круговорота веществ и энергии, геохимических связей между биогеоценозами и их саморегуляции. К существенным задачам биогеоценологии отнесены конкретизация антропогенных факторов, воздействующих на биогеоценозы, и биогеоценологические процессы, так как биогеохимическая деятельность биосферы и ее эволюция складываются из соответствующих круговоротов и эволюции большого числа различных, в известной мере дискретных участков — биогеоценозов (Н.В. Тимофеев-Ресовский). Изменения на биохорологическом уровне тесно связаны с эволюционным и генетическим уровнями. С учетом фундаментальности биосферного мышления Н.В. Тимофеев-Ресовский сформулировал и поставил задачу изучения проблемы «Биосфера и Человечество», а также охраны биосферы, опираясь на учения о биосфере и биогеоценологии (А.Н. Тюрюканов, В.М. Федоров, 1996).

В предстоящую задачу биологии входит изучение «недарвиновской эволюции» — происхождение кооперации организмов в сообществах. Эти вопросы в классической теории эволюции слабо разработаны (Г.А. Заварзин, 2000). Представления о выживаемости и приспособлении нуждаются в анализе применительно к сообществам, в которых все циклы биогенных элементов замкнуты. Кооперативные

взаимоотношения видов в сообществах — главенствующий фактор их развития. При этом отмечается, что геологическая летопись Земли недостаточна до появления первых организмов и предпосылки жизни надо искать не на Земле, а в Космосе (Г.А. Заварзин, 2000, с. 405). По этой причине эволюционные предпосылки разнообразия геосферно-биосферной системы как целостного образования, а также «входа микробной жизни в море» и функциональные связи ее компонентов нуждаются в конкретизации (Г.А. Заварзин, 2001). При этом речь идет о необходимости развития новых идей и методов при изучении эволюции биосферы, биогеоценозов и экосистем в будущем.

Экология ныне стала ведущей областью общественного интереса. Однако даже труды древнегреческих натурфилософов (Гиппократ, Аристотель и др.) содержали сведения экологического характера, особенно исследователей XV—XVIII вв. при изучении пищевых связей, численности и продуктивности организмов. Сам термин «экология» был введен позже (7.4). Однако экология как самостоятельная наука возникла около 1900 г. и ее название вошло в общий лексикон лишь в последние десятилетия XX в. (Ю. Одум, 1986) ввиду исключительной значимости для развития человечества, «озабоченности проблемами окружающей среды». Экология, оставаясь в рамках биологии, теперь стала интегральной междисциплинарной областью на стыке естественных и общественных наук, связывающей физические и биологические явления в единое целое при изучении закономерностей изменения многоуровневых систем в природе и обществе. При этом расширился и круг вопросов, входящих в задачи экологии, и широко используется эволюционный подход (В.И. Вернадский, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Р. Мак-Артур и др.) и различные модели (Дж. Дей, Д. Медоуз, Ч.А. Холл и др.) для описания динамики развития популяций, сообществ и экосистем. В частности, показано формирование биогеоценозов со сложным коадаптивным комплексом энтоморфильных растений с широким кругом опылителей, где новый вид растений вступает в конкуренцию даже за опылителей (Г.М. Длусский).

8.5. Развитие эволюционного направления в биохимии и физиологии

Исследования в области сравнительно-эволюционной биохимии, начатые в конце XIX в., углублены в XX в. (Е.Н. Мирзоян, 1984) с охватом животных, растений и микроорганизмов. Опираясь на данные о сходстве минерального состава и органических веществ, полуженные биологами XIX в., была обоснована концепция о химическом сходстве, единстве биохимической организации и жизнедеятельности

живых существ. В связи с этим К.А. Тимирязев констатировал наличие не только сходства белков, углеводов и жиров у растений и животных, но также возможность сближения органического и неорганического мира по составу веществ. Сравнивая строение и роль хлорофилла и гемоглобина, он подчеркивал, что у животных и растений нет черт «исключительно свойственной тому и другому» и о единстве законов органической и неорганической природы.

В подтверждение идеи Ч. Дарвина о насекомоядных растениях приводились факты сходства пепсинового пищеварения у низших животных и растений (Ф. Гоппе-Зейлер). В развитии представлений Ж.Б. Буссенго о наличии круговорота веществ в природе между растениями и животными К. Бернар сформулировал задачу о необходимости изучения «всеобщих свойств живой материи (процессов разрушения и созидания веществ)», лежащих в основе их жизнедеятельности. Однако концепция К. Бернара была далека от эволюционизма, и он относился отрицательно к теории Ч. Дарвина в целом. А.С. Фаминцын с учетом общности клеточной организации животных и растений в работе «Обмен веществ» (1883) выдвинул принцип общности процессов их жизнедеятельности, исходя из отсутствия резких границ между указанными царствами в содержании веществ, питания и дыхания. Изучением красящих веществ крови и листьев были сформулированы представления о взаимоотношениях химической структуры и функции веществ в связи с условиями развития организмов (М.В. Ненцкий). При сравнении свойства хлорофилла и гемоглобина у высших растений и животных он пришел к выводу, что «они построены из одного и того же исходного вещества». С учетом особенностей микроорганизмов М.В. Ненцкий высказал идею о многообразии форм обмена веществ в органическом мире и о существовании переходных звеньев между разными типами обмена в филогенетическом ряду. В ее подтверждение приводил данные о качественных различиях в содержании веществ в живой природе. К.А. Тимирязев, высоко оценивая исследования М.В. Ненцкого, критиковал Р. Вильштеттера за отрицание эволюционного подхода. Эволюционные идеи развивал и другой отечественный физиолог растений — И.П. Бородин, который в своих хемосистематических работах опирался на учение Ч. Дарвина. Эти стремления продолжил Н.А. Монтеверде, изучая кристаллические отложения аспарагина, маннита, щавелевой кислоты и дубльцита в сравнительном плане у разных растений.

Сравнение хлорофилла и гемоглобина М.С. Цвет считал недопустимым из-за участия в восстановительных процессах первого, окислительных — второго. Поэтому попытки найти сходство меж-

ду растениями и животными по составу веществ М.С. Цвет относит к туманным «сообразениям с неизбежным приплетением имени Дарвина и борьбы за существование». Аналогично между гемоглобином и хлорофиллом считал «любопытной и только». Осторожность подхода М.С. Цвета вытекала из-за слабой изученности указанных соединений, что и не позволяет якобы делать широких биологических обобщений. В то же время он не отрицал возможность применения теории эволюции в биохимических исследованиях для объяснения биохимического сходства и различий растений и животных, особенно когда речь идет о биологическом смысле таких явлений. В частности, М.С. Цвет указывал, что обнаруженное им разнообразие пигментов в органическом мире не позволяет сделать вывод о единстве растений и животных. Проблемы эволюции он требовал обсуждения с применением данных «экспериментального метода» (1901).

В исследованиях по белкам разных организмов А.Я. Данилевский развивал не только представления о биохимическом единстве живых организмов, но и биохимической специфике «видовых отличий» у растений и животных. В частности, он обнаружил у животных предпочтительное распространение белков лейциновой и гликолевой, а растений — аспарагиновой и глутаминовой групп. В своих исследованиях А.Я. Данилевский выступал против витализма, и живое вещество рассматривал не только как предпосылку химических реакций, но и как системную материю с качественным своеобразием, что придает ему «совершенно новые физические и механические качества». Изучением движения и состава мышц представителей ряда классов животных А.Я. Данилевский пришел к выводу, что первое зависит от изменений в них соотношения миозина и стромоновых веществ. Он также предложил программу изучения белков нервной системы, акцентируя внимание на анализе содержания нейроглобулинов и нейростроминнов у разных животных для выяснения закономерностей биохимической эволюции. Биохимика А.Я. Данилевского нельзя путать с его братом, антидарвинистом, Н.Я. Данилевским, который в 1885 г. выпустил книгу в 2-х томах «Дарвинизм. Критическое исследование». Эту публикацию К.А. Тимирязев оценил как «памфлет, распущенный на тысячу страниц».

Интересны и исследования по созданию теории дыхания и брожения как окислительно-восстановительных процессов в органическом мире (В.И. Палладин, С.П. Костычев, А.Н. Бах и др.). В этих исследованиях, опираясь на имеющиеся и полученные новые данные, с использованием сравнительно-эволюционного подхода

анализировались особенности процесса дыхания. В.И. Палладин обнаружил единство белкового распада у растений и использовал дарвинизм для объяснения эволюции процессов жизнедеятельности. Генетическая близость хлорофилла и гемоглобина им рассматривалась как показатель не только единства происхождения растений и животных, но и поиска возможностей для изучения общих закономерностей эволюции органического мира. На основе этого принципа им выяснялась генетическая связь процессов дыхания и брожения, а также единство дыхательных процессов растений и животных по результатам и составу участвующих в них ферментов. В.И. Палладин проводил аналогично между дыхательными пигментами растений и гемоглобином. В теории дыхания В.И. Палладина получила развитие идея и о единстве энергетических процессов и общности энергии жизнедеятельности в органическом мире. Клеточное строение организмов он рассматривал как основу прогресса растений и животных, что признано плодотворной гипотезой (С.П. Костычев).

С.П. Костычев углубил представления о генетической связи дыхания и брожения через образование пировиноградной кислоты. Способы брожения, рассматриваемые ранее как независимые, он также связал как единые через ее образование. С.П. Костычев установил факт встречаемости у «высших растений всех основных элементов бродительной системы», что получило отражение и в цикле Кребса. Наличие спиртового брожения у части существ представляется способ ухода от конкуренции, демонстрируя «высоту анаэробной» жизни в борьбе за существование. Идея биохимического единства живой природы была использована С.П. Костычевым и для объяснения круговорота веществ в природе.

Сходство физико-химических процессов в живой и неживой природе отмечено и А.Н. Бахом, чему была посвящена его публикация еще 1898 г. К этому выводу он пришел на основе изучения ассимиляции углекислоты растениями, процессов дыхания и брожения. В итоге им была разработана теория медленного окисления и клеточного дыхания, где отвергалась возможность аналогии красящих веществ крови и хромогенов растений, отгличающихся по химическому их составу. В то же время по результатам своих исследований А.Н. Бах пришел к выводу об универсальности окислительно-восстановительных ферментов в живой природе, а также о сходстве использования жиров, углеводов и белков у растений и животных при поглощении кислорода и выделении углекислоты. Принцип биохимического единства живой природы А.Н. Бах рассматри-

вал как результат ее эволюции в направлении выработки оптимальных реакций для жизнедеятельности.

Концепцию единства процессов в живой природе отстаивал и Д.Н. Прянишников на примере изучения азотистого обмена. Он подчеркивает существование общих, сходных особенностей «в обмене азотистых веществ у всех организмов» и близости их в способах устранения аммиака из тканей путем дегидратации и обращения аммиачных солей в амиды (мочевина и аспарагин). Основной вывод Д.Н. Прянишникова состоял в признании полного совпадения основных черт процесса превращения белковых веществ «для растительного и животного организмов», в том числе и способ включения аминокислот в белки. В образовании мочевины видел «близость грибов и животных». Сходство растений и животных было показано изучением процесса пеминирования (А.Е. Браунштейн, М.Г. Крицман). На примере сходства биохимических процессов в растительном мире высказана идея о том, что вид в биохимическом смысле реально существует и об общем «законе эволюции веществ в организмах», реализуемого при неизменности внешних условий (С.Д. Иванов). Были предприняты и исследования для познания «законов превращения веществ в организмах в онто- и филогенезе» (А.В. Благовещенский).

Большое значение для развития биологии имело учение В.И. Вернадского о биосфере, выявившее связь не только между химическими процессами живой и неживой природы, но и космической эволюцией материи (8.4). На базе его учения была установлена биохимическая универсальность организации жизни в виде неизменности живого вещества на планете и геохимических функций живых организмов. В то же время В.И. Вернадский писал, что его выводы о неизменности живого вещества на Земле лишь внешне противоречат реальной «морфологической эволюции организованных существ». Учение В.И. Вернадского о биосфере имело фундаментальное значение для развития разных направлений биологии (Мирзоян, 1984; Колчинский, 1990).

Эволюционное направление в биохимии и физиологии получило развитие и применительно к растениям. Данные химической дивергенции растений используются в хемосистематике (С.Д. Иванов, 1926; А.В. Благовещенский, 1966; А.Н. Белозерский, 1976 и др.). При этом анализируют состав белков, нуклеиновых кислот, вторичных веществ метаболизма, фитогормонов, особенности специализации и конвергенции растений по химическим параметрам для оцен-

Основные направления развития биологии

Во второй половине XX в.

ки приспособления популяций, видов и эволюции экосистем. Таким анализом удалось уточнить филогенетическое положение грибов и ряда триб цветковых. Итоги этих исследований обобщены в ряде публикаций (К.В. Манойленко, 1974; В.В. Полевой, 1985; Е.Г. Судына, Г.И. Дозова, 1983; Юсуфов, 1996).

Последующие успехи эволюционной биохимии связаны с созданием гипотезы о происхождении жизни (8.2), успехах развития молекулярной биологии и генетики (9.3) и физиологии растений и животных (8.2).

Несмотря на успехи развития всех областей биологии в XX в., во второй его половине существенные достижения и идеи ограничены такими разделами, как эволюция органического мира, молекулярная биология и генетика. Наибольший же вклад внесен в познание молекулярных основ живой природы, структуры генома ряда существ и механизмов реализации наследственной информации. Успехи молекулярной биологии внесли коррективы и в методы изучения сущности явлений эволюции. Этим обусловлено их совместное рассмотрение ниже.

9.1. Популяционная биология, ее достижения и значение

Развитие биологии уже с середины XIX в. привело к углублению представлений об изменяемости видов, выделению их как центрального этапа процесса эволюции. До середины века виды рассматривали как существа, однородные в морфологической организации. Поэтому и основным критерием их выделения служила степень морфологической разницы между особями. Признание наличия разновидностей в пределах некоторых видов мало влияло на оценку видов как морфологической общности индивидуумов.

К концу XIX в. постепенно накапливаются данные о географической изменчивости населения вида и описания в нем множества форм (полувидов, подвидов, рас и т.д.). Это и привело к переходу от типологического к биологическому пониманию вида и завершилось в 30-х годах XX в. формулировкой концепции политипического вида, как состоящего из множества генетически разнообразных

форм (Н.И. Вавилов, Дж. Хаксли). Такой полигибрический подход совершенно отличался от линнеевского вида (Э. Майр, 1968, с. 274), значение которого многие систематики не сразу осознали. Полигибрический вид представлял собой как генетический непрерывный ряд популяций.

В начале XX в. В. Иоганнсен (1903) вводит не только понятия генотип, фенотип и популяция, но и анализирует их в связи с действием отбора. Он обратил внимание на то, что в онтогенезе фенотип может изменяться неоднократно и это не отражается на состоянии генотипа. В результате отбор по фенотипам не эффективен и его эффективность проявляется только в популяции при наличии генетических различий, которые отражаются и на состоянии фенотипа. Вслед за этим постепенно выделяется популяционная генетика, посвященная изучению соотношения аллелей и генотипов в популяциях, «наследственной преобладности организмов в популяциях» (Ф. Айала, 1984, с. 33). Популяция к тому же выделяется как элементарная единица эволюции (Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ф. Добржанский и др.) с указанием элементарных эволюционных ее факторов (9.2).

Аналізу генетической структуры популяции и ее роли в эволюции посвящена большая литература (Ф. Айала, 1984; Ю.П. Агтухов, 1983; Н.П. Дубинин и Я.Л. Глембоцкий, 1967; Р. Левонтин, 1978; Л. Меттлер и Т. Грегг, 1972; Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков и Н.В. Глогов, 1973; С.С. Шварц, 1980 и др.), которая уже стала трудно обозримой с учетом поставленных вопросов, изученных животных и растений. Популяция по сравнению с организмом — более высокий уровень организации жизни. Поэтому ее генетический анализ потребовал разработку новых экспериментальных и математико-логических подходов, основа которых была положена с начала XX в. до 30-х годов (Х. Харди, В. Вайнберг, С.С. Четвериков, С. Райт, Р. Фишер, Дж. Холдейн и др.), что дали возможность оценить структуру природных популяций многих организмов. В итоге Ф. Добржанский высказал мнение, что «эволюция есть изменение генетической структуры популяций». Это было воспринято как исходное начало грандиозного процесса, изучение которого до внедрения популяционного подхода не удавалось экспериментальному и количественному анализу. До такого подхода не представлялось сколько-нибудь возможным оценить количественно наследственную структуру вида сравнением соотношения встречаемых аллелей у бесчисленного множества его особей длительными периодами. Такой анализ стал реальностью на примере изучения дли-

тельно существующей на определенной территории и внутри себя скрещивающей части населения вида — популяций.

В результате было выяснено, что популяция насыщена скрытым резервом наследственной изменчивости, который используется при изменении условий среды для выработки новых приспособлений (С.С. Четвериков, 1926). Однако оказалось, что насыщенность популяций скрытым резервом генетической изменчивости дает не только возможность приспособляться к изменившимся условиям среды, но может привести к снижению общей ее устойчивости благодаря наличию в скрытом виде мутаций, понижающих жизнеспособность потомства в данных условиях при передаче их в гомозиготное состояние («генетический груз»). Однако и накопление таких мутаций важно, так как при сочетании других обстоятельств они могут сыграть положительную роль или привести к повышению жизнеспособности в гетерозиготном состоянии. Популяции имеют механизмы, обеспечивающие сохранность разнообразных и разнонаправленных мутаций («давление мутаций»). Исследования показали, что вне конкретных условий трудно оценить адаптивность любой мутации в принципе.

Для познания эволюции стали широко использовать данные об изменении генетического состава популяции. Эволюционирующей вид стали рассматривать, как «последовательный ряд популяций (родителей — потомков) эволюционирующих изолировано от других и имеющих собственную эволюционную роль и собственную тенденцию» (Г. Симпсон, 1960). Такое представление строго допущалось только в отношении животных и растений, у которых встречается свободное скрещивание — к панмиктическим («менделевским») популяциям.

Они анализированы не только по генетическим, но и экологическим особенностям: величина ареала, динамика численности, состав растной и половой состав, генетическая гетерогенность. В результате разностороннего изучения было признано наличие у популяций генетического и экологического единства, что позволило выделить их как элементарные, целостные и неделимые единицы эволюции, обладающие «собственной эволюционной судьбой». Такой взгляд не умалял значение особи и вида для эволюции (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1977; А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов, 1998). Оценка эволюционного положения популяции связана с учетом особенностей скрещивания, подвижности и условий обитания особей, а также географических преград, ограничивающих расселения и скрещивания их населения.

Необходимо отметить, что исследование популяций представляет интерес не только в эволюционно-генетическом отношении, но преследует и другие задачи. Для этого применяются различные подходы (генетические, морфологические, биохимические, онтогенетические и т.п.) с выделением конкретных маркерных признаков (фенов) для анализа. С учетом разнообразных подходов изучения популяций и их роли в эволюции выделена специальная область «популяционная биология» для формирования целостного взгляда на живую природу в виде сводной концепции ее идей и факторов (А.В. Яблоков, 1987).

При рассмотрении достижений популяционной биологии не охвачены вопросы методики и направлений изучения конкретных популяций животных и растений ввиду трудности их охвата. В задачи популяционной биологии входят не только разносторонний анализ природных популяций, но и решение прикладных вопросов: эксплуатация, регулирование численности, охрана и биомониторинг, использование в хозяйственных целях популяции (А.В. Яблоков, 1987).

Изучение таких вопросов особенно важно в условиях интенсивного использования биоресурсов и усиления антропогенного воздействия на природу. Управление популяциями при этом приобретает не только значение для грамотной эксплуатации биоресурсов, но и охраны живой природы. При этом значение имеет выяснение условий авторегуляции численности, определение состава популяций и групп в их пределах для длительной эксплуатации, а также оптимальных размеров ареала и численности для изыятия особей с учетом соотношения размножаемой части населения, периода и мест воспроизведения, предела минимальной величины численности и условий для оптимального воспроизведения популяций и т.п.

Для изучения подобных вопросов рекомендовано выделение в популяционной биологии прикладного ее раздела для грамотной организации мероприятий по охране и воспроизведению живой природы. Без разностороннего изучения генетико-эволюционных и экологических особенностей популяций невозможно разумно оп-ределить длительную политику охраны живой природы. Поэтому развитие исследований по изучению природных популяций приобретает не только эволюционно-генетический, но и прикладной интерес. К сожалению, пока очень мало данных, характеризующих полную картину генетического состава и его изменчивости: гене-

тической и экологической оценки особенностей большей части природных популяций животных и растений. Это задача будущего, ее масштабы грандиозны и решения выйдут за пределы государственного интереса.

Исследование явлений и процессов в популяциях растений, включая изменения частотных соотношений генов и фенотипов в ряду поколений с учетом последствий миграций и изоляции особей, стало важным звеном в познании закономерностей микроэволюции. Они подтвердили реальность действия в популяциях факторов и механизмов микроэволюционного процесса. Такие результаты первоначально были получены на быстро репродуцирующихся формах животных (дрозофила, бабочки, мышевидные грызуны и т.д.) и легли в основу учения о микроэволюции (Ф.Г. Добржанский, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.Б. Форд, Дж. Холдейн и др.).

Растительные объекты долгое время не привлекали внимания. В этом отношении представляются интерес попытки изучения гетерогенности популяций диких и культурных растений по проявлению фотопериодической реакции, ритмов развития, конкурентоспособности, устойчивости к стрессам (М.Г. Агаев, К.М. Завадский, М.М. Магомедмирзаев, J.L. Harper и др.) Для выявления гетерогенности указанных и других показателей были использованы интродукционные, эколого-физиологические и агроэкологические приемы и методы анализа популяций растений.

Результаты исследования показали наличие скрытой (криптической) гетерогенности популяций, имеющей значение для их приспособления. Анализ популяций разных растений позволил углубить представления об экспериментально-управляемой эволюции (Н.И. Вавилов, Е.Н. Синская) даже при проведении опытов с чистыми линейными и агамными растениями (М.Г. Агаев).

Популяционная биология растений получила дальнейшее развитие при изучении полиморфизма плодов, соцветий, листьев, формы и числа элементов строения организма-индивидуума у видов алычи, примул и других дикорастущих растений. Полученные при этом результаты были использованы для конкретизации характера изменчивости количественных признаков, структуры фенотипической организации и адаптивной стратегии популяций растений, познания закономерностей и механизмов формирования количественной морфогенетики и способов биологического изменения показателей.

9.2. Состояние изучения закономерностей эволюции органического мира

С момента появления учения Ч. Дарвина (1859) оно прошло сложный путь испытаний и развития. Кажущаяся начальное его торжество сменилось критикой в конце XIX в., которая еще больше усилилась в первой половине XX в. в связи с переходом к экспериментальному изучению роли отдельных факторов эволюции.

Пожалуй, наиболее сложными и драматическими в развитии эволюционного учения (дарвинизма) оказались первые десятилетия зарождения и становления генетики — «менделизма» (см. 7.5), когда критика превратилась в полное отрицание самого учения. Именно этот период характеризуется появлением новых (генетический автогенез, номогенез) или возрождением старых течений антидарвинизма (разные течения ламаркизма и креационизма, ортогенез). Противостояние генетики было связано с возведением в ранг видов стойких рас — жорданонов. И генетический автогенез (антидарвинизм) в начале XX в. имел три главных направления: мутационизм, гибридогенез и преадаптациялизм (К.М. Завадский, 1975). Представители указанных течений антидарвинизма стояли на несходных позициях (А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов, 1998), но были едины в отрицании накапливающей роли естественного отбора, полностью или существенно ее ограничивая (К.М. Завадский, 1973). Словесный протест сторонников дарвинизма (А. Вейсман, 1918; И.И. Мечников, 1903; Э. Геккель, 1909; А. Уоллес, 1911; К.А. Тимирязев, 1909; М.А. Мензбир, 1927 и др.) не смогли принципиально изменить ситуацию с его критикой, пока в 20-х годах не были начаты эксперименты по изучению роли отбора и борьбы за существование в природе и в модельных опытах (А. Чеснола, 1904; Н.В. Цингер, 1928; К. Суиннертон, 1916; У. Гаррисон, 1920; А.А. Сапетин, 1922; В.Е. Писарев, 1923; В.Н. Сукачев, 1927, 1935; М.М. Беллев, 1927 и др.). Исследования роли естественного отбора были продолжены в 30—40-х годах с разными животными и растениями (Ю.М. Оленов, 1940; М.М. Камшилов, 1934; Г.Ф. Гаузе, 1934; Н.П. Дубинин, 1935; К.М. Завадский, 1957; Ф. Добржанский, 1937, 1953; Э. Форд, 1955, 1964; Г. Льюис, 1962; К. Мазер, 1955; Дж. Тудей, 1959 и др.) по оценкам частоты встречаемости мутаций в разных природных популяциях (Э. Бауэр, 1929; С.С. Четвериков, 1926; Ф. Добржанский, 1951; Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1940 и др.) и возможности индуцирования их путем различных воздействий (Г.А. Надсон, 1925; Г. Меллер, 1927; В.В. Сахаров, 1932; И.А. Раппопорт, 1943; А. Мюнтцинг, 1930; Ш. Ауэрбах, 1946). После этого стало ясно, что достижения генетики не только не опровергают

учение Ч. Дарвина, а наоборот, «естественный отбор и борьба за существование... получили в лице менделизма совершенно неожиданного и мощного союзника» (Четвериков, 1968, с. 256).

С 40-х годов путем объединения данных генетики популяций, микросистематики, экологии и других наук начинается новая эра развития дарвинизма, его принципиальное, фактическое и идейное обогащение — «синтетическая теория эволюции» (Дж. Хаксли, 1940), в основе которой лежит учение о микроэволюции с признанием популяции как элементарного носителя эволюции и характеристикой элементарных явлений и факторов (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Этот этап современной дарвинизма ознаменовался еще разработкой математической теории естественного отбора (В.Вольфгера, 1926; А.Лотке, 1925; Р. Фишер, 1935; Дж. Холдейн, 1938; С. Райт, 1931; А.Н. Колмогоров, 1935 и др.), ее экспериментальным подтверждением (Г.Ф. Гаузе, 1934, 1939; Р. Шепард, 1940, 1976; В. Кэтгуэлл, 1955; Е. Форд, 1955; Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1939 и др.). Совершенно отчетливо оформилась генетическая теория естественного отбора, определявшая его как избирательное размножение генотипов или вклад генотипа в генофонд популяции. Изменились и представления о виде и видообразовании (см. 8.1) с утверждением политипической концепции вида и признанием разных форм видообразования (К.М. Завадский, 1968; Э. Майр, 1968, 1974; В. Грант, 1984; Ю.И. Полянский, 1976; Н.Н. Воронцов, 1999), разрабатываются учения о взаимоотношениях онто- и филогенеза (А.Н. Северцов, 1922, 1934; И.И. Шмальгаузен, 1939, 1942), прогресса (А.Н. Северцов, 1939; Дж. Хаксли, 1942, 1963; Н.К. Кольцов, 1936; И.И. Шмальгаузен, 1946; К.М. Завадский, 1957, 1967), факторах и механизмах эволюции (И.И. Шмальгаузен, 1946; Г. Симпсон, 1946; Ф. Добржанский, 1937, 1951; Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1939, 1940), включая возможности их изменения — «эволюции эволюции». Закладываются основы представлений об эволюции экосистем и биосферы (В.И. Вернадский, 1926; М.М. Камшилов, 1970, 1974; Э.И. Колчинский, 1990) и разрабатывается комплекс проблем макроэволюции (А.Н. Северцов, 1939, 1952; И.И. Шмальгаузен, 1939, 1946, 1968; А.Л. Тахтаджян, 1954, 1966; Г. Гольдшмидт, 1940 и др.).

Одной из особенностей развития биологии в XX в. следует также признать широкое распространение идеи эволюции, ее проникновение даже в такие науки, как физиология, биохимия, гистология и цитология, не говоря уже о дальнейшем развитии эволюционной палеонтологии, морфологии, экологии и биогеографии. В начале века наблюдается отход от идеи о роли отбора в эволюции в рядах

палеонтологов (О. Абель, 1918, 1928; Г. Осборн, 1898, 1934; О. Шиндewolf, 1930, 1954, 1964) и увлечение представлениями о направленности эволюции внутренними факторами (ортогенез и витализм) и ламаркизма (Л.С. Берг, 1922; Д.Н. Соболев, 1924). В палеонтологии отмечен переход от изучения истории отдельных таксонов к изучению истории фаун и флор ископаемых биocenозов с применением метода спорово-пыльцевого анализа. В этот период описаны ископаемые кишечнополостные, черви, моллюски и водоросли из докембрийских слоев, псилофиты в Европе (в Америке они описаны в 1859 г.), скелеты древнейших наземных позвоночных Гренландии, ихтиостега, меловые ящеры и третичные млекопитающие Монголии, четырехлучевые кораллы — плерофиллиды Закавказья, трубки пагонофор в кембрийских слоях, нижнекарбонатные хрящевые рыбы — геликаприоны, брюхоногие моллюски — белламеи озера Туркан, древние млекопитающие в палеогеновых отложениях бассейна Баг-Хорн (Вайноминге), миоценовые зоммиды, относящиеся к приоплейстоценовым грызунам и многие другие. Кроме того, в Индийском океане была выловлена латимерия, в Тихом — неопилины (живые ископаемые). Некоторые из указанных находок по причине отсутствия переходных форм (внезапности их появления в последовательных слоях Земли) способствовали возрождению салянционистских теорий эволюции, среди них — гипотеза «прерывистого равновесия» (пунктуализм — С. Голд, 1980, 1982; Ф. Стэнли, 1969 и Н. Элдридж, 1977). Синтетическая теория эволюции не отрицает роли крупных системных мутаций в эволюции (И.И. Шмальгаузен, 1968; А.Л. Тахтаджян, 1983), но исключает возможность скачкообразного видообразования, как это утверждается в гипотезе «прерывистого равновесия» (Л.П. Татаринов, 1987; А.С. Северцов, 1987; А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1998).

Проблема филогении — центральная проблема ряда морфологических дисциплин — в XX в. развивалась активно с применением методов даже биохимии, физиологии и молекулярной биологии. Теория эволюции все шире входит в разные разделы морфологии, хотя нередко высказывались идеи о возможности построения естественной системы животного мира вне эволюционного подхода (А. Нэф, 1919, 1931; Г. Вебер, 1958; А. Ремане, 1955; Р. Сокол, 1962), прибегая к числовым методам оценки сходства между таксонами (Р. Сокол, 1962) и гомологии форм (А. Ремане, 1955).

В противоположность подобным утверждениям проводятся широкие исследования по эволюционной морфологии животных, что привело к открытию новых закономерностей и явлений эволюции. Начальные периоды развития эволюционной морфологии связаны с

анализом принципов филогенетического изменения органов и функций, возможностей приложения биогенетического закона и теории рекапитуляции при оценке эволюции онтогенеза, т.е. рассмотрен широкий круг вопросов проблемы соотношения индивидуального и исторического развития организмов (А.Н. Северцов, 1910, 1939; И.И. Шмальгаузен, 1946, 1968). В результате таких исследований в последующие годы формируются представления о происхождении многоклеточности (А.А. Заварзин, Н.А. Ливанов, 1955; А.В. Иванов, 1937; Л. Хаймэн), роли неотении в эволюции (В. Гарстанг, Г. де Бир, 1930; Б.М. Козо-Полянский, А.Л. Тахтаджян, 1964), путях эволюции эмбриогенеза у животных разных таксонов с конкретизацией смены его типов (Г.А. Шмидт, 1968; А.М. Сергеев, О.М. Иванова-Казас, 1954) и эволюции формообразовательных механизмов онтогенеза (Д.П. Филатов, 1939; А.А. Мошковцев, 1939; В.Н. Беклемишев, 1925, 1964).

Особое место занимают исследования о главных направлениях эволюционного процесса и по оценке высоты организации таксонов (А.Н. Северцов, 1939; И.И. Шмальгаузен, 1938; Н.А. Ливанов, 1955; Ю.И. Полянский, 1965, 1971; Дж. Хаксли, 1942; Дж. Симпсон, 1944; А.Л. Тахтаджян, 1954, 1964). При этом выделены направления морфобиологического прогресса и регресса с конкретизацией путей их достижения, подведены итоги дискуссий о роли широко распространенных явлений конвергенции и параллелизма в эволюции, а также о специфике эволюции низших и высших систематических групп. Обсуждение указанных вопросов привело к дальнейшему развитию и учений о корреляциях (И.И. Шмальгаузен, 1938; А. Плате, 1900) и редукции органов (Э. Менерт, 1898; А.Н. Северцов, 1935; Д.М. Федотов, 1939, 1966; Б.С. Матвеев, 1961; И.И. Шмальгаузен, 1939), способствовавшие ослаблению позиций ламаркизма (Ф. Эггерс, 1923; Л. Плате, 1928; А. Паули, 1902) в этих областях. Наконец, с учетом представлений о системах корреляции предпринята попытка сформулировать концепции об эволюции онтогенеза в направлении его усложнения и автономизации (И.И. Шмальгаузен, 1984).

В XX в. перед теорией эволюции стала также проблема объяснения механизма эволюции на разных уровнях организации жизни: клеток, тканей, молекул и биосферы в целом. Теория эволюции проникает в такие области биологии, где ранее она не находила даже сочувствия. Среди них физиология и биохимия животных (см. 8.2), а также гистология. Путь внедрения принципа эволюции в гистологию был не легким. Как указывал Н.Г. Хлопкин, в частности, в гистологии долго не воспринималась мысль о развитии каждой гис-

тологической структуры в процессе эволюции. Попытки Э. Текеля механически перенести филогенетические построения из области анатомии и палеонтологии на ткани не были восприняты. Необходимо было еще построить новую систему гистологических структур, отражающую их эволюцию и генетическое отношение (Н.Г. Хлопин, 1934. с. 68) вопреки представлениям о независимости свойств тканей от их развития. В гистологии складываются два направления: дивергентной (Н.Г. Хлопин) и параллельной (А.А. Заварзин) эволюции тканей.

А.А. Заварзин (1953) подчеркивал, что параллелизм на уровне тканей отличаются большей направленнойностью, так как ткани изменялись «и вместе с организмом и в себе самом». Благодаря постоянству внутренней среды у всех животных встречаются параллельные ряды и направленность развития тканевых систем, что, якобы, вытекает из специфических особенностей живого вещества. Эволюция приводит к постепенному увеличению элементов системы путем дифференциации первичной единой основы — «принцип эволюционного расщепления гистологических структур» (А.А. Заварзин, 1953) с последующей специализацией возникающих элементов. Ткань, развивающаяся в организме, в своем становлении может и отклоняться от общих закономерностей эволюции целого организма. По его мнению, древние ткани (экто- и эндодермы) появляются одновременно с многоклеточностью, а с последующим усложнением последних путей расщепления их формируются другие ткани для выполнения отдельных функций. Новые структуры, возникающие при этом, «никак не могли быть заложены в первичной структуре, в каком бы то ни было скрытом виде» (А.А. Заварзин).

Гипотеза дивергентной эволюции тканей (Н.Г. Хлопин, 1935, 1946) исходила из тезиса, что филогенетическое развитие животных и их систем (в том числе тканей) подчиняется принципу адаптивности. Так, усложнение общей организации животных сопровождается увеличением числа тканей, где свойства каждой из них определяются характером обособления ее от первичной экто- и эндодермы кишечногополостных. При этом он различал дивергенцию в пределах разных или одного и того же филогенетического ствола со специализацией гистологических структур. В последнем случае допускаются переход ткани из одной группы в другую. Прогресс видов Н.Г. Хлопин связывает с морфофизиологической специализацией тканей в пределах организма, происходящей различными путями.

В основе эволюции тканей лежит отбор организмов. Н.Г. Хлопин критиковал гипотезу параллелизма. Однако А.А. Заварзин и некоторые другие считают, что эволюция тканей могла происхо-

дить и параллельно, и дивергентно. Отсюда эти теории отражают разные стороны сложного процесса эволюции тканей. На примере изучения дифференциации тканей в онтогенезе показано наличие повторения филогенетического пути их развития, что способствовало утверждению в гистологии теории филэмбриогенеза (А.В. Румянцев, А.Г. Кнорре).

Одним из дискуссионных в теории эволюции был и остается вопрос о направленности эволюции, являющейся жертвой для ряда автогенетических концепций. Его пытаются решить признанием наличия прямолинейного и закономерного характера развития таксонов, что, якобы, определяется какими-то внутренними причинами (ортогенез) без отбора и возникновения приспособлений. Под направленностью эволюции сторонники автогенетических концепций понимают процесс преобразования организации филогенеза в ряду поколений с предсказуемыми конечными результатами (финалистичность эволюции). С этим явлением связывают и обратимость эволюции независимо от уровня организации жизни. Попытки такие делаются давно и в большей мере философскими подходами. При этом приводятся примеры наличия тенденции усложнения организации таксонов, направленности изменений различных показателей у хоботных, парно- и непарнокопытных, развития сложных органов, конвергенции и параллелизма в ходе эволюции.

Эти примеры пытаются объяснить с точки зрения строгой реализации лишь ограниченных путей филогенеза при длительной смене поколений и без дивергенции. Их связывают с жесткостью реализации физических и химических законов (влияющих на организацию биологических систем) и возможными ограничениями изменений в организации особи и ее генома. Роль этих и других факторов признается и в теории эволюции при объяснении хода эволюции. Однако ее направленность трактуется другими принципами.

Рассуждения сторонников ортогенеза в значительной мере базируются на отсутствии возможностей экспериментальной проверки путей филогенеза таксонов и сложных органов (Т.Я. Сутт, 1977; А.С. Северцов, 1990). Современная теория отбора не отрицает проявления известной направленности филогенеза на разных уровнях организации и конкретизирует ее причины.

Направленность микроэволюции связывают с изменчивостью наследственной структуры популяций и действием условий среды. При этом допускают возможность изменения любого направления преобразования популяции, исключая возможности обратного поворота пройденного ее пути. Направление эволюции популяции

определяется вектором отбора, который задается условиями среды, борьбой за существование и наследственной изменчивостью.

Ограничения возможности изменения организации особи, ее генома и типа онтогенеза (из-за включения морфогенетических корреляций), а также пределов изменения экологических параметров придадут микро- и макроэволюции канализованность (но не целенаправленность) и на филогенетическом уровне. При этом ее реализация по признакам широкой нормы реакции при определенных экологических условиях чаще проявляется. Сообщества канализируют эволюцию любой популяции благодаря сопряженности изменений всех популяций. Адаптация каждой популяции зависит от направления адаптаций других популяций в биоценозе.

На макроэволюционном уровне направленность эволюции реализуется в случае сохранения прежнего вектора отбора преобразования, что зависит от границ самой адаптивной зоны, ограничивающих изменение организаций. Современная теория эволюции связывает направленность филогенеза таксонов с действием отбора на формирование адаптаций и наличием запретов, ограничивающих генетическую изменчивость (состояние вида в поколениях), т.е. сложным взаимодействием внешних и внутренних факторов. К внутренним факторам относятся генетические запреты мутационной и рекомбинационной изменчивости, морфогенетические корреляции (канализирующей ход онтогенеза), тип онтогенеза и организация особи. К внешним — экологическая ситуация в биоценозе и границы адаптивной зоны. Все эти факторы действуют на отбор и направляют филогенез по пути приспособлений. Конкретные направления филогенеза определяются в поколениях сложным сочетанием условий, что исключает и возможность обратимости эволюции не только таксона, но и целостности организма. Обратимость эволюции отдельных признаков индивидуума может быть, а его целостности исключаются из-за невозможности преобразования морфогенетически сложившейся в поколениях системы.

В то же время теория эволюции не признает целенаправленность и программированность (телеономичность) конечных результатов филогенеза (А.С. Северцов, 1984; А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1998). При этом исходят из положения, что по мере филогенеза у таксона наблюдается возрастание потенциальных направлений эволюции из-за усложнения ситуаций преобразования сложной экосистемы.

Эволюция экосистем — слабо разработанный раздел теории эволюции. Предстоит конкретизация методов и механизмов ее изучения. Быстрые изменения живой природы, происходящие при мощных антропогенных воздействиях, делают проблему эволюции

экосистем и биосферы в целом важной для человечества. По этой причине мир озабочен будущим состоянием биосферы, возникает необходимость исследования факторов и направлений ее эволюции с учетом трагических последствий антропогенных факторов для живой природы ряда регионов планеты за сравнительно короткое геологическое время существования человечества. Тенденции ее изменения под воздействием антропогенных факторов в прошлом и будущем имеют не только научное, но и практическое значение. Это тем более необходимо с учетом того, что ныне новообразованные надвидовых таксонов в принципе прекращено (Б.М. Козо-Полянский) и к тому же компоненты изменения природы отстают от последствий антропогенных факторов. По этой причине микроэволюционные изменения происходят и вокруг крупных промышленных центров, меняется облик растительности путем выпадения из сообществ мезофитных видов.

«Эволюция, направляемая волей человека» (Н.И. Вавилов) охватывает лишь ограниченное число видов, используемых в хозяйственных целях. Следует еще принять во внимание, что человечество часто не контролирует свое глобальное влияние на живую природу и по этой причине уже привело к непредвиденным изменениям численности отдельных видов в сообществах и исчезновению многих видов. Состояние уязвимости природных биоценозов необходимо изучать, несмотря на присущую им стабильность (В.И. Вернадский). В связи с этим интересно мнение физика В. Вайскопфа (1977), что «мы не знаем, к чему в конце концов приведет новая эволюция. Человек знает только самое ее начало». Все сказанное делает актуальной разработку проблемы эволюции экосистем и биосферы для человечества в будущем.

Есть и другие дискуссионные и малоизученные вопросы в теории эволюции, которые встречаются возражения. Так, обсуждаются вопросы о достаточности принципа отбора для объяснения всех явлений эволюции, всегда ли эволюция представляет адаптацию, о способах и механизмах видообразования, соотношении микро- и макроэволюции, о возможности распространения принципа отбора на молекулярные изменения («недарвиновская эволюция»), моно- и полифилии в эволюции и т.д. Находятся сочувствие даже идеи креационизма. Все это свидетельствует о том, что теория эволюции нуждается в дальнейшем развитии, опираясь на новые достижения биологии.

Вопросы эволюции планет, материков и особенно жизни на Земле вызывают широкий общественный интерес. Говоря об эволюции жизни на Земле, часто обращают внимание на недостатки

ность механизма естественного отбора для объяснения ее направлений и результатов. Такая постановка вопроса и стремление найти ответ на него давно известны. Хотя до сих пор не достигнуты реальные результаты, при этом вопрос может быть решен путем научного поиска других возможностей объяснения закономерностей эволюции жизни на Земле, как дополнение к современной теории эволюции. Это не исключается в науке, где трудно достичь абсолютной истины.

Гораздо более щепетильны стремления, нашедшие широкий отклик в средствах массовой информации и встречающие одобрение в далеких от науки кругах. Здесь прежде всего следует отметить внимание на направления креационизма. К ним близки и господствуют в умах широкой публики представления разных направлений современной религий, в принципе отрицающие явление эволюции жизни как таковой вообще. Так, считают, что эволюция жизни не область науки, так как все особенности жизни и ее разнообразие — результат сверхъестественной деятельности. По этому поводу выпущены фильмы для телевидения и изданы книги. При этом часто пытаются акцентировать внимание на некоторые сложности в организации и функционировании явлений жизни (организация ДНК, возникновение жизни путем химической эволюции, трудности предсказания далеких результатов эволюции жизни и т.п.), пока не получившие окончательное решение в науке. Эти мысли нашли даже предпочтительное отражение на страницах газет «Поиск» (1996, № 46; 1997, № 7, 30) и «Аиф» (2002). В частности, пытались доказать и возможности возникновения обезьян из человека (инволюция), сотворение молекул ДНК, белков и других полимеров. Такие положения нашли отражение в ряде переводных и отечественных изданий, как наиболее соответствующие действительности. Попытки оспаривать их, опираясь на достижения науки со стороны специалистов, остаются малоизвестными широкой публике (Поиск, 1997, № 36) из-за высокой активности представителей религий.

В подобной ситуации, когда народ далек от уровня развития науки, а идеи религии ему наиболее близки по духу и в целом воспринимаются как само собой разумеющиеся, трудно что-либо предпринимать быстро. Мирозозрение религий воспринимается как не требующее научного вмешательства. В XX в. сторонником примирения науки и религии выступил Тейяр де Шарден (1881—1955), участник экспедиции открытия и описания синантропа. Он признавал эволюцию, и при этом призывал при изучении эволюции идти по пути признания и эволюции, и антиэволюции в зависимости от

личного выбора. Таким путем он пытался разрушить стену между сферами научного и интуитивного познания жизни (Поиск, 2002, № 32—33). Данные науки не могут быть опровергнуты при этом в принципе, так как эволюция жизни доказывается множественным фактов, полученных с использованием комплекса разнообразных и взаимодополняющих методов. В этом отношении весьма показателны итоги встречи представителей РАН с деятелями православной церкви в г. Загорске в 1997, где отмечено наличие принципиально разных методов, подходов и задач у науки и религии при объяснении явлений природы.

9.3. Развитие иммунологии и иммуногенетики

У истоков иммунологии лежат наблюдения древних народов о том, что чумой повторно не болеют. Кроме того, в древности (Египет и Греция) переболевшие чумой привлекались к уходу за больными и к захоронению трупов. Из этих наблюдений и родилась идея о необходимости заражения здоровых людей от больных, у которых заболевание протекало в легкой форме. В Турции и на Ближнем Востоке для профилактики детей от оспы втирали им в слизистую оболочку носа порошок из подсохших оспенных гнойничков, что иногда приводило к невосприимчивости и последующему заражению — «метод вариоляции и инокуляции».

Возникновение иммунологии как науки связано с работами Э. Дженнера (1749—1803), инфекционной иммунологии — Л. Пастера (1822—1895), создавшего вакцины против бешенства, куриной холеры и сибирской язвы. Однако только с конца XIX и начала XX веков происходит зарождение экспериментальной и теоретической иммунологии (Т.И. Ульянкина, 1994), в чем выдающаяся роль принадлежит племде исследователей (Э. Беринг, 1902; Р. Кох, 1908; И.И. Мечников, 1913; П. Эрлих, 1913; Ш. Рише, 1913 и др.). В 1909 г. И.И. Мечников и П. Эрлих удостоены Нобелевской премии за исследования в области иммунитета.

Работы Э. Дунгерна и Л. Хиршельда (1910) по антигенам групп крови положили начало исследованиям в области иммунологии, хотя этот термин был предложен значительно позже (М. Ирвин, Л. Коли, 1936). Молекулярные и клеточные механизмы иммунологического распознавания связаны с иммуноглобулинами, участвующими в специфической реакции с антигенами (чужеродные вещества). Новый этап в развитии иммунологии связан с именем австрийского ученого Бернета (Бернет Ф.М., 1959, 1962), заострившего внимание на необходимости изучения роли механиз-

мов иммунитета в поддержании генетической целостности онтогенеза, лимфоцитов (участников специфического иммунного реагирования) и тимуса в иммунитете.

Однако лишь обобщения достижений в таких областях, как вирусология, микробиология, физиология, биохимия и молекулярная генетика оказали заметное влияние на прикладные и теоретические направления медицины, ветеринарии и защиты растений. Наиболее ощутимые результаты при этом получены при изучении закономерностей иммунитета (иммунология) и молекулярных механизмов защиты организма от инфекций (иммуногенетика), что открыло возможности регулировать устойчивость к патогенным вирусам и микробам. По иммунологии и иммуногенетике существует необозримая информация, что исключает ее охват, и поэтому остановимся в общих чертах на некоторых их идеях и достижениях.

Удалось конкретизировать иммунную систему многих позвоночных, проявляющуюся на разных уровнях (гуморальный, клеточный, тканевый и организменный) по принципу против всего, что «не-свое». По сложности иммунная система уступает лишь нервной. Однако между ними есть много общего, в том числе они не обладают памятью, каждое поколение «учится заново» ввиду ее не наследуемости. Обе системы организованы как сети из взаимодействующих различных типов клеток.

Основные действующие элементы иммунной системы — малые лимфоциты и их потомство (Т- и В-лимфоциты). При клеточном иммунитете Т-клетки атакуют чужеродные агенты, погибают, вступаая в реакцию с клетками-киллерами. Гуморальный иммунитет с участием В-клеток сопровождается выработкой антител (M. Mitchel, W. Hall, E. Hall, 1967). Свойства Т-клеток складываются в тимусе (зобная железа), где синтезируется и гормон тимопоэтин, необходимый для дифференциации тимоцитов. Последний имеет мол. вес 5562 и состоит из 49 аминокислот (Goldstein et al., 1976).

Антитела-иммуноглобулины образуются только у позвоночных, представляют гетерогенную популяцию как продукты разных геннов. Каждый тип антител имеет определенный состав аминокислот, что позволяет использовать его как маркер при идентификации антител. Молекулы антител узнают антиген и связывают его. Изучен химический состав антител (L. Hood, 1976; C. Milstein et al., 1974; Nial, Edman, 1967; Wu, Kabot, 1971, 1976; Kehoe, Sarra, 1974; Tonegawa, 1976), в их молекулах обнаружены вариабельные и константные участки. Отторжение пересаженной ткани обусловлено наличием антигенов гистосовместимости на поверхности почти

всех клеток птиц и млекопитающих (F. H. Bach, 1976; W. F. Bodmer et al., 1978; B. A. Cunningham, 1977; Y. Klein, 1975).

В эволюции иммунная система развивалась на основе способности распознавания двух клеток — «своего» и «не-своего» путем формирования комплекса МНС (Major Histocompatibility Complex — главный комплекс гистосовместимости). У беспозвоночных обнаружен ряд феноменов иммунитета. Однако их молекулярная природа еще мало изучена. МНС имеет два класса молекул. Молекулы I класса играют доминирующую роль в отторжении трансплантата. Молекулы II класса в этом отношении менее активны. Гены иммунного ответа (I-генов) сцеплены с МНС. Дивергенция на В- и Т-клетки произошла у амфибий. Организм справляется с разнообразными внешними воздействиями (F. M. Vitpet, 1959; клональная иммунная гипотеза) из-за наличия у него большого числа В- и Т-клеток (N. R. Klinman, N. H. Sigal et al., 1977; O. Mäkelä, 1967; F. Melchers, 1977). Иммунный ответ находится под жестким генетическим контролем, определяющим синтез его специфических антигел (B. Vercassef, R. M. Germain, 1978; J. Vloberg et al., 1972; F. C. Grunet, 1972).

Способность к фагоцитозу — общее свойство одноклеточных — связано с их питанием. Эта реакция на чужеродный материал сохранялась у всех многоклеточных животных. Иммунное распознавание чужеродных веществ характерно для губок и кишечнополостных, а аллогенное — млекопитающих. Клеточные формы специфического реагирования сохраняются и у первично- и вторичноротых беспозвоночных. Лишь некоторые представители простейших многоклеточных обладают способностью к специфическому реагированию с формированием иммунной памяти (B. Г. Галактионов, 1998). Клеточная иммунная реакция предполагает наличие на поверхности эффекторных молекулярных структур, способных к распознаванию чужеродного материала. Лишь у вторичноротых отмечено первое появление лимфоцитов. Система клеточного иммунитета оказалась в эволюции связана с более древней пищеварительной системой (Т. И. Ульянкина, 1994). Лабораторными исследованиями, проведенными в течение 60—80-х годов XX в. учеными разных стран, выяснена молекулярная структура антител, конкретизированы их генетическая основа и химическое разнообразие, а также антиген-распознающие рецепторы (Р. В. Петров, 1976). Теперь известно, какие типы клеток участвуют в клеточном и гуморальном реагировании, а также механизмы повышенной реактивности и толерантности распознавания антиген. Благодаря таким исследованиям уда-

лось сформулировать концепцию развития специфического иммунитета в прогрессивной эволюции животных.

Однако в ходе эволюции нередко складывается взаимосвязь хозяина и паразита. Идет не только отбор по устойчивости хозяина но и вирулентности патогенов. В последнем случае возникает явление антигенной маскировки паразита, что связано как с синтезом на поверхности патогена антигенов сходных с белками хозяина (поэтому их трудно распознать), так и заимствованием антигенов хозяина. Кроме того, патогены способны менять антигенную структуру своей оболочке различными путями (путем отбора патогенов с новыми антигенами или сменой активности близких по эффекту своих генов разного происхождения).

Следует отметить наличие значительных успехов и в области фармагенетики — изучение необычных индивидуальных реакций на лекарственные препараты и пищевые продукты у людей (M.E. Gattold, 1963; J.B.S. Naldane, 1954; A.G. Motulsky, 1965; F. Vogel, 1959), сочетающихся с генетическими дефектами синтеза определенных ферментов. Впечатляющи достижения в области экогенетики — изучения специфики реакции людей на выброс в окружающую среду токсических веществ и ядохимикатов (G.Y. Brewet, 1971; A.G. Motulsky; F. Vogel et al., 1978; Anouy, A.G. Motulsky, 1977; G.S. Omen, A.G. Motulsky, 1978). Оказалось, что биохимические особенности определяют специфику реакции организма на действие лекарственных и других химических препаратов, что в значительной мере связано с проявлением эффекта мутантных генов.

Иммунитет растений слабо изучен и отличается по механизмам от животных. У растений, как у животных, нет специализированных органов иммунитета и их производных (лимфоцитов). Растения не синтезируют антитела. Тем не менее и они имеют систему защитных механизмов против патогенов, инфекционных болезней и проникновения чужеродных веществ (Т.А. Курсанова, 1988). Благодаря этому происходит поддержание морфофункциональной целостности индивидуума и его онтогенеза. Иммунитет растений контролируется различными механизмами, велика его связь с гормонами и веществами вторичного метаболизма (К.Т. Сухорук, 1952; Э. Гойман, 1954; Б.Дж. Деверолл, 1980; Б.П. Токин, 1980; Л.В. Метлицкий, О.Л. Озерцова, 1985; И.А. Тарчевский и др.). Эти механизмы у растений выработались в процессе отбора при сопряженной эволюции системы «растение-хозяин и патоген». В селекции защитным механизмам сортов уделяется большое внимание, пытаясь при этом закрепить устойчивость их к определенным патогенам как путем создания сортов с ограниченным числом возбудителей, так и специфически устойчи-

вых к определенным для них паразитам. Растения страдают от паразитических грибов, бактерий, вирусов, гельминтов и от паразитических видов растений (повилка, заразиха, омега). Кроме того, фитогельминты и паразиты участвуют и в переносе патогенных вирусов и бактерий к растениям. Органы растений проявляют большую автономность по сравнению с животными. Тем не менее и между органами растений существуют структурно-функциональные связи взаимодействия для реализации фитоиммунологического контроля превращения и передвижения многих метаболитов, принимающих участие в защите от патогенов. Растения способны распознать патоген по его метаболитам на поверхности клетки. Патогенные организмы в местах своего размножения выделяют вещества смерти — элиситоры, служащие первичными сигналами поражения клеток. Они способны включенно процессов, участвующих в фитоиммунитете (И.А. Тарчевский, 2002). Это сопровождается связыванием рецепторов растений с метаболитами патогена — «защитный механизм хозяина». При контакте растения с патогеном происходит первая реакция — «взаимное узнавание», которая у устойчивых растений приводит к ослаблению подвижности патогена — его иммобилизации благодаря синтезу лектинов и элиситоров. Они склеивают клетки и споры паразитов — агглютинация. Этому способствует и окисление полимерных фенольных соединений с образованием лигнина. Последний и предотвращает клетку от разрушения пектолитическими ферментами патогена. Против этого иногда патогены маскируют свои метаболиты под метаболиты хозяина, либо блокируют его рецепторы распознавания.

Среди возбудителей болезней растений выделяют факультативные паразиты и сапрофиты, облигатные паразиты (существующие только на растениях: вирусы, грибы и паразиты). Среди них выделяют некротрофы (все факультативные паразиты и часть сапрофитов), биотрофы (облигатные паразиты). Вся патогенная микрофлора воздействует на растение-хозяин своими гидролитическими и пектолитическими ферментами и патотоксинами, которые разрушают компоненты клетки и вызывают ее отмирание. Степенью и темпами их действия характеризуется агрессивность и вирулентность патогенов. Действием своих ферментов патогены открывают себе путь в клетку хозяина и по ним растения опознают их.

Устойчивость растений к патогенам — генетическое свойство, определяемое морфофизиологическими особенностями (Н.И. Вавилов). В развитие этой концепции были предложены теория «ген-на-ген» (Н. Флор, 1940), выделены фиталексины — низкомолекулярные антибиотические вещества растения-хозяина. Последние способствуют отмиранию и гибели патогена в некротизированных

участках тканей хозяина (K. Müller, H. Böger, 1940, 1941). Синтез фитолексинов индуцируется метаболитами патогена (А.П. Дмитриев, 1999). По этой причине многократно делались попытки повысить устойчивость ряда культурных растений обработкой их вытяжками микроорганизмов или ослабленными культурами фитопатогенов (J. Rau, 1901; K. Chester, 1933; A. Sinha, N. Das, 1972; R. Satol, F. Lukezig, 1972). Для защиты растения-хозяина от патогенов важна роль лигнификации стенок клеток, образования перидермы (препятствующей распространению патогена), синтеза фитонцидов и фенолов (они задерживают развитие паразита). Фенольные соединения разнообразны и они выполняют не только функции защиты от патогенов (фитолексины), но служат компонентами окислительно-восстановительных процессов, клеточного сока и оболочек клеток (М.Н. Запрометов, 1985, 1988, 1993). Они также выступают как предшественники лигнина, суберина и кутина. Терпеноиды, как и алкалоиды, оказывают положительное влияние на иммунитет растений и предохраняют их от поедания животными (R.E. Siook, 1981). Показана роль генного контроля в синтезе специфических фитолексинов.

В фитопатологии под специфичностью патогена подразумевают его способность заражать определенное растение путем взаимодействия их генов синтезом соответствующих метаболитов. При этом речь идет о том, что между растением-хозяином и патогеном устанавливается взаимодействие по принципу «ген против гена», что осуществляется синтезом противоборствующих веществ в их клетках. Число таких веществ, играющих роль в системе хозяин-паразит, непрерывно растет по мере изучения разных видов. В этом смысле следует иметь в виду характеристику иммунитета растений Н.И. Вавиловым (1966) как «сумма множества слагаемых».

В эволюции растений устанавливается определенное равновесие в этой системе, что связано с отбором соответствующего патогена для данного растения из множества существующих в природе патогенов. Благодаря такому взаимодействию вырабатывается сверхчувствительность растений, приводящая к быстрому отмиранию инфицированных клеток (апоптоз) и гибели патогена. Ныне изучению природы и механизма апоптоза уделяется большое внимание (Р.К. Салев и др., 2002; Б.Ф. Ванюшин и др., 2002; М.М. Тельтченко, Г.А. Остроумов, 1990) и достижения в этом направлении имеют значение для успешной борьбы с патогенами и селекции растений по устойчивости к патогенам. В этом велика роль и методов генной инженерии растений (см. 9.4).

9.4. Развитие молекулярной биологии и генетики

Молекулярная биология и молекулярная генетика — направления второй половины XX в., сделавшие прорыв в изучении физико-химических основ жизни и наследственности. Их успехи связаны с развитием не только биологии, но и смежных областей естественных наук.

О предмете молекулярной биологии имеются противоречивые суждения. Ф.Крик с юмором говорил, что он стал применять данный термин, когда ему надоело объяснять, кто он по профессии, занимаясь вопросами на стыке кристаллографии, биохимии, биофизики и генетики. На самом деле этот термин впервые был использован в 1946 г. У. Астбери. Под этим понятием ныне предлагают объединить разделы биохимии, посвященные изучению молекулярных механизмов, важнейших общепатологических явлений на стыке с другими науками (микробиология, биофизика и генетика), пришедшие к созданию единой синтетической области знаний (И.П. Ашмарин, 1977, с. 4). По своим задачам молекулярная биология довольно близка к биохимии, отличаясь от последней лишь методами, объектами и результатами исследования. В связи с этим делаются разные акценты при освещении ее проблем в зависимости от базового направления науки, к которому принадлежит исследователь и предмет изучения. С открытием роли ДНК в наследственности наступила эра молекулярной биологии (А.С. Спирин, 1997).

В качестве основных проблем молекулярной биологии выделяют функцию, строение и физико-химические свойства нуклеиновых кислот, их биосинтез, кодирование информации о синтезе белков и механизме ее реализации, молекулярные основы регуляции изменчивости, наследственности и т.д. Проблемы молекулярной биологии так или иначе касаются раскрытия биологических функций молекул, составляющих тело организма, их синтез и распад, взаимные превращения (Б.Ф. Ванюшин, 1975). При этом наибольшее внимание уделяется изучению роли и функции нуклеиновых кислот и белков с использованием электронной микроскопии, методов дифференциального центрифугирования (А. Клод, 1959), трофореза (А. Тизелиус, 1937), а также методов выделения и очистки нуклеиновых кислот (Е. Кей, А. Даунс и др.), хроматографического (А. Мартин, Р. Синг, 1941), рентгено-структурного анализа биополимеров (У. Брегг, Дж. Бернал, У. Астбери и др.), предложенных в 40—50-х годах.

Особое значение для развития молекулярной биологии и генетики имел также прорыв в методах исследования НК, начавшийся в 70-х годах (Г.П. Георгиев, 1984). Были предложены методы: 1) гельэлектрофорез, позволивший судить о молекулярной массе НК на основе скорости движения их в геле и делить НК на отрезки разной длины (Т. Маниатис, Е. Фрич, Д. Самброк, 1970); 2) методика расщепления ДНК ферментами бактерий рестриктазами (В. Арбер, 1970; Х. Смит, 1970). К тому же оказалось, что собственный фермент бактерий на аналогичные последовательности своей ДНК не действует из-за ее метилированности. Рестриктазы разных бактерий специфически взаимодействуют с ДНК⁴ разных эукариот. Последнее явление позволило подбирать рестриктаз, расщепляющих ДНК специфического вида эукариот.

3. Методика получения меченых проб НК (П. Ригби и П. Берг, 1977) с последующим введением таких проб в другие существа. Для этого ДНК-й вносят в двуцепочечную ДНК одноцепочечные разрывы, затем с помощью ДНК-полимеразы разрушают одно из цепей ДНК, одновременно заново застраивая ее меченым предшественником. Таким путем большая часть ДНК замещается радиоактивной, сохраняя свою нуклеотидную последовательность (Г.П. Георгиев, 1989).

4. Методика синтеза ДНК на матрице РНК (Г. Темин и Д. Балтимор, 1972) — явление обратной транскрипции с помощью фермента ревертазы, выделенной из очищенных ретровирусов. Таким путем удалось синтезировать цепи ДНК (комплементарные м-РНК) и выяснить структуру отдельных генов, ответственных за включение аминокислот в белки.

5. Методика молекулярного клонирования фрагментов ДНК с последующим их встраиванием в ДНК-бактериальной плазмиды и заражением плазидами бактерии-хозяина для определения генетической информации, содержащейся в перенесенном фрагменте по белку (П. Берг, 1972).

6. Методика быстрого определения нуклеотидной последовательности ДНК-мечением одного из концов и последующим расщеплением такой молекулы на части и определением содержащейся в фрагментах информации (С.К. Василенко и др., 1965; Е.Д. Свердлов и др., 1972; А.Д. Мирзабеков и А.Ф. Мельникова, 1974; У. Гилберт, А. Максам, А.Д. Мирзабеков, 1976).

7. Методика использования антисмысловых воздействий, т.е. реагентов, вступающих во взаимодействие с определенными участками белка или ДНК.

В этих целях для узнавания участков используются вещества-партнеры (как акридин, фенозия, холестерин метилфосфатные и другие межнуклеотидные последовательности). Партнеры, вступающие во взаимодействие с соответствующими участками белка или ДНК, блокируют проявление активности последних, что позволяет конретизировать функционирование генов (Д.Н. Кнорре, 1998).

Использование указанных и других разнообразных и постоянно совершенствующихся методов исследования сказалось на достижениях молекулярной биологии. Среди них такие фундаментальные открытия: 1) доказательство трансформирующей функции очищенного препарата ДНК пневмококков (О. Эвери, К. Мак-Леоу, М. Мак-Карги, 1944) и объяснение явления трансформации на примере приобретения штаммом R свойства убитого штамма S при совместном введении в организм кролика; 2) установление места локализации ДНК (Ж. Браше) и постоянство ее содержания в галлоидном наборе хромосом у видов (Р. Вендерли, 1948); 3) выделение в кристаллическом состоянии вируса табачной мозаики — ВТМ (У. Стенли, 1935); 4) доказательство его рибонуклеиновой природы (Ф. Будден, Н. Пири, 1937) и инфекционности этого компонента (Г. Шрамм, 1940; П.А. Агатов, 1941; Г. Миллер, У. Стенли, 1941; Х. Френкель-Конрат, 1957). Белок же ВТМ играет роль только в опрделении спектра растений-хозяев (И.Г. Атабеков, 1968); 5) искусственная реконструкция ВТМ воссоединением его компонентов (Х. Френкель-Конрат, 1957) и получение «гибридных» форм путем объединения белка и РНК разных штаммов ВТМ; 6) доказательство переноса генетической информации от РНК к ДНК с участием фермента транскриптазы, что позволило понять механизм встройки в геном хозяина генетической информации РНК-содержащих вирусов (Д. Балтимор, Г. Темин, 1970).

Все связано с изучением нуклеиновых кислот. Почетная история их открытия Ф. Мишером (1869) экстракцией в течение нескольких недель гнойных клеток. Выделенное вещество он назвал нуклеином. Оно содержало много фосфора и хорошо растворялось только в щелочах. Рукопись сообщения Ф. Мишера «О химическом составе клеток гноя» была отклонена биохимиком Ф. Гоппе-Зейлером.

В последующем такое же вещество было выделено из клеток разных организмов и в лаборатории Ф. Гоппе-Зейлера и в 1889 г. получило название «нуклеиновые кислоты» (Р. Альтман). Оказалось, что нуклеиновые кислоты содержат аденин, гуанин, фосфорную кислоту и сахара (А. Коссель, 1881). Углеводный компонент нуклеиновых кислот был идентифицирован как 2-дезокси — Д-ри-

боза. Оказалось, что одни нуклеиновые кислоты содержат дезоксирибозу и тимин, а другие — рибозу и урацил (П. Левин, 1930).

В 30-х годах начинается изучение НК растений (А.Н. Белозерский, 1934) и препаративное их выделение (А.Н. Белозерский и И.И. Дубровская, 1936), а также выявление сходства РНК растений и животных (Дж. Дэвидсон, 1975). Э. Чаргафф и его сотрудники (1949—1951), применив методы хроматографии на бумаге и спектрофотометрии, установили, что независимо от организма содержание аденина = тимину, а гуанина = урацилу в свою очередь количество пуринов соответствовало таковому пиримидинов ($G + A = C + T$). Это было подтверждено и на примере растений (А.Н. Белозерский и его сотрудники, 1957—1974). С другой стороны оказалось, что ДНК разных видов отличаются по величине отношения $A+T / G+C$. Именно эти наблюдения наравне с рентгеноструктурным анализом молекул ДНК натолкнули на расшифровку структуры молекул ДНК и построение модели ее воспроизведения (Дж. Уотсон и Ф. Крик, 1953).

С расшифровкой строения ДНК (с 60-х годов) начинается второй еще более бурный этап развития молекулярной биологии, особенно в связи с изучением генетики бактерий и вирусов (А. Херши, М. Дельбрюк и С. Лурия) и нуклеотидной последовательности молекул ДНК разных организмов (М. Бир, К. Бартон, А.Л. Мазин, Б.Ф. Ванюшин и др.), а также механизма биосинтеза белка. Хотя давно было обращено внимание на факт наличия параллелизма между активностью синтеза белка в тканях и содержанием в них РНК (Т. Касперсон, 1946; Ж. Браше, 1942; Б.В. Кедровский, 1951), лишь в 1953 г. была подтверждена эта связь изучением включения меченых аминокислот в молекулы белка в микросомах (П. Замечник, Э. Келлер, 1953). Оказалось также, что активация каждой аминокислоты происходит с участием специфического фермента, т-РНК и АТФ (М. Хогланд, 1956; П. Берг, Р. Свит, Ф. Аллен, 1958 и др.), порядок же включения аминокислоты также определяется специфической т-РНК (Ф. Шапвилль, 1962; Ф. Липман, 1953). Известно, что большая часть РНК клетки сосредоточена в рибосомах (р-РНК). Однако оказалось, что ее нуклеотидная последовательность не соответствует таковой ДНК (А.Н. Белозерский, А.С. Спирин, 1957). Лишь у и-РНК нуклеотидная последовательность отвечает последовательности ДНК (Э. Волкин, Д. Астархан, 1961). В связи с этим все еще существуют сомнения относительно роли р-РНК.

С установлением роли т-РНК и и-РНК в синтезе белка была расшифрована структура алениновой (Р. Холли, 1965) и ваиноновой (А.А. Баев, 1967) т-РНК из дрожжей. В 60-х годах научились также

разрезать и повторно воссоединить отдельные участки РНК и синтезировать ее молекулу (С. Очоа, 1959). Сходные же манипуляции производились и на молекулах ДНК, что дало возможность конкретизировать роль отдельных ее участков в генетическом кодировании (Г. Коран, М. Ниренберг, 1961). Одновременно заметно продвились работы по изучению роли рибосом (Р. Робертсон, 1958) в явлениях трансляции (А.С. Спирин, 1963, 1968; Д. Уоллер, 1960; А. Рич, 1968; А. Тисьер и Дж. Уотсон, 1958 и др.).

Оказалось, что процесс трансляции состоит из таких этапов, как инициация, трансляция и терминация. Была предложена и схема регуляции активности генов и их участия в синтезе белка (Ф. Жакоб, Ж. Моно, 1961), а также выделены в составе ДНК структурные (информационные) и регуляторные (участвующие в синтезе вещества — репрессора) гены и гены-операторы (которые под действием репрессора способны блокировать функцию структурных генов). При появлении же в среде индуктора (например, лактозы) — репрессор связывается с индуктором и блокирует функцию гена-оператора, что приводит к активации структурного гена. Вещество-репрессор оказался белком, обладающим свойством к индикатору (М. Пташне, 1968). Кроме того, выделено вещество — промоторы и промоторные участки ДНК, расположенные рядом с геном-опероном. Серия работ была выполнена по изучению структуры и функции белков (Д. Полинг, В. Инграм, Ф. Сенгер, В. Стейн, К. Анфинсон и др.), что стало возможным после разработки методов выделения белков в кристаллическом виде (Дж. Самнер, 1926; Дж. Нортроп, М. Куниц, 1930 и др.). Это привело к построению модели структуры миоглобина и гемоглобина (Дж. Кендрию, М. Перуц, 1957), лизоцима (Д. Филлипс, 1967) и др. белков.

Среди важнейших достижений молекулярной биологии следует назвать и расшифровку принципа организации и функционирования вирусом. Хотя вирусология как наука берет начало с работ Д.И. Ивановского (1892), она вышла на передовые позиции лишь в 40—50-х годах XX в. с момента разработки методов их кристаллического выделения (У. Стенли, 1941, 1944; Ф.С. Боуден и Н.У. Пири, 1936; Р.Ж. Бест, 1940) и разделения на белковую часть и нити нуклеиновой кислоты (Г. Шрамм, 1956; Х. Френкель-Конрат, 1957). После этого были начаты исследования по изучению роли указанных компонентов в активности вирусом (М.П. Гордон и С.Х. Смит, 1969; А. Зигель, М. Цейтлин и О.П. Зегал, 1962), что привело к выяснению роли нуклеиновой кислоты вируса в включении аминокислот в пептиды бесклеточных экстрактов кишечной почки (М. Ниренберг, Х. Мэтси, 1961) и осуществлению сборки ви-

руса табачной мозаики (Р.Е. Мэтьюз, Дж. Гарди, 1966), а также к разработке мероприятий по инактивации вирусов. Опираясь на ранее заложенные основы учения о вирусах бактерий (Ф. Туроту, 1915; Ф.Д'Эрель, 1917; В.П.Крестовников, 1930; Н.Ф. Гамалея, 1930) развиваются представления о вирусах возбудителей болезней животных и человека (А. Негри, 1903; Б. Липшютц, 1921; Г.Х. Херет, 1941; Л.А. Зильбер, 1961) и о лизогении (О. Байль, 1925; Ф. Барнет, 1929; И. Борде, 1925; Е. Мак-Книли, 1925; А. Львов и А. Гутман, 1950). Использование фагов для изучения явления наследственности (Дж. Бидл, Э. Лидерберг, Э. Тейтум, 1958; Б. Стокер и Н. Циндер, 1952; А. Корнберг, 1959; М. Гулман, 1968) в 60-х годах привело к расшифровке генетического кода (С. Бензер, Ф. Крик, Л. Барнет, А. Херши, Л. Ингрэм).

Исследования в области молекулярной биологии развивались под углом изучения природы наследственного аппарата у бактерий и фагов (Дж. Бидл и Э. Тейтум, 1941, 1944), минимальных размеров генов (рекон и мутон) у бактериофага T₄ кишечной палочки (С. Бензер, 1961) и вирусов (Ф. Крик, Дж. Уотсон, 1951). Эти работы позволили картировать участки ДНК, ответственные за биохимические мутации и завершились в конце концов разработкой представлений о регуляции генной активности (Ф. Жакоб и Ж. Моно, 1961), структуре ДНК (Дж. Уотсон и Ф. Крик, 1953) и генетическом коде (Г. Гамов, 1954, 1957; Ф. Крик и Л. Барнет и др., 1961, 1963), а также о механизме транскрипции и трансляции (А. Корнберг, 1956, Г. Коран, 1968). Авторы этих исследований были удостоены Нобелевской премии и их результаты уже стали достоянием учебников.

Для расшифровки генетического кода имела значение разработка методики введения в бесклеточную систему синтеза белка искусственно синтезированных молекул ДНК со строго определенной последовательностью нуклеотидов (М. Ниренберг и Дж. Маттей, 1961, 1963). Благодаря этому удалось точно выяснить последовательность включения в молекулу полипептида индивидуальной аминокислоты и порядок оснований всех 64 кодонов (Г. Гамов, 1957). Введением в среду искусственно синтезированных коротких отрезков РНК, содержащих всего несколько нуклеотидов (М. Ниренберг и Ф. Ледер, 1961, 1972), был достигнут и синтез белка строгого состава, а также определена минимальная длина олигонуклеотида, способного присоединить одну молекулу т-РНК со специфической аминокислотой. Оказалось, что каждый кодон присоединяет к себе только т-РНК одной из 24 аминокислот, что имело значение для окончательной расшифровки состава всех кодонов (К. Коран, Р. Виттман, Ч. Яновский, 1966).

Эти исследования показали наличие вырожденности генетического кода (одна и та же аминокислота может быть закодирована несколькими кодонами), его универсальность и неперекрываемость. Расшифровка состава генетического кода позволила выяснить молекулярный механизм процессов рекомбинации и мутаций, а также наличие в ДНК несмысловых кодонов и разных по последствиям мутаций (минисенс, нонсенс, сдвига рамки). Функциональная специфика клеток одного и того же организма была объяснена исходя из различий в активности в них разных генов, что получило отражение в представлениях о регуляции генной активности. Серия исследований показала способность клеток и организма поддерживать генетическую стабильность в условиях действия повреждающих факторов благодаря наличию механизмов репарации генетических повреждений с участием специальных ферментов — «спивания» и «вырезания» поврежденных участков молекул ДНК (сплайсинг).

В начальных этапах развития молекулярной биологии и генетики (50—60 гг.) полагали, что про- и эукариоты обладают одинаковым строением и функционированием генов. Первые успехи изучения эукариот показали наличие у них более сложного и совершенного механизма экспрессии и регуляции генов. Так, биосинтез мРНК у разных эукариот отличается участием разных форм РНК-полимеразы, тогда как у прокариот существует только одна форма (М. Сингер, П. Берг, 1998). У эукариот ДНК находится в ядре и более защищена, входит в состав нуклеопротеидных комплексов, происходит включение и выключение отдельных генов в разных группах клеток.

Геном эукариот существенно отличается от генома прокариот наличием многочисленных повторяющихся последовательностей в ДНК (Р. Бриттен и Е. Кон, 1968), а также способностью образовывать гибриды между одноцепочечной ее нитью и РНК. Эти открытия в дальнейшем заметно продвинули изучение НК (Г.П. Георгиев, 1989) и привели к выделению у эукариот 3-го класса последовательностей в организации генома: сателлитную ДНК, умеренно повторяющиеся последовательности на разных участках цепи и уникальные участки ДНК (встречающиеся однократно или мало повторяющиеся). Было выяснено, что умеренные повторы включают участки размером из 100—300 (короткие) или несколько тысяч (длинные) пар нуклеотидов (Дж. Дэвидсон, Р. Бриттен и др., 1974). У эукариот были обнаружены связи ДНК в ядрах с 5 классами гистонов и наличие особых белков, взаимодействующих с мРНК, и участвующих в экспрессии генов.

**Основные подходы в генокоррекции онкологических заболеваний
(В.С. Баранов, 1999, с. 67)**

Принцип	Выданные гены
Повышение иммунореактивности опухоли	Гены чужеродных антигенов, цитокинов
Генетическая модификация иммунных клеток	Гены цитокинов, кофакторов
Защита нормальных клеток от химиотерапии	Гены лекарственной устойчивости — тип I
Индукция синтеза противопухольных веществ нормальными клетками	Гены интерлейкина — тип II, интерферона
Продукция противопухольных рекомбинантных вакцин	Вакцины типа БЦЖ, экспрессирующий опухольный антиген
Локальная радиопротекция нормальных тканей с помощью антиоксидантов	Гены трансферазы, глутатион синтаза

На базе достижений молекулярной биологии возникла «генная инженерия», где используются гены не только выделенные из других существ, но и искусственно синтезированные. Достигнуто размножение выделенных генов и увеличение их копий. Путем введения новых генов в другие существа получают нужные белки, антитела, иммуностимуляторы, ферменты, вакцины, сыворотки и другие продукты. Выведены трансгенные растения, устойчивые к ряду вредителей, гербицидам, грибковым и бактериальным болезням (томаты, капуста, хлопчатник, горох и т.п.). В Бельгии выведен трансгенный бык («Герман») с введением в геном гена белка женского молока, который проявляет свое действие у его «дочери». Делаются успешные попытки заменить хирургические операции на сердце и сосудах по удалению наследственных пороков геноинженерными приемами, введением в сосуды баллончика, пропитанного соответствующими недостающими генами. На этой основе возникла новая область медицины — генная терапия. С использованием методов генной инженерии ставится задача создания биологически возобновляемых источников энергии, экологически чистых технологий и новых форм полезных микроорганизмов в промышленных целях. С учетом перспектив развития генной инженерии остро ставится задача об обеспечении биологической безопасности каждой страны и человечества в целом (А.С. Спирин, 1997). Отсюда развитие молекулярной биологии в будущем связано не только с надеждами, но и тревогами.

Развитие молекулярной биологии и генетики в последние десятилетия XX в. связано и с изучением молекулярных основ эволюции (М. Кимура, 1985; В.А. Ратнер, 1998), выявлением филогенети-

ческой дистанции между разными организмами (А.Ф. Айала, 1981; К. Докинз, 1993) и особенностей эволюции генома (Г. Даувер, Р. Флейвель, 1986). Исследования показали наличие биохимических отличий даже между близкими видами, и скорость молекулярной эволюции не совпадает со скоростью морфологической эволюции.

Сейчас не вызывает сомнения факт, что скорость эволюции лобого белка постоянна и одинакова в разных филогенетических ветках и нейтральные биохимические мутации возникают чаще благоприятных. Молекулярные методы стали составной частью изучения эволюции. В связи с изучением молекулярных основ эволюции вновь дискутируются вопросы об объекте и сфере действия отбора (Э. Майр, 1997), пытаясь даже всецело отрицать его роль (А. Лима — де Фариа, 1991). В то же время исследования в области молекулярной биологии и генетики оказали влияние и на развитие систематики, морфологии, физиологии и теории эволюции. В области молекулярной генетики успехи, начиная с 1982 г., связаны с клонированием генов и их использованием в биотехнологии. В этих целях созданы банки генов и искусственные хромосомы человека. Большое внимание уделяется получению и использованию трансгенных организмов (Ю.Ю. Глеба, 1998), несмотря на существующие протесты их использования. Широкий фронт идет изучение молекулярных основ старения (В.П. Скулачев, 1998; Л. Хейфлик, 1997; Х.Д. Осивец, А. Хаманн, 1997).

Итак, XX в. вывел биологию на передовые позиции в естествознании, изучение жизни стало предметом широкого интереса. Наибольшие успехи столетия связаны с изучением молекулярных основ жизни, развитием популяционного и биосферного мышления. Исследования в этих областях оказали влияние и на составные классических направлений биологии. Благодаря усилению дифференциации биологии принципиально изменился облик ее специалиста, в связи со сложностью и глубиной изучаемых явлений и расширением ее фактической основы. Все это привело к росту требований к исследователю-биологу и к оценке его результатов.

Заключение

Изложение курса было сопряжено с трудностями подбора и подачи противоречивого материала, особенно раннего периода развития биологии. В пособии оно представлено в виде краткой характеристики основных идей и методов изучения живой природы по переломным историческим в социально-экономическом и культурном отношении эпохам развития человечества и научной мысли. Пособие не отражает историю биологии в смысле полноты и последовательности изложения всех ее идей и поисков. В нем история развития многих биологических дисциплин затрагивается лишь моментально, при оценке последствий воплощения в них общих тенденций познания живой природы или же при конкретизации их роли в становлении и разработке общей методологии.

В этой связи следует признать, что некоторые важные направления истории биологии в пособии или совсем не получили отражение (математическая биология и моделирование, радиобиология, биокибернетика, сельскохозяйственная и космическая биология, селекция, антропология, биотехнология, бионика и т.д.), а другие отражены лишь коротко (развитие эволюционной теории, геоботаники, микросистематики, популяционной биологии, экспериментальной экологии и многих прикладных разделов). Подробное изложение истории всех направлений биологии привело бы к значительному расширению объема пособия и превращению его в хрестоматию по отдельным биологическим наукам, что способствовало бы утрате целостности излагаемого предмета и материала.

По этой причине даже при освещении основных и крупных достижений биологии последней эпохи (гл. 8 и 9) в пособии отсутствуют их подробная характеристика. О них в общем контексте чаще всего упоминается концептивно как о важной вехе ее развития. Необходимость их детальной характеристики при чтении лекций будет определена с учетом того, насколько слушатели в курсе собитий знакомы с уже пройденным материалом в специальных разделах биологии. Такой подход изложения пособия оставляет лекто-

ру и читателю возможность самостоятельно углубить познания в интересующих их этапах развития биологии.

К основным идеям биологии, переходящим из эпохи в эпоху, относят: многообразие живой природы и его причины, происхождение жизни и человека, гармонию организма и среды («органическая целостность»), законы и факторы наследования, природу ответственности и ее изменчивость, механизмы, факторы и последствия эволюции жизни. Некоторые из них (происхождение жизни, факторы и механизмы эволюции и др.) все еще остаются дискуссионными и требуют дальнейшего изучения, как и ряд других важных проблем естествознания и биологии.

Подходы и результаты изучения указанных общих проблем биологии менялись с развитием в ней новых идей и сменой методов исследований. Переход от натурфилософских рассуждений к более объективным суждениям и научным методам исследований (описательный, сравнительный, экспериментальный и исторический) привел к смене парадигм и методологии биологии. Поколения исследователей по крупицам собирали достоверные факты и строили все более обоснованные гипотезы, отбрасывая прежние умозрительные концепции. Историки науки, безусловно, правы, когда восхищаются прозорливостью натурфилософских идей древних мыслителей о многообразии и развитии живой природы (гл. 1). Однако следует помнить, что воплощение их в реальные факты и доказательств продолжалось долго, вплоть до середины XIX в. и все еще будет продолжаться на основе новых методов и подходов.

Как известно, история современного естествознания начинается со второй половины XV в. (гл. 3), а биологии — как комплексной науки о живой природе — с конца XVIII в. (гл. 6 и 7). Ранние наблюдения за домашними животными и возделываемыми растениями привели к возникновению важных представлений об их жизнедеятельности, которые обобщались применительно к живой природе в целом. Долгое время знания о живой природе складывались в рамках медицины, животноводства и растениеводства, которые нередко принимали общий характер в виде натурфилософских рассуждений о принципах ее организации и развития. Подобные рассуждения могли иметь познавательное значение лишь после внедрения сравнительного метода в анатомию и морфологию животных и растений в древние разделы биологии. До его введения не могло быть и речи о возможности значительных обобщений, касающихся организации и развития живой природы (Н.Н. Воронцов, 1999). С расширением технических возможностей познания внешнего и внут-

ренного строения животных и растений значимость сравнения разных существ все более возрастала в теоретическом плане.

Знакомство с содержанием пособия, вероятно, оставит чувство как досады, так и удовлетворения. В первом случае приходится сожалеть, что веками мысль «топталась» на месте, хотя часто предполагалась реальность самих представлений (о наследовании и отборе, а также невероятность самозарождения жизни, внезапного возникновения жизни и видов). Эти объективные «задержки» в развитии науки связаны с недоработкой или отсутствием соответствующих методов реализации идей. Поэтому трудно сказать, чему надо больше отдавать предпочтение, самой идее или разработке адекватных ей методов исследований. Примеры удачного сочетания этих слагаемых основ развития науки есть и в биологии (работы В. Гарвея, К. Линнея, Ч. Дарвина, Г. Менделя, Т.Г. Моргана, В.И. Вернадского и др.). Но и эти удачные сочетания представляли результат долгого пути развития науки и глубоких размышлений. Как правило, новые идеи в биологии шли с опережением методов исследования. В этом смысле нельзя не восхищаться могуществом фантазии человека в постановке и решении многих проблем науки. При этом нельзя недооценивать значимость и методов исследований — роль в развитии биологии таких нововведений, как конструирование и использование оптических стекол, светового и электронного микроскопа, хирургических методов в изучении функционального состояния организма, методов анализа структуры гена, цитологического и гибридологического методов изучения наследственности и наследования и т.д.

В науке каждый достоверный шаг (включая и отрицательные результаты) имеет значение для ее развития. Естественно и то, что сами успехи неравноценны по своим последствиям. Наукоедение показало, что достижения науки характеризуются рассеиванием во времени, сменой и недогловечностью ее парадигмов и фактов. В этом смысле столетия переживают лишь менее 20% открытий, а усстойчиво сохраняют свое значение только единичные обобщения науки. Факты же еще менее долговечны. Оценивая эту тенденцию в развитии науки, наиболее заметные успехи биологии связаны со следующими открытиями (Э. Роллер, 1978): принципы классификации живой природы (К. Линней), клеточное строение живых организмов (Т. Шванн и М. Шлейден), теория естественного отбора (Ч. Дарвин), законы наследственности и наследования (Г. Мендель), хромосомная теория наследственности (А. Вейсман и Т.Г. Морган), расшифровка двойной спирали ДНК (М. Вилкинс, Дж. Уотсон, Ф. Крик) и генетического кода (М. Ниренберг), пространственной

структуры белка (Дж. Кендрью и М. Перуц), последовательности аминокислот в молекуле белка (Ф. Сенгер), регуляции биосинтеза белка (Ф. Жакоб и Ж. Моно) и явления обратной трансскрипции — переноса информации от РНК к ДНК (Г. Темин и Д. Балтимор). К этому следует добавить и обобщения о биосферной организации жизни (В.И. Вернадский, В.Н. Сукачев), а также формирование популяционного мышления и учения о микроразвитии (Т. Добжанский, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.И. Вавилов, Дж. Хаксли, Э. Майр, Дж. Холдейн и др.).

Каждое из указанных направлений имеет свою поучительную историю поиска. К сожалению, в пособии история даже наиболее выдающихся событий последнего века не получила соответствующей их значимости отражения в силу ограниченности объема. Полные и необходимые сведения, касающиеся историй открытий, могут быть почерпнуты из специальных публикаций (Е.М. Вермель, 1970; В.Н. Сойфер, 1970; Дж. Уотсон, 1969; К.М. Завадский, 1973; А.Е. Гайсинович, 1988; Н.Н. Воронцов, 1999 и др.).

Общей тенденцией развития науки признана неравномерность ее прогресса, что проявляется и в истории биологии. В этом отношении особенно выделяется вторая половина XX в. Это не случайно, так как социально-экономический и культурный уровень развития любой эпохи заметно сказывается на прогрессе естествознания, восприимчивости его идей и достижений. С другой стороны, успехи науки определяются ее внутренней логикой развития, результатами предыдущих исследований. В последнем случае наука не может решать вопросы, которые в какой-то мере не подготовлены предыдущими поколениями исследователей. Этим обусловлены выдающиеся успехи биологии XX в., которые в пособии занимают наибольшее место и уже стали ее историей. В будущем успехи XX в., несомненно, будут превзойдены, что связано с углублением методов исследований, усилением технической оснащенности эксперимента и взаимопроникновением идей смежных наук. Использование идей и методов физики и химии во все эпохи развития биологии сопровождалось прорывом в изучении живой природы. Постепенно одним из основных объектов интереса и физики, и химии становятся процессы живой природы, изучение закономерностей ее организации.

Перед биологией в будущем стоит задача еще большего проникновения в физико-химические закономерности организации и развития жизни, воспроизведение их в эксперименте. Другая же не менее кардинальная ее проблема — охрана и воспроизведение ресурсов живой природы на основе изучения закономерностей ее эволюции, включая коэволюцию видов и экосистем. Принципы приме-

нения эволюционного подхода к смене и развитию экосистем еще предстоит разработать с точки зрения обоснования основных направлений и методов исследований. Первые такие попытки (В.И. Вернадский, В.Н. Сукачев, И.И. Шмальгаузен и др.) оказались весьма обнадеживающими. Здесь, однако, предстоит дальнейшие серьезные шаги экспериментального развития основополагающих идей о биосфере.

Ожидаемый теоретический прорыв биологии в XXI в. приведет к еще большим успехам в управлении жизнедеятельностью организмов. Расшировка генетической информации (генома) бактерий, человека и других организмов окажется переворотом не только в познании живой природы, но и в медицине (лечение и предупреждение опасных болезней), использовании данных геной инженерии и биотехнологии (создание новых форм растений и животных, выскопродуктивных и устойчивых к различным болезням, вредителям и ядохимикатам), а также в создании новых лекарственных препаратов. На этом пути окажется возможным и экспериментальное воплощение идей «управляемой эволюции» (Н.И. Вавилов).

Надо полагать, что дальнейшее изучение закономерностей организации и развития жизни встретит и немало трудностей. Однако благодаря взаимопроникновению методов и идей смежных наук развитие биологии пойдет более быстрым и эффективным путем. Биология уже вступила в XXI в. (век биологии) известием о приближении к расшировке генома человека и ряда вредных бактерий, результатами клонирования животных и растений. Уже это свидетельствует о том, что биология находится на пороге новых открытий, очевидцами которых станут нынешнее и грядущее поколение людей.

Методологии в биологическом познании принадлежат роль в формировании многих основополагающих идей. Она определяет направления и успехи развития биологии. В последние десятилетия XX в. опубликовано множество работ по методологии биологии. Редукционизм рассматривается как фундаментальная этическая проблема, позволяющая глубже изучить явления и объекты живой природы путем расчленения его на простые составные, описание уровней системы (С.В. Мейен). Как альтернативу целостному подходу выделяют макроредукционистский, основанный на прогрессивном расчленении предмета исследования (Л.В. Белоусов).

Методологию биологии рассматривают как систему принципов и способов организации и построения теоретической и практической деятельности в сфере изучения жизни. Центральное место в методологии занимают методологические регулятивные принципы

применительно к практике, теории, различением субъектов от объектов. При этом идея эволюция превращается в концепцию глобальной эволюции. Экологи должны осознавать богатство идеи эволюционной биологии, включить эволюционный подход (принцип историзма) в сферу своих теоретико-познавательных средств. Точно также и эволюционизм нуждается в экологических представлениях. Идея коэволюции, в том числе и коэволюции человека, выступает как универсальный методологический конструкт. Принцип коэволюции связывает коэволюционные процессы в природе, культуре и идеи. При этом любая экосистема выступает как продукт коэволюции, селекции видовых геномов. В коэволюции получают развитие понятия популяции, биогеоценоза, экосистемы, биосферы в целом.

Сегодня наиболее заметное воздействие на мировоззренческие структуры проявляется в биологическом подходе к пониманию мира и человека («принцип антропоности») и в создании натуралистической его концепции. Многомерность человека порождает возможность построения разных его образов, каждый из которых может претендовать на целостность. Каждая эпоха или учение акцентирует внимание на нужных характеристиках человека. При анализе человека существенно выявить априорный слой знаний, ответственный за представление о его сущности. Биология не объясняет категории свободы и творчества человека, требование одухотворить образ человека — задача каждой эпохи (Л.Ф. Фесенков).

История биологии показывает, что к непереходящим ее проблемам относятся необходимость объяснения приспособленности и многообразия форм жизни. Эта проблема с разных позиций обсуждается и ныне (гл. 9), в ней фокусируются многие другие важные проблемы и вопросы. Она не может быть решена без представления об эволюции живой природы. В этой связи как афоризм звучат слова о том, что «в биологии все обретает смысл лишь в свете эволюционного учения» (Ф. Добржанский, 1970). Идея эволюционного развития — стержень, вокруг которого структурируется модель мира в каждом столетии. Идея эволюции в культуре получила распространение благодаря процессу познания окружающего мира. Естественный отбор объясняет окружающий мир объективными законами. Эволюция может быть передана как генетической информации («соматическая»), так и информации подражания («экзосоматическая»). Все фундаментальные константы хорошо подготовлены друг к другу для объяснения возможности существования всех известных биологических объектов. Эволюционные представления занимают ведущее положение при определении окружающего мира. Однако нужно перейти от эволюционных к коэволюционным науч-

ным и социальным представлениям с целью учета взаимосвязи и взаимозависимости всех предметов мира, что дает возможность понять изменения систем или частей внутри целого (О.Б. Баксанский). Современные физические, биологические и философские представления основаны на понимании многоуровневой системы организации живой материи, что отражает ее глубокое единство. Различные уровни имеют свои специфические особенности. Критерии уровней: наличие организации, эволюционная продвинутость, филогенетические связи. В живых системах переход от одного уровня организации к другому выражается в выявлении новых видов отношений и связей. С генетической точки зрения каждый структурный уровень отличается реализацией наследственной программы (Г.И. Мендлин, А.Т. Шатагов).

Проблемы методологии эволюционной биологии подразделяют на области, связанные с: 1) выявлением методологического принципа в филогенетике; 2) исследованием уровней, законов, структуры и функции собственной эволюционной теории. Нужен союз биологии и методологии (В.Г. Борзенков). Цели методологии и философии могут не совпадать. В биологии методологические проблемы осознаны: природа, особенности биологического познания и знания, сущность биологического закона. Нередко пишут о кризисе в биологии в связи с СТЭ, о несформированности задач в области экологической инженерии. Биология имеет сущность многоуровневых организаций. Отсюда законы биологии отличны от законов физики. В каждой эпохе в биологии шла смена методологии, идей, меняется практика воздействия на живое (В.И. Розин).

Глобальный эволюционизм играет роль в становлении современной науки. Эволюционная теория позволяет понять место человека в природе и дает возможность ему познать себя составной частью всего органического мира. Процесс адаптации не составляет всего содержания эволюции, а взаимодействует с давлением мутаций. Редукционистам не удалось осветить макроэволюцию к микроэволюции (Ф. Айала) — СТЭ и номогенез рассматривают как взаимодополняющие эволюционной мысли. Редукционистская точка зрения в СТЭ приравнивает к атомистике. Дарвинизм признает роль постепенного отбора, а номогенез — внутреннюю силу (Н.А. Мещеряков).

Обращается внимание на изучение биоразнообразия как части биосферно-геосферной системы возникновения порядка из хаоса. Биоразнообразие — упорядоченное множество живых объектов и видов в качестве элементов множества представляет собой следствия выживания наиболее приспособленных (Г.А. Заварзин). Биоло-

гическая систематика есть пример его проявления в крайней упрощенной форме. Задача биологической классификации — установление порядка множества разных объектов. Разнообразие создается в процессе эволюции, создается геосферно-биосферная система функционального разнообразия, где существует связь между объектами и его предметами. В этом разнообразии социальный дарвинизм и гетерофобия — отрицательные варианты агрессивной психологии. Противопоставление преформированности и эпигенеза не допустимо в связи с единством индивидуального и исторического развития.

Семиотическая теория жизни и биология развиваются в виде физико-химических (язык числа) и натуралистических (язык слов) идей. Борьбу за существование понимают как природное соотношение организмов по приспособленности (Н.А. Заренков). Возможность перехода от биологии к витологии считается новой точкой зрения в понимании феномена живого существа. Витализм, якобы, всегда играл большую роль как альтернатива биологии с некоторым мистическим «привкусом». Все разнообразие живых во Вселенной рассматривают как различные выражения одного фундаментального закона субъективизма (В.И. Моисеев).

Особенно ныне обращают внимание на использование синергетики для создания концепции самоорганизации, познания особенностей молекулярной эволюции (И.К. Удуман), описания социальных и экологических трансформаций явлений эволюции, истории и сукцессий (О.А. Богатырова). При этом допускают, что все развитие человечества, постепенно отходящее все дальше от природы, губительно, что человечество вновь должно обращаться к истокам, но уже на новом уровне знаний, технологии и культуры. Траектория развития замыкается, являя собой великий цикл мега-сукцессий всей биосферы (Н.В. Тимофеев-Ресовский).

Разнообразие высказываний по методологии биологии свидетельствует о необходимости разработки соответствующих вопросов. Из сказанного не все приемлемо и вызывает сочувствие. Однако все это свидетельствует об отсутствии понимания у философии задач современной биологии.

Предметный указатель

- Агглютинация 195
Акцелерация 116
Амнион 36, 116
Анаболия 121
Анайм 17
Аналогия 16
Анамний 11, 116
Анималькулисты 44, 60, 85
Анималькулы 41, 85
Анимизм 9
Антезин 161
Антиген 132—135
Антиподы 80
Антигела 192, 195, 206
Апейрон 12
Апоптоз 139
Ареал
— биополярный 141
— амфибореальный 141
— амфиокеанический 141
Архетип 99
Атомисты 13, 14
Бастарды 54
Батмогенез 116
Биологические поля 157
Биологический круговорот 169, 170
Биомориторинг 180
Биотехнология 207, 212
Биоценоз 133, 134, 168
Борьба 12, 22, 63, 135
— за существование 16, 22, 63, 91, 105, 133, 135
— частей 13
Век биологии 205, 212
Верналин 161
Вид 18, 35, 36, 41, 49
— биологический 187
216

- выпирание 88, 108
— единица классификации 49
— индикатор 169
— линнеевский 178
— монотипический 141, 143
— политипический 105, 141, 143, 177, 178
— постоянство 49, 71, 87, 88
— реальность 88, 109
— сомнительный 105
— типологический 177
Витализм 18, 46, 82, 83, 173
Гармония природы 12, 46, 61, 94, 107
Гены
— дислексии 205
— интрон 204
— информационный 201
— клонирование 207
— мутон 202
— оперон 201
— оператор 201
— регуляторный 201
— рекон 202
— структурный 201
Генетический груз 108, 179
Генная
— инженерия 206, 212
— терапия 205, 206
— фармакология 205
Генокопии 137
Геномика 204, 205
Герогенность криптическая 181
Гетерогенность 192, 193
Гомокомер 13
Гомология 16, 36, 56, 86, 120, 124
Градации природы 18, 88
Градиенты 157

- Давление жизни 105
Дарвинизм 92, 122, 135, 138, 182
Деизм 91
Демиург 15
Дивергенция 108, 105, 207
Дихогамия 55
Древо 116
— ветви 116
— филогенетическое 117
Дуализм 16
Душа 15, 16, 18, 137
— бессмертная 15, 16, 18, 28, 46
— вегетативная 10, 18, 29
— мировая 83
— множественная 9, 18
— разумная 16, 18
— растительная 10, 16, 18
— чувственная 10, 16, 18
Единство 67, 69, 171, 176
— строения 66, 69, 84, 116
— происхождения 80, 116, 123, 171
Животные
— аборожденные 100
— домашние 9, 111
— ископаемые 41, 61—63, 68, 75, 90, 115
— происхождение 18, 19, 54, 82, 86, 91, 103, 119
Жизненная сила 18, 35, 55, 137
Жизнь
— возникновения 62, 63, 91, 154, 155
— давление 105
— первичная 15, 154, 155
— планетарная 131—135, 138
— развитие 154
— растение 156
— самозарождение 19, 44, 85, 91
— системность 166, 172, 185
— целостность 166, 173
— энергия 166
Жарданоны 182
Законы
— биогенетический 121, 122, 185
— биологии 214
— высоты организации 88, 91
— двойственности общения 74
— двустороннего проведения 127
— Ковалевского 113
— корреляций 17, 56
— Менделя 107
— миграции 133, 135
— минимума 84
— наследования 164—166, 200, 201
— необратимости эволюции 115, 125
— неспециализированных форм 115, 125
— оптимума и пессимума 127
— плодовитости 17, 63, 93
— подвижности жизненных элементов 74
— развития 74, 91, 108
— специализации 125
— управления органов 90
— Франка-Стерлинга 145
— эмбриогенеза 77, 78
— энергии нервов 83
Зоны 131, 167
— биогеографические 166, 169
— фитогеографические 19, 134, 135
— зоогеографические 131, 169
— жизни 132
Зообентос 169
Зоопланктон 169
Зоофиты 18, 61
Изменчивость 101
— генетическая 101
— законы 101, 102
— комбинативная 101
— модификационная 101
— мутационная 101
— неопределенная 101
— определенная 101, 102
— паратипическая 101
Иммигранты 100
Иммунитет 191—193
— животных 192—194
— растений 194—196
Иммуногенетика 191, 192
Иммуноглобулины 191, 192
Иммунология 191
Импридинг 149
Инволюция 190
Инициация 201
Инкубация 10
Инстинкт 30, 41, 56, 107, 148
Интрон 204

- Кагастрофы 61, 76, 87, 112
- Кагастрофизм 75, 76, 88
- Компегенция 157
- Конечная цель 16, 17, 67
- Концепция аналогов 69
- Кошмар Дженкина 107
- Коэффициент ассоциации 167
- Козволюция 211, 213
- Креационизм 68, 112, 189
- Критерии совершенства 82, 83
- Ламаркизм 183
- Лестница 61, 88
- веществ 17
- веществ 17, 18, 61—63
- ступени 88, 89
- Лимфоциты 192
- Лицевой угол 56
- Менделезим 182, 183
- Метод
 - вариколяции 191
 - инокуляции 191
 - исторический 180, 209
 - мацерация 85
 - научный 4, 7, 190
 - сравнительный 87, 209
 - тройного параллелизма 116, 121
 - экспериментальный 6, 128, 129, 173, 209
 - эмбриологический 82, 121
- Метаморфоз 69, 70, 71, 76
- Микросом 134
- Модификация 137
- Монады 61
- Монер 116
- Монофилия 72, 103, 109, 116, 120
- Мутация 203
 - биохимические 163, 202
 - давления 179
 - искусственные 165, 182
 - летальные 108
 - минсенс 203
 - морфологические 165
 - нейтральные 207
 - нонсенс 203
 - следи рамки 203
 - системные 184
- Мышление
 - биосферное 131, 171, 207
 - популяционное 178, 207
 - экологическое 133, 134
- Нить ариадна 49
- Номенклатура бинарная 35, 41, 49
- Номогенез 182
- Норма реагирования 101, 149, 188
- Ноосфера 170
- Нуклеин 199
- Овисты 44, 60
- Опыление 22, 37, 54
 - искусственное 9
 - перекрестное 55, 63, 122
 - самоопыление 55
- Орган
 - аналогичный 15
 - гомологичный 15, 36, 80
 - дистиологический 108
 - план строения 56
 - рудиментарный 69
 - отбор 92, 110
 - бессознательный 9, 103, 104
 - возращения 105, 107
 - естественный 93, 104, 109, 136, 137
 - затруднения 106, 107
 - искусственный 9, 63, 92, 101—104
 - методический 48, 103
 - могущество 103, 104
 - недостаточность 107, 109, 189
 - определение 106, 183
 - отщипание 137, 138, 183
 - предбиологический 158
 - предпосылки 105, 106
 - сфера действия 105, 106
 - условия благоприятствующие 106
 - физиологический 136
 - эффективность 178
- Палингенезы 121
- Пангенезис 14
- Параллелизм 185, 187
- Партеногенез 58
- Перворастение 71
- Первый толчок 16
- Периодичность 74, 75
- Питание 53
 - минеральное 83, 84, 128
 - световое 37, 53, 54
- углеродное 83, 84
- Плодовитость 17, 93, 100, 105
- Полифилия 143, 189
- Поллинисты 79
- Перевысшее равновесие 184
- Преформизм 14, 25, 44, 46, 60, 61—63, 122
- Признаки 41
 - второстепенные 89
 - диагностические 35, 36, 41, 50, 51
 - дистиологические
 - маркерные 108
 - наследуемость 90
 - основные 89
 - совершенства 106
- Принцип
 - адаптивности 186
 - актуализма 76
 - антропности 213
 - внутреннего стремления 93
 - изменения органов 90
 - историзма 62, 91, 95, 109, 111, 112, 213
 - конексии 69
 - конечные причины 68, 70, 74
 - корреляции 67, 68
 - методологический 111, 212, 213
 - общения животного 74
 - смены функций 125, 126
 - совершенства 106
 - субституции 125
 - уравнивания 69
 - условий существования 68
 - целесообразности 15, 22
 - причины конечные 16, 17, 65
 - прогрессия размножения 105
 - промоторы 201, 204
 - протобионты 156
 - псевдогены 204
 - пунктуализм 184
- Растения
 - абортены 100
 - возделываемые 9, 10, 15, 101
 - долговечность 19, 35, 94
 - лекарственные 10, 11
 - метаморфоз 70
 - приспособление 90
 - происхождение 42, 80, 86, 91
 - реверсия 115
 - регенерация 17, 58, 59
- Редукционизм 212
- Редукция 90, 113, 114
- Реканитуляция 16, 121, 122
- Ретардация 116
- Рудиментация 19, 70
- Ряд палеонтологический 112—115
- Сальтоционизм 119
- Самозарождение 18, 19, 44, 45, 60, 85, 129
- Сверхчувствительность 196
- Сила жизни 18, 46, 83, 91
- Система 49—54
 - естественная 49, 54, 85, 88, 116
 - искусственная 50, 80
 - корреляции 67, 68, 185
 - филогенетическая 51
- Соотбор 106
- Сплайсинг 204
- Стела 142
- Стремление внутреннее 84, 91, 136
- Субстанция мертвая 9
- Телеология 11, 17, 35, 42, 60, 137
- Теология 24, 25, 26
- Теория
 - аналогов 69
 - антисептики 129
 - биоэнергетики 153, 174
 - биологического окисления 153, 173, 174
 - брожения 129, 173
 - гастрей 120
 - градации 91, 136
 - гумусовая 83
 - действия ферментов 153
 - зарождения 62
 - зародышевых листков 74
 - иммунитета 129
 - катастроф 67, 70
 - клеточная 86, 87, 123
 - корпуса и туники 142, 182
 - мозаичности развития 157
 - мочеобразования 145
 - мутационная 137
 - наследственности 135, 165
 - онтогенеза 156
 - приспособления 107—109
 - перекисная 153
 - рекапитуляции 185
 - синтетическая 183, 184

- теломная 142
 - типов 72, 74
 - управления систем 148
 - фатоцителлы 121
 - ферментов 153
 - филэмбриогенеза 187
 - хромосомная 136, 167
 - цветного зрения 127
 - Терминация 201
 - Тимус 192
 - Тип 77
 - морфологический 70, 71
 - нервной системы 77
 - развития 72, 77, 78
 - физиономический 73
 - Тотипотентность 158, 159
 - Трансплантация 58
 - Трансформизм 11, 60, 62, 87, 112
 - Уроdstво 14, 16
 - Учение
 - биосферы 163, 175
 - иммунитет 91, 92
 - конечных целей 16, 17, 62
 - корреляций 67, 185, 186
 - метаморфоза 70, 71
 - монад 61
 - морфологического типа 20—72
 - онто- и филогенеза 51, 58, 63, 122
 - отбора 104—107, 136—138
 - о вирусах и бактериях 129, 130
 - парабюоза 145
 - паразелизма 71
 - редукция органов 90, 113
 - типа озер 169
 - фитон 142
 - эволюции 91
 - Фатоцитобласт 121
 - Фатоцитоз 193
 - Фармогенетика 194
 - Фены 180
 - Филогенетическое родство 111—118, 119—121
 - Фитогалектины 195
 - Фитосоциология 134
 - Фитон 142
 - Флюиды 90, 91
 - Флориген 161
 - Формы
- движения 15
 - жизненные 134, 142
 - формация 132, 134
- Цель конечная 67, 68
 - Целесообразность 16, 22, 25, 46, 48, 60, 82, 95, 107, 209
 - абсолютная 31, 109
 - начальная 108, 109
 - механизм возникновения 107, 108
 - относительный характер 108, 109
- Цикл
 - Кальвина 151, 152
 - Кребса 153, 174
 - Хетча—Слэка 151
- Шкала бытия 61
- Эволюция 48, 62, 68, 74, 87
 - адаптивная 107—109
 - биохимическая 154, 175
 - глобальная 214
 - единица 178, 179, 183
 - законы 73, 74
 - иммунитета 196
 - индигитивная 113
 - механизм 63, 95, 106, 108, 138
 - мозаичная 135, 185, 186
 - молекулярная 207
 - морфологическая 207
 - направленность 187, 188
 - недарвиновская 171, 189
 - нововведение 52
 - обратимость 188
 - онтогенеза 185
 - скорость 207
 - тканей 185—187
 - управляемая 189, 212
 - усложнение 73, 91
 - эволюции 183
 - экосистем 171, 188, 189, 216
 - энергии роста 116, 115
 - Эвокация 161
 - Экзон 204
 - Экзин 73
 - Экогенетика 194
 - Эписиторы 139
 - Энайм 17
 - Энтелехия 18
 - Эпитенез 62, 63, 192

Именной указатель

- Абель О. 184
 - Августин Блаженный 25, 26
 - Агаев М.Г. 181
 - Агатов П.А. 199
 - Агассис Л. 75, 112
 - Адансон А. 51, 52
 - Аквинский Ф. 29, 30
 - Айала Ф. 178, 207, 214
 - Аксенова Н.П. 162
 - Аксельрод Дж. 148
 - Альберт Великий 28, 29
 - Александров В.Г. 142
 - Александров В.Д. 147, 162
 - Алексеев В.А. 65, 89
 - Алексеев А.М. 152
 - Алехин В.В. 168
 - Аллард Г.А. 158, 160
 - Аллен Дж. 143
 - Аллен Ф. 200
 - Алпатов В.В. 168
 - Алтухов Ю.П. 178
 - Альдранди У. 44
 - Альтман Р. 199
 - Амберже Л. 142
 - Амичи Дж.Б. 78, 79
 - Амлинский Е.И. 169
 - Анакагор 8, 13
 - Анаксимандр 12
 - Андерсон Э. 144
 - Андре 44
 - Андрусов Н.И. 92, 168
 - Анохин П.К. 144, 145, 164
 - Анри В. 153
 - Анфинсен К. 201
 - Апшер Ш. 85
 - Апштейн С. 168
 - Арбер А. 142
 - Арбер В. 198
 - Арбер Э.Н. 142
- Аристотель 4, 10, 14—19, 24, 26—29, 31, 33, 35, 41, 44, 50, 54, 61, 68, 69, 76, 170
 - Аристранг Э. 153
 - Арно А. 128
 - Арнон Д. 150
 - Аррениус С.С. 146, 152, 155
 - Астархан Л. 20
 - Астауров Б.Л. 5, 156, 159, 160, 165
 - Астебри У. 197
 - Атабеков И.Г. 199
 - Ауэрбах Ш. 165, 182
 - Ашмарин И.П. 197
- Бабкин Б.П. 145
 - Бабухин А.И. 127
 - Баврина Т.В. 162
 - Баев А.А. 20
 - Базилевская Н.А. 8
 - Байль О. 202
 - Бакоб Н.И. 127
 - Баксанский О.Б. 214
 - Батла Л. 33
 - Батинский Б.И. 158
 - Балтимор Дж. 198, 199, 211
 - Баранецкий О.В. 129
 - Баранов В.С. 206
 - Баранов П.А. 9, 19, 57
 - Бари М. 84
 - Бари де А.Д. 80, 118
 - Баркфорт Дж. 154
 - Барнет Л. 202
 - Барнет Ф. 202
 - Бартоли А. 24
 - Бартон К. 200
 - Баталин А.Ф. 122, 129
 - Баугин И. 35
 - Баугин К. 35, 49
 - Бауст П.К. 3

Баур Г. 34
Баур Ф.О. 142
Баур Э. 182
Бах А.Н. 152, 153, 173, 174
Бахметьев П.И. 167
Бей-Биенко Г.Я. 167
Бейерник М. 130, 154
Бейли И. 140
Бейлисс В. 145, 146
Бек А. 127
Бек Х. 146
Бекетов А.Н. 79, 93, 94, 122, 129, 132,
134
Беклемишев В.Н. 185
Белар К. 147
Белозерский А.Н. 143, 154, 175, 200
Белон П. 41, 56
Белугов Л.В. 212
Беляев В.И. 122
Беляев Д.К. 149
Беляев М.М. 182
Бенден Э. 124
Бензер С. 202
Беннет-Кларк Т.А. 152
Бенсон А. 150
Бентам Д. 80, 118
Бергман К. 77
Берг Д.С. 109, 184
Берг П. 198, 200, 203
Беренье Ж. 161
Беринг Э. 191
Бериташвили И.С. 144, 164
Бернал Дж. 155, 197
Бердж Э. 169
Бернар К. 83, 126—128, 172
Бернштейн Н.А. 144
Бернштейн Ю. 145
Бертран Г. 113
Бесси Г. 142
Бест Р.Ж. 201
Бете Г.А. 144
Биллер А. 78
Билл Дж. 202
Бир М. 200
Бир де Г. 157, 185
Бирке Ж. 143
Бирюков П.Н. 135
Бишо К. 86
Благовещенский А.В. 143, 154, 175
Блекси А. 142

Блит Э. 92
Блуменбах И. 56
Блэжман Ф. 160
Бляхер Л.Я. 147, 162, 163
Бобарт Я. 54
Бобров Е.Г. 49, 50
Бовери Т. 105
Богданов М.Н. 133
Богатырев О.А. 215
Бойсен-Йенсен П. 168, 169
Бок И. 35
Боккаччо Дж. 33
Болдуин Дж. 137
Бологов А.Т. 55
Большететский А. 28, 29
Бонне Ш. 53, 58—60, 63
Боннье Г. 129, 136
Борде И. 202
Борелли Дж. 43
Борзенков В.Г. 214
Бородин И.П. 128, 172
Бородин М.Н. 133
Бортвик Н.А. 161
Борущий Е.В. 169
Боташчи Ф. 34
Боуден Ф.С. 201
Боршов И.Г. 73, 132, 134
Брандт К. 133
Браун А.И. 152
Браунштейн А.Е. 153, 175
Брауэлс Ф. 129
Браше Ж. 154, 199, 200
Брегг У. 197
Брейер И. 127
Брефельд О. 80, 118
Бриггс Р. 159
Бриджес К. 165
Бриттен Р. 203
Брокки Дж. 75
Броньяр А. 75, 78
Бруун Р. 52, 78, 85, 86
Брунфельс О. 35
Бруно Д. 34
Брюхатов А.Л. 169
Будден Ф. 199
Буллер Р. 142
Бумпс Д. 169
Буртаве Г. 43
Буссенго Ж.Б. 84, 172
Бутенандт А. 153

Бутенко Р.Г. 161
Бухнер Э. 153
Буш Г. 147
Быков К.М. 164
Бэкон Р. 30
Бэкон Ф. 27, 34, 46
Бэр К.М. 3, 72, 76, 78, 118, 120, 132,
133
Бэрри Э. 78
Бюннинг Э. 162
Бюффон Ж.-Л. 58, 61, 62, 80, 112
Бючли О. 124

Вавилов Н.И. 141, 143, 162, 163, 178,
181, 196, 211, 212
Вагнер В.А. 149
Вагнер М. 135
Вагнер Р. 78
Вазари 34
Вайнберг В. 178
Вайскопф В. 189
Ваксман З. 153
Валентин Г. 38, 86
Валпискиери А. 44
Вальд Дж. 144
Ваннер Г. 143
Ван-Ниль К.Б. 150, 154
Ван-Тигем Ф. 80, 118, 142
Ван-Чун 11
Ванюшин Б.Ф. 196, 197, 200
Варбург О. 150, 152, 153
Варрон 25
Василенко С.К. 198
Василий Великий 25, 26
Васильев И.М. 161
Васко да Гама 32
Введенский Н.Е. 127, 145
Вебелинг Ф. 142
Вебер Г. 184
Веджвуд С. 98
Везалий А. 42
Вейгерт Ф. 150
Вейдман С. 147
Вейс П. 145
Вейсман А. 136, 182, 210
Вендерли Р. 199
Венсану де Бове 28, 29
Вент Ф.В. 152
Верипо Б.Ф. 127

Вермель Е.Ф. 40, 85, 86, 124, 211
Вермер К. 154
Вернадский В.И. 154, 166, 167, 168,
170, 175, 183, 189, 210—212
Верхолст П. 74
Веселов Э.А. 169
Веспуччи А. 32
Ветштейн Р. 142, 143
Виганд А. 177
Вик д'Азир Ф. 137
Виланд Г. 153
Вилкинс М. 210
Виллис Т. 43
Вильсон Э. 147
Вильштеттер Р. 160, 172
Винберг Г.Г. 169
Виндаус А. 153
Виноградов А.П. 150
Виноградов С.И. 143
Виноградский С.Н. 129, 130, 154
Виргилий 20
Виртанен А. 153, 154
Вирхов Р. 61, 86, 87, 126
Виттакер Т. 167
Виттман Р. 202
Войемен П. 143
Волкин Э. 200
Вольдгейер В. 86
Вольтер Ф. 48, 85
Вольтерра В. 183
Вольф К.Ф. 57, 61—63
Воробьев В.П. 169
Воронин М.С. 80, 130
Воронохин Н.Н. 143
Воронцов Н.Н. 11, 32, 51, 69, 93, 110,
112, 116, 135, 137, 183, 209, 211
Вуд Р. 143
Вудворд Дж. 40
Вудворд Р. 160
Вульф Х. 46, 60
Высоцкий Г.Н. 134
Габерланд Г. 142, 152
Гавриленко В.Ф. 151, 152
Газенко О.Г. 146
Гайсинович А.Е. 162, 211
Галактионов В.Г. 193
Гален К. 22, 27, 42
Галилей Г. 34, 37, 85
Галл Д.М. 98

Галлер А. 55, 57
 Галлир Г. 100, 142, 143, 154
 Гальтон Ф. 96
 Гамалея Н.Ф. 202
 Гамбург К.З. 152
 Гаммерлинг Дж. 165, 166
 Гамов Г. 202
 Ганзен В. 133
 Ганс Г. 143, 169
 Гарвей В. 42, 44—46, 210
 Гарди Дж. 202
 Гари де А. 80
 Гарнер В.В. 152, 160
 Гаррисон У. 182
 Гарро Л. 84
 Гаснер Г. 160
 Гарстанг В. 185
 Гартиг Т. 79, 84
 Гартсекер Н. 44
 Гатчек Б. 80, 118
 Гаузе Г.Ф. 68, 182, 183
 Гаффрон Г. 150, 154, 156
 Гебель К. 142
 Гебер Р. 147
 Гегель Г. 33
 Гегенбауэр К. 124
 Гейденгайн А. 127, 147
 Гейденген Р. 127
 Гейзер Э. 124
 Гейле Я. 86
 Гейлс С. 40, 53
 Гейльбрук Л. 146
 Гейсман К. 145
 Геккель Э. 73, 116—118, 120—125, 132, 135, 136, 182, 186
 Гексли Т. 118, 131
 Гельмгольц Г. 127, 128
 Гельмонт ван Я.Б. 38
 Гельригель Г. 130
 Гельхорн Е. 147
 Генепинский А.Г. 145
 Генкель А.Г. 143
 Генкель П.А. 152
 Генри Г. 146
 Генсло Дж. 98
 Геншель А. 78
 Георгиев Г.П. 198, 203, 204
 Геракитт 12
 Гердон Дж. 159, 165
 Геринг Г.Г. 145

Геринг Э. 127
 Герман Л. 148
 Гернер А. 127
 Гернер Р. 142
 Герофил 20
 Гертнер К. 78
 Герцен А.И. 75
 Гесс В.В. 145
 Геснер К. 41
 Гете И.В. 56, 67, 70, 71
 Гилберт У. 198
 Гиппократ 14, 170
 Глеба Ю.Ю. 207
 Глемболкий Я.Д. 178
 Глиссен Ф. 42, 43
 Глогов Н.В. 178
 Гмелин С.Г. 52
 Гоби Х.Я. 143
 Гоббе Т. 27, 46
 Говард А. 147
 Годнев Т.Н. 150
 Годри А. 137
 Гойман Э. 194
 Голенкин И.И. 143
 Гольбах П. 27, 48
 Гольдбергер Г. 155
 Гольдшмидт Г. 183
 Гольфус Г. 60, 75, 84
 Гольтфретер И. 158
 Гопкинс Ф. 153
 Гоппе-Зейлер Ф. 172, 199
 Горожанкин И.Н. 80, 122
 Горвиц Н. 155
 Горден А. 153
 Гордон М.П. 201
 Горкель И. 78
 Горянинов П.Ф. 77, 80, 81, 86
 Говлд С. 184
 Гофман Ф. 43
 Гофмейстер В. 79, 80
 Грааф Р. 44
 Граник С. 160
 Гранит Р. 144
 Грант В. 183
 Грегг Т. 178
 Грейнджер Р. 126
 Гризобах Г.А. 132, 134
 Грин Д. 147, 155
 Грубан З. 147
 Гроббен К. 86, 118

Гродзинский Д.М. 168
 Грубе А. 77
 Грю Н. 37, 46, 85
 Гук Р. 37, 38
 Гукер Д. 80, 88, 101, 118
 Гулевич В. 154
 Гулик Дж. 136
 Гулман М. 202
 Гумбольдт А. 52, 73
 Гунар И.И. 152, 162
 Гупало П.И. 162
 Гурвич А.Г. 147, 152, 157
 Гутман А. 202
 Гуттен У. 34

Дамаскин Н. 22
 Данжар П. 143
 Данилевский А.С. 168
 Данилевский А.Я. 173
 Данилевский Н.Я. 127, 137, 153, 173
 Данте А. 19, 33
 Дарвин Ф. 98
 Дарвин Ч. 9, 17, 55, 62—64, 68, 70, 72, 76, 82, 88, 91, 93, 96—112, 114, 116, 118, 120, 122, 133, 137, 138, 148, 154, 210

Дарвин Э. 61, 62, 63, 98, 172
 Дарлингтон К. 160
 Даувер Г. 207
 Даунс А. 197
 Деверолл Б.Дж. 194
 Дереран П. 130
 Дей Дж. 170
 Декандоль О. 51, 52, 72, 123
 Декарт Р. 27, 34, 43, 44, 46
 Дельбрюк М. 165, 200
 Деляж И. 147
 Демокрит 12—15, 21
 Де Фриз Г. 137, 165
 Делере Ш. 125
 Джанер П. 101, 142
 Дженнер Э. 191
 Джерард Р. 145, 147
 Джефери Э. 142
 Джонстон Дж. 169
 Джудей Ч. 169
 Диви Е. 169
 Дидро Д. 48
 Динен Л.Ф. 153
 Диоскорид 20, 22

Дитмер Г. 152
 Друсский Г.М. 170
 Добелл К. 87
 Добжанский Ф. 109, 178, 181, 182, 183, 211, 213

Догель В.А. 168
 Докинз К. 206, 207
 Докучаев В.В. 131, 134
 Долгушин Д.А. 160
 Долло Л. 115, 125
 Доль Ф. 167
 Донне А. 86
 Дормейстер Г. 136
 Дорн А. 125, 126
 Достоевский Ф.М. 135
 Дюкс Ли Дж. 148
 Доунинг А. 145
 Дриш Г. 137
 Друде О. 132, 135
 Дубинин Н.П. 178, 182
 Дубровская И.И. 200
 Дунгерн Э. 191
 Душ фон Д. 85
 Дэвидсон Дж. 200, 203
 Дюбуа Реймон Э. 122, 127
 Дюв К. 147
 Дювинью П. 167
 Дюжарден Ф. 78
 Дю-Руе Г. 142
 Дютроше А. 84, 86
 Д'Эрелль Ф. 22

Евстахий В. 42
 Еленкин А.А. 143
 Жакоб Ф. 3, 159, 201, 202, 211
 Живото П.И. 147
 Жюссье А.-Л. 51, 52, 73
 Жюссье Б. 51

Заболотный Д.К. 129
 Завалский К.М. 19, 37, 109, 135, 138, 167, 181, 182, 183, 211
 Заварзин А.А. 185, 186
 Заварзин Г.А. 171, 215
 Залкинг С.Я. 147
 Замечник П. 200
 Запрометов М.Н. 196
 Заренков Н.А. 215

Зегал О.П. 201
Зеленский В.В. 120
Зелитч М. 151
Земон Р. 137
Зенкевич Л.А. 168
Зернов С.А. 169
Зибольд К. 72, 84, 87
Зигель А. 201
Зильбер Л.А. 202
Зингер Г.А. 143
Зубов В.П. 34

Ибн-Эль Байтар 20
Иванов А.В. 185
Иванов Л.А. 152, 167
Иванов С.И. 143, 154, 175
Иванова-Казас О.М. 185
Ивановский Д.И. 130, 201
Ибн-Рошд (Аверроэс) 27, 28
Ибн-Сина Абу Али (Авиценна) 27
Имс А. 142
Иегер Г. 133
Ингенгаузен Я. 53
Ингрэм В. 201, 202
Иогансен В. 178
Ирвин М. 191
Ирвинг Л. 168
Исаченко Б.Л. 130

Каванау Ли Дж. 148
Каден Н.Н. 142
Кальвин М. 128, 150, 155
Камерариус Р.-Я. 37, 50, 54
Кампер П. 56
Камшилов М.М. 167, 169, 182, 183
Канаев И.И. 70
Каньяр-де-Латур Ш. 85
Карпеченко Г.Д. 160
Карпилов Ю.С. 151
Карплос И.П. 145
Каррер П. 153
Касперсон Т. 147, 200
Катунский В.М. 161
Катц Б. 147
Кашкаров Д.Н. 168
Кегль Ф. 152
Кедровский В.В. 147, 200
Кей Е. 197
Кейлин Д. 153
Келлер Б.А. 152, 167, 168

Келлер Э. 200
Келликер А. 72, 77, 137
Кельрейтер И. 54, 55
Кендеш Э.К. 145
Кендрью Дж. 201, 211
Кетла А. 73
Кернер А. 134
Кефели В.И. 150, 152
Кешни А. 145
Кизель А.Р. 153
Кимура М. 206
Кин Ж.-М. 161
Кинг Т. 159
Кирпичников М.Е. 142
Кирхнер О. 134
Киселев Л.Л. 204, 205
Кларк Г. 168
Клаус К. 80, 118
Клебе Г. 129, 134, 142, 160
Клементс Ф. 143, 168
Клейненберг Н. 125
Клод А. 147, 197
Клоппер П. 167
Каклюзиус К. 35
Книпович Н.М. 132, 133, 169
Кноон Ф. 153
Кнорре А.Г. 187
Кнорре Д.Н. 199
Ковалевский А.О. 119, 120, 125
Ковалевский В.О. 112—114
Козо-Полянский Б.М. 73, 142, 185, 189
Кожанчиков И.В. 168
Колбахов Н.И. 168
Колли Л. 191
Коллинз Р. и Ч. 103
Колландер Р. 147
Коллер Г. 150
Колмогоров А.Н. 183
Коломбо Р. 42
Колосов И.И. 152
Колопанов А. 150
Колумб Х. 32
Колумелла Л.Ю. 25
Колчинский Э.И. 162, 164, 167, 183
Кольквиц Р. 169
Кольцов Н.К. 147, 183
Комаров В.Л. 49, 50, 143
Кон Е. 203
Кон Ф. 85, 87
Константина Т.Н. 162

Коп Э. 115, 125, 136
Коперник Н. 34
Коран Г. 201, 202
Коржинский С.И. 134, 137
Корн К. и Т. 153
Корнберг А. 155, 202
Корнберг Г.Н. 152
Корнер Э. 142
Корренс К. 164
Коссель А. 153, 199
Коссович П.С. 129, 152
Костычев П.А. 130, 134
Костычев С.П. 142, 153, 173, 174
Котт К. 73
Кох Р. 129, 191
Колтович Х.С. 55, 127
Крамер Д. 149
Крамер П.Д. 152
Краснов А.Н. 132, 134
Красновский А.А. 150
Крафтс А. 152
Краузе Э. 80, 118
Крашенинников С.П. 52
Кребс Г.А. 152, 153, 155
Кребс Е.С. 154
Кренке Н.П. 20, 162
Крестовников В.П. 202
Крик Ф. 197, 200, 202, 210
Кришман М.Г. 175
Крог А. 145
Кронквист А. 143
Кротонский А. 2
Крушинский Л.В. 149
Крылов П.Н. 134
Кузнецов Н.И. 142
Кузнецов С.И. 169
Кулаева О.Н. 152, 161
Кун П. 153
Кунци М. 201
Купревич В.Ф. 143
Курсанов А.Л. 152
Курсанов Л.И. 143
Курсанова Т.А. 194
Кусмоуль А. 127
Кушинг Дж. 168
Кэнди Ч. 168
Кэтлэ А. 72, 165
Кэгуэлл В. 183
Кювье Ж. 17, 26, 57, 67—70, 75, 82, 88,
102, 118
Кюне В. 127

Лавренко Е.М. 167
Лавуазье А. 53, 54
Лагранж Ж.Л. 54
Лазарев П.П. 146, 155
Лайель Ч. 76, 98
Лаллеман К. 78
Ламарк Ж.Б. 4, 67, 69, 70, 75, 87—92,
112
Ламеттри Ж. 27, 48, 63
Ланг А. 161
Ланге А. 80, 118
Ландштейн К. 144
Ланкестер Э. 80, 118
Леб Ж. 146, 147
Леваковский Н.Ф. 129, 134
Левенгук А. 43, 44, 84, 85
Левин П. 200
Левкиш Л.
Левонгин Р. 178
Ледер Ф. 202
Ледерберг Э.
Ледермюллер М. 40
Лейбниц Г. 60, 61
Лейдинг Ф. 87
Лейкорт Р. 72
Леммель Е. 128
Ленинджер А. 147, 153
Леонардо да Винчи 31, 33, 34, 35, 42, 44
Леопольд А. 161
Лепешкин В.В. 146, 147
Лефевр М. 143
Лещик-Суминский М. 80
Либих Ю. 84
Ливанов Н.А. 185
Лидерберг Э. 202
Лима-де-Фариа А. 207
Линней К. 35, 36—39, 49, 51, 53, 54, 60,
62, 72, 85, 112, 210
Липман Дж. 154
Липман Ф. 153, 200
Липшютц Б. 202
Лиске Р. 143
Листер Дж. 129
Литвинов Д.М. 132
Лихтенштадт В. 71
Лобашов М.Е. 165
Ловен С. 77
Лозовай Г.И. 176

- Локж Дж. 27
 Ломан Г. 168
 Ломоносов М.В. 27, 53, 54, 61, 63
 Лондон Е.С. 145
 Лоренц И. 134
 Лоренц К. 148, 149
 Лотке А. 183
 Лотге Я. 143
 Лукреций К. 21, 22
 Лундбек И. 169
 Лункевич В.В. 8, 12, 13, 16—20, 21—23, 31, 34, 41, 43, 48, 52, 53, 56, 58, 59, 82, 83, 88
 Лурья С. 200
 Львов А. 202
 Льюис Г. 182
 Лысенко Т.Д. 160, 162, 163
 Лэж Д. 168
 Любименко В.Н. 150, 160
 Любимова М.Н. 148, 153, 154
 Людвиг К. 127
 Люкас К. 145
 Люмсон Ф. 145
 Магомедмирзаев М.М. 181
 Мазер К. 182
 Мазин А.Л. 200
 Мажанди Ф.Я. 81, 126
 Майбарт Ст.Г. 107, 137
 Майер К. 86
 Майер Р. 84, 127
 Майзелъ В. 124
 Маир Э. 141, 178, 183, 207, 211
 Македонский А. 11, 19
 Мак-Каллок У. 148
 Маккаллум А. 154
 Мак-Артур Р. 170
 Мак-Карти М. 199
 Мак-Книги Е. 202
 Мак-Коннелл Дж. 148
 Мак-Ларен Я. 168
 Мак-Леод К. 199
 Максам А. 198
 Максимов Н.А. 152, 167
 Максимович И.М. 52
 Мальпиги М. 37, 38, 43, 45
 Мальчевский А.С. 168
 Мани М.И. 167
 Маниагис Т. 198
 Манойленко К.В. 79, 129, 176
 Маньоль П. 52
 Маркс А. 153
 Маркерт К. 166
 Мартин А. 150, 197
 Матвеев Б.С. 185
 Матекин П.В. 85
 Маттен Г. 150
 Маттей Дж. 202
 Махешвари П. 143
 Машков Ф.Ф. 161
 Мебиус К. 133, 134
 Мергун Г. 145
 Медавер П. 4
 Меллуз Д. 170
 Мезия Д. 147
 Мейен С.В. 212
 Мейен Ф. 79
 Мейер К.Н. 142, 143
 Мейер О. 17
 Мейер Э. 29
 Мейергоф О. 153
 Мейстер А. 142
 Меккель И. 56
 Меллер Г. 182
 Мельникова А.Ф. 198
 Мендель Г. 107, 165, 210
 Мендина Г.И. 214
 Менерт Э. 185
 Менетрие Э. 74
 Мензбир М.А. 131, 182
 Ментен М. 153
 Мерклин К.Е. 80
 Мерли Д. 132
 Меррием Ч. 132
 Местер Э.
 Меркаф К.Р. 142
 Меглицкий Л.В. 194
 Меттлер Л. 178
 Мещ К. 143
 Мечников И.И. 37, 62, 119—122, 130, 182, 191
 Мидлендорф А.Ф. 74, 133
 Миллер Г. 199
 Миллер С. 156
 Милын-Эдвардс А. 72, 82, 83
 Мирзабеков А.Д. 198
 Мирзазан Э.Н. 171
 Миртель Ф. 85
 Миславский Н.А. 127
 Митчелл П. 153
 Михаэлис Л. 153
 Мишер Ф. 199
 Модилевский Я.С. 143
 Моисеев В.И. 215
 Моисеев П.А. 169
 Моисей 62
 Мокроносов А.Т. 151, 152
 Моль К. 79, 80, 87
 Моль фон Г. 84, 87, 61
 Мольдентауэр Ш. 85
 Монниг В.М. 150
 Моно Ж. 113, 159, 201, 202, 211
 Монтегья Ш. 48
 Монтоверде Н.А. 128, 172
 Мончалский А.С. 167
 Мопертьюи П. 57
 Морган Л. 137
 Морган Т.Г. 165, 210
 Морриц О. 143
 Морозов Г.Ф. 168
 Моррисон П. 168
 Морущи Дж. 145
 Мотес К. 161
 Муфет Т. 41
 Мошков Б.С. 152, 161
 Мошкова А.А. 185
 Мульдлер Ж. 84
 Мэтси Х. 201
 Мэттью П. 92, 93
 Мэтьюз Р.Е. 202
 Мюллер И. 82, 83, 86, 126
 Мюллер М.И. 128
 Мюллер Ф. 119, 121, 122, 125
 Мюнтцинг А. 160, 182
 Мюнх Е. 152
 Мюншер Т. 34
 Навашин С.Г. 123, 147
 Налер К. 148
 Натсон Г.А. 130, 182
 Найт Р.К. 152
 Насимович А.А. 167
 Насонов Д.Н. 147
 Натансон А. 147
 Науман Э. 169
 Негели К. 79, 85, 123, 136
 Негри А. 202
 Неймайр Н. 112, 113
 Нейфах А.А. 166
 Немцов А.В. 155
 Ненцкий М.В. 128, 172
 Нернст В. 146
 Нилхэм Дж. 14, 16, 44, 57, 60, 154
 Никола М. 148
 Нилов В.И. 143, 154
 Ниренберг М. 201, 202, 210
 Ничипорович А.А. 151
 Новиков Г.А. 131
 Нордман А.Д. 74
 Нортроп Дж. 153, 201
 Ньютон И. 99
 Неф А. 184
 Овсянников Ф.В. 127
 Одум Е. 167, 170
 Озерцковская О.Д. 194
 Окен Л. 72, 73, 86
 Олдрич Т.Б. 145
 Оленов Ю.М. 182
 Олли У. 168
 Омельянский В.Л. 130
 Опарин А.И. 154, 155
 Орбели Л.А. 144, 145, 164
 Орибинье де А.Д. 75
 Ортман А. 132
 Осборн Г. 137, 153, 184
 Осивец Х.Д. 207
 Остроумов Г.А. 196
 Оуэн Р. 93, 94, 112
 Очоа С. 201
 Павлов И.П. 42, 43, 127, 144—146, 164
 Павловский Е.Н. 168
 Палладин В.И. 152, 153, 173, 174
 Паллас П.С. 61, 64—66, 73
 Паллис Б. 38
 Пандлер Х.И. 76, 77
 Парамонов А.А. 18
 Парин В.В. 145, 146
 Пастер Л. 85, 129, 130, 191
 Парцелльс Ф. 43
 Паули А. 137, 185
 Паульстон Е. 137
 Пачоский И.К. 134, 168
 Пашер А. 143
 Пелк С. 147
 Пельтье М. 78
 Перикл 20
 Перл Р. 168
 Перри Е. 148

Перуц М. 201, 211
Перцов Л.А. 168
Перье Э. 17
Петерсон Н.С. 119
Петрарка Ф. 33
Петров Р.В. 193
Пири Н.У. 199, 201
Пирсон К. 165
Писарев В.Е. 182
Писарев Д.И. 135
Питтс Р. 148
Плантефоль Л. 142
Плате А. 185
Платон 14, 15
Плиний Старший 21
Попад Г. 147
Полевой В.В. 150, 152, 176
Поликарпов Г.И. 168
Поллинг Л. 154, 201
Потов М.Г. 143, 144
Полянский В.И. 143
Полянский Ю.И. 183, 185
Порчинский А.Н. 167
Пристли Д. 53
Пристли Дж. 145
Прингсгейм Н. 80, 87, 123
Прянишников Д.Н. 152, 175
Проломей 19, 20
Прашне М. 201
Пуркине Я. 77, 85, 86, 87
Пуше Ф. 78
Пьянков В.И. 152

Ремане А. 184
Ренш Б. 141
Реншоу Б. 144
Реомюр Р. 58
Ригби П. 198
Рихтер Г. 166
Рич А. 201
Ричардс А. 145
Ричардс Ф. 142
Рише Ш. 191
Робертсон Р. 201
Робинз Ж. 61
Розенталь И. 127
Розин В. 214
Роллер Э. 210
Роменс Дж. 136
Рондель Г. 41
Росс Х. 152
Росников К.Н. 167
Россолимо Л.Л. 169
Ру В. 157
Рубайлова Н.Г. 109
Рубен С. 150
Рубинштейн Д.Л. 146, 147
Ружичка Л. 153
Румянцев А.В. 147, 187
Руланд В. 147
Рулье К.Ф. 74, 75
Рупрехт Ф. 73, 134
Рускони М. 77
Руссо Ж.-Ж. 48
Руссов Э. 123
Рутнер Ф. 169
Рютимейер Л. 131

Рабинович Е. 150
Работнов Т.А. 168
Радкевич О.Н. 142
Разеса (Муххамед бен Захария) 27
Разумов В.И. 160
Райкин Р. 145
Райли Г. 169
Райт С. 178, 183
Рапалпорт И.А. 162, 165, 182
Рагнер В.А. 206
Рау В. 142
Раункиер К. 142, 168
Рафазль С. 33
Реди Ф. 45
Рей Дж. 35, 37, 41
Рейли Ч. 133
Рейль Хр. 55
Рейнер Дж. 143

Сабинин Д.А. 147, 152, 162
Сакс Р. 161
Сакс Ю. 128, 129, 134
Саксен Л. 158
Салиев Р.К. 196
Самброк Д. 198
Самнер Дж. 153
Самнер Ф. 201
Самойлов А.Ф. 145
Сантарно С. 43
Сапетин А.А. 182
Сарс М. 77
Сассекс Дж. 142
Сахаров В.В. 165, 182
Сваммердам Я. 43—46
Свердлов Е.Д. 198

Свиг Р. 200
Северцов А.Н. 82, 183—185
Северцов А.С. 184, 187, 188
Северцов Н.А. 75, 131, 132
Северцов С.А. 168
Севильский И. 26
Семенов-Тянь-Шанский А.П. 141
Сенгер Ф. 201, 211
Сенебье Ж. 53
Сент-Илер Ж. 17, 67, 69—71, 72, 112
Сент-Дьердьи А. 148, 153
Сербинов И.Л. 143
Сервети М. 42
Сергеев А.М. 185
Серебряков И.Г. 142, 168
Серенсен А. 153
Сеченов И.М. 126, 127, 128
Силантьев А.А. 167
Сильвий С. 43
Симпсон Дж. 179, 183, 185
Синг Р. 150, 197
Сингер М. 203
Синдаховцев Л.С. 166
Синног Э. 142
Синская Е.Н. 181
Скадовский С.Н. 169
Скипер Ф. 131
Скрипчинский В.В. 161, 162
Скрябин К.И. 168
Скут Ф. 161
Скулачев В.П. 150, 153, 207
Сладченко В. 169
Слэж К.Р. 151
Смит Г. 143
Смит Д. 150
Смит С.Х. 201
Смит Х. 198
Смоли Дж. 143
Сноу М.-р. 142
Соболев Д.Н. 184
Соболь С.Л. 37
Сойфер В.Н. 162, 204, 205, 211
Сокол Р. 184
Сократ 14, 15
Сомервилль 103
Сосюра Т. 54, 83, 84
Софери Р. 143
Стагланцани Л. 57, 58
Стенсер Г. 74, 93, 135, 136
Сперанский А.Д. 164
Спирин А.С. 197, 200, 201, 206

Спиноза Б. 27, 46
Спори К. 143
Сталин И.В. 163
Стеббинс Г.Л. 143, 167
Стейн В. 201
Стенли У. 157, 199, 201
Стено Н. 42
Стерлинг Э. 146
Стёртевант А. 165
Стокер Б. 202
Стокс Д. 128
Стомет Г. 119
Страбургер Э. 122, 123, 124, 125
Стрейн Г. 150
Стрельников И.Д. 168
Строганов Н.С. 169
Стэнли Ф. 184
Судья Е.Г. 176
Суйннертон К. 182
Сукачев В.Н. 168, 170, 182, 211, 212
Сутт Т.Я. 187
Суханов В.Б. 168
Сухоруков К.Т. 194
Сушкин П.П. 115
Сэтон В. 165
Тайнонен С. 158
Такамина И. 145
Танг М. 167
Танфильев Г.И. 134
Тарчевский И.А. 194, 195
Тасаки И. 147
Татаринов Л.П. 184
Тахтаджян А.Л. 142, 143, 183, 184, 185
Тейс Р.В. 150
Тейсен Г. 143
Тейтем Э. 202
Тейяр де Шарден 190
Тельтченко М.Н. 196
Тембрэк Д. 149
Темин Г. 198, 199, 211
Тенсли А. 142, 168
Теренин А.Н. 150
Тернер Л. 85
Тертуллиан 26
Тизелуэ А. 197
Тиманн К. 161
Тимирязев К.А. 49, 51, 52, 91, 98, 110, 128, 129, 134, 135, 160, 172, 173, 182

Тимофеев-Ресовский Н.В. 109, 165, 170,
171, 178, 181, 182, 183, 211, 215
Тимофеева М.Я. 166
Тинбергген Н. 148, 149
Тинеманн А. 169
Тисьер А. 201
Токин Б.П. 158, 194
Толстой Л.Н. 135
Томас К. 145
Томпсон У. 132
Торп У. 149
Транбле А. 58, 59
Траншель В.А. 86, 118
Тревиранус Л.Х. 67, 84
Трут Л.Н. 149
Тудей Дж. 182
Туманов И.И. 152
Тунберг Т. 150
Туорту Ф. 202
Туркин Н.В. 167
Турман И. 73
Турнефор Ж. 35, 37
Тэер А.Д. 83
Тюлган Л. 80
Тюре Г. 80
Тюрюканов А.Н. 167, 171
Удуман И.К. 215
Уилсон Ч. 142
Уинн-Эдвардс В. 168
Уирн Дж. 145
Ульянкина Т.И. 191, 193
Умезак И. 142
Унгер Ф. 123
Уоддингтон К. 156, 157, 165
Уоллер Д. 201
Уоллес А. 98, 101, 131, 123, 135, 182
Уордло К. 142
Уоринг Ф. 161
Уорингтон Р. 130
Уокер Д. 151, 152
Уотсон Дж. 200, 201, 202, 210, 211
Уранов А.А. 142, 168
Уршипрунг А. 152
Уршипрунг Г. 166
Уткин А.И. 147
Ухтомский А.А. 144
Ушаков Б.П. 147
Уэббер Т. 80
Уэлдон В. 137
Уэлс В.С. 92, 93

Фабриций Д. 42, 44
Фажерхайм Т. 205
Фалес 12
Фаллопий Г. 42
Фаминцын А.С. 128, 172
Фебер И. 85
Федоров А.А. 170
Федоров В.М. 167, 171
Федотов Д.М. 185
Феофраст 14—19, 29, 30, 76
Ферми Э. 128
Фесенко Л.Ф. 213
Филитов Д.П. 185
Филлипс И. 161
Фишер Г. 150, 153
Фишер Р. 178, 183
Фишер Э. 143
Флейвель Р. 207
Флеминг А. 153
Флеминг В. 124
Флори Г. 153
Флоржэн М. 143, 154
Флуранс М. 81, 82
Фогт В. 157
Фогт Н. 135
Фоллер Г. 214
Форбс С. 134, 167
Форд Е.Б. 179, 181, 183
Формозов А.Н. 167, 168
Фракасторо Дж. 44
Френкель-Конрат Х. 199, 201
Фрич Е. 198
Фрич Ф. 142
Фукс Л. 35
Функ К. 153
Фурман О. 168
Фурно Э. 153
Хайман Л. 185
Хаксли Дж. 109, 157, 178, 182, 185, 211
Хаксли Э.С. 147
Халыт Р. 134
Хаманн А. 207
Харди Х. 178
Харис Т. 142
Хартлайн Х. 144
Хатчинсон Дж. 143
Хегнер Р. 168
Хейфлик Л. 207
Хенч Ф. 145

Херст Г.Х. 202
Херши А. 200, 202
Хетч Н.Д. 151
Хиден Г. 148
Хизари С. 80
Хилл Р. 150
Хиршфельд Л. 191
Хлопин Н.Г. 147, 185, 186
Хогланд М. 200
Холджкин А. 147
Холдейн Дж.С. 109, 145, 154, 178, 181,
183, 211
Холи А.В. 145
Холи М. 126
Хоппи Р. 200
Холодковский Н.А. 167
Холодный Н.Г. 152
Хрянин В.Н. 161
Хэген Ф. 147
Хьюитт Ч. 168
Швет М.С. 150, 172, 173
Шезальпино А. 29, 35, 36
Шейтлин М. 201
Шензор К. 20
Шенковский Л.С. 79, 80, 85, 87, 118
Шиммерман В. 142
Шингер Н.В. 182
Шиндер Н. 202
Шियोны И. и М. 127
Шабаташ А.П. 147
Шабри Л. 157
Шантель Ж.А. 84
Шапвиль Ф. 200
Шаталов А.Г. 214
Шаффе Г. 148
Шахт Г. 78
Шванн Т. 85, 86, 87, 210
Шварц С.С. 168, 178
Швенденер С. 142
Швиги Х. 145
Шевырев И.Я. 167
Шеепе К. 53
Шельвер Ф. 78
Шельфорд В. 167
Шенников А.П. 168
Шенпард Р. 183
Шеррингтон Ч. 144
Шиглов Н.И. 168
Шимпер А. 128, 129, 132, 167

Шиндлевольф О. 184
Шир К. 143
Шифф М. 127
Шлезинг Т. 129
Шлейден М. 78, 86, 87, 219
Шлейхер В. 124
Шмальгаузен И.И. 102, 109, 137, 183,
184, 185, 212
Шмидт А. 142
Шмидт Г.А. 185
Шнейдер А. 125
Шноль С.Э. 164
Шонхеймер Р. 153
Шоо Р. 143
Шпеман Г. 157, 158
Шпренгель К. 55
Шрамм Г. 199, 201
Шредер Г. 85
Шретор К. 134
Штермберг К. 75
Штокер О. 152
Штоль О.А. 150
Штрель М. 150
Чаговец В.Ю. 146
Чайлахян М.Х. 151, 152, 160, 161, 162
Чапек Ф. 154
Чаппен В. 143
Чаргафф Э. 200
Чейн Э. 153
Чемберс Р. 93, 147
Чеснола А. 182
Чепман Р. 167, 168
Чермак К. 165
Четвериков С.С. 110, 178, 179, 182
Чистяков И.Д. 123
Чока Л. 142

Эвери О. 199
Эверсман Э.С. 74
Эггерс Ф. 185
Эдвардс Дж. 151, 152
Эдмонс У.Т. 169
Эйген М. 156
Эйкман К. 153
Эйлер Г. 153
Эйлер У.С. 148
Эймер Т. 137
Эйнтховен В. 145
Эйхвальд Э.И. 72

- Эйхлер А. 80, 118
 Экипс А. 147
 Экипс Дж. 144
 Экман С. 119, 169
 Эленбергер Г. 168
 Элтон Ч. 167, 168
 Эльдридж Н. 184
 Эмблен Г. 153
 Эмерсон Р. 150
 Эмпедокл 13, 17
 Энгельгардт В. А. 148, 153, 154
 Энгельман Т. 127
 Энгельс Ф. 26, 32, 46, 60, 61, 90, 91, 92
 Энглер А. 80, 118, 132, 143
 Эндлихер С. 78
 Энт Д. 44
 Эпикур 21
 Эразмус 20
 Эрель Ф. де 132
 Эренберг Х. Г. 84
 Эриксон И. 80, 118
 Эрлих П. 191
 Эшби Э. 162
- Югар А. 103
 Юдин К. Ю. 168
 Юнг И. 35, 36
 Юра Г. 158
 Юсуфов А. Г. 149, 150, 165, 166, 176, 179, 182, 184, 188
- Яблоков А. В. 166, 170, 178, 179, 180, 182, 184, 188
 Яновский Ч. 202
 Яценко-Хмельевский А. А. 142
 Ячевский А. А. 80, 118, 143
- Анопу 194
- Vach F. H. 193
 Vegetaf B. 193
 Blomberg I. 193
 Bodmer W. F. 193
 Börgel H. 195
 Brewer G. 194
 Vupnet F. M. 191, 193
- Sarota 192
 Satol R. 196
- Chester K. 196
 Clook R. E. 196
 Cullingham 193
- Das N. 196
 Edman 192
 Flor H. 195
- Gatold M. E. 194
 Gemain R. M. 193
 Goldstein 192
 Grunet F. C. 193
- Hall W. 192
 Hall E. 192
 Hallane 194
 Harper I. L. 181
 Hood L. 192
- Keloe 192
 Klein 193
 Kliman N. R. 193
 Kabot 192
 Lukezig 196
- Makella O. 193
 Melebers F. 193
 Milstein C. 192
 Michel M. 192
 Mottulsky A. G. 194
 Muller K. 195
- Nial 192
 Omep G. S. 194
- Rau I. 196
- Sigal N. H. 193
 Sinha A. 196
 Tonegawa 192
 Vogel F. 194
- Wu 192

Литература

- Аристотель. Трактат о возникновении животных. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
 Аспатуров Б. Л., Гайсинович А. Е., Нейфах А. А., Тимофеев-Рессовский Н. В., Яблоков А. В. Биология вчера и сегодня.— М.: Знание, 1969. 45 с.
 Ашмарин И. П. Молекулярная биология. Изб. разделы.— Л.: ЛГУ, 1977. 367 с.
 Базилявич Н. М., И. М. Белоконь, А. М. Щербаткова. Краткая история ботаники. М. 1968. 310 с.
 Баранов П. А. История эмбриологии растений в связи с развитием представлений о зарождении организмов. М.—Л.: АН СССР, 1955. 430 с.
 Березной П., Удачин Р. На костре. Книга об академике Николае Вавилов.— М.: «Барс», 2001. 255 с.
 Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. История апрорных и эмпирических попыток ее решения.— М.: Наука, 1971. 272 с.
 Бляхер Л. Я. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки.— М.: АН СССР, 1976. 360 с.
 Бобров Е. Г. Карл Линней. 1707—1778.— Л.: Наука, 1970. 286 с.
 Вермель Е. М. История учения о клетке.— М.: Наука, 1970. 259 с.
 Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии.— М.: Прогресс. Тр. дилия, 1999. 639 с.
 Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики.— М.: Наука, 1988. 422 с.
 Галактионов В. Г. Иммунология.— М.: МГУ, 1998. 479 с.
 Галл Я. М. Становление эволюционной теории Ч. Дарвина.— СПб. Наука, 1993. 139 с.
 Георгиев П. Г. Гены вышших организмов и их экспрессия.— М.: Наука, 1989. 254 с.
 Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л.: АН СССР, 1948. 575 с.
 Дмитриев А. П. Фитогалектины и их роль в устойчивости растений.— Киев: Наукова думка, 1999. 207 с.
 Дэвидсон Дж. Биохимия нуклеиновых кислот.— М.: Мир, 1968. 333 с.
 Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920 гг.).— Л.: Наука, 1973. 423 с.
 Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы.— Л.: Наука, 1977. 235 с.
 Иосиф Абрамович Рапопорт — ученый, воин, гражданин/Сост. О. Г. Строева.— М.: Наука, 2001. 335 с.
 История биологии с древнейших времен до XX в./Под ред. С. Р. Микулинского.— М.: Наука, 1972. 563 с.
 История биологии с начала XX в. до наших дней/Под ред. Л. Я. Бляхера.— М.: Наука, 1975. 657 с.
 Ичас М. О природе живого: механизм и смысл.— М.: Мир, 1994. 294 с.
 Канавв И. И. Очерки из истории сравнительной анатомии. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии.— М.: Наука, 1967. 298 с.
 Колчинский Э. И. В поисках советского «союза» философии и биологии.— СПб.: Дмитрий Буданин, 1999. 273 с.
 Колчинский Э. И. Эволюция биосферы. Историко-критические очерки исследований в СССР.— Л.: Наука, 1990. 236 с.
 Курсанова Т. А. Развитие представлений о природе иммунитета растений.— М.: Наука, 1988. 100 с.

Дунжевич В.В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии.— М.: Ученпедгиз, 1960. Т. I. 479 с.

Дунжевич В.В. От Гераклита до Дарвина.— М.: Ученпедгиз, 1960. Т. II. 546 с.

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику.— М.: Наука, 1990. 230 с.

Матемкин П.В. История и методология биологии. Развитие фундаментальных концепций в биологии.— М.: МГУ, 1982. 165 с.

Методология биологии: Новые идеи. Синергетика, семиотика, коэволюция/Под ред. О.Е.Баканского.— М.: УРСС, 2001. 253 с.

Миросын Э.Н. Развитие сравнительной эволюционной биохимии в России.— М.: Наука, 1984. 271 с.

Нейфах А.А., Тимофеева М.Я. Молекулярная биология развития.— М.: Наука, 1977. 312 с.

Некрасов А.Д. Оплодотворение в животном царстве. История проблемы. М.— Л.: АН СССР, 1930. 260 с.

Нидхэм Э.М. История эмбриологии.— М.: Госиздат, 1947. 340 с.

Петров Р.В. Иммунология и иммуногенетика.— М.: Медицина, 1976. 335 с.

Природа биологического познания.— М.: Наука, 1991. 250 с.

Раппнер В.А. Молекулярная генетика: принципы и механизмы.— Новосибирск: Наука, 1983. 256 с.

Рейвин А. Эволюция генетики.— М.: Мир, 1967. 222 с.

Роллер Э. Открытие основных законов жизни.— М.: Мир, 1978. 333 с.

Рубайлова Н.Г. Формирование и развитие теории естественного отбора.— М.: Наука, 1981. 196 с.

Сингер М., П.Берг. Гены и геномы.— М.: Мир, 1998. Т. I и II.

Сойфер В.Н. Власть и наука.— М.: Лазарь, 1993. 706 с.

Сойфер В.Н. Очерки истории молекулярной генетики.— М.: Наука, 1970. 257 с.

Сойфер В. Мужество великого Кольцова — «Наука и жизнь», 2002, № 8.

Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений.— М.: Наука, 2002. 204 с.

Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции.— М.: Наука, 1987. 250 с.

Торокканов А.Н., Федоров В.М., Н.В. Тимофеев-Ресовский. Биосферные раздумья.— М.: «Биосфера и человечество», 1996. 368 с.

Уинф А.Т. Время по биологическим часам.— М.: Мир, 1990. 208 с.

Ульянкина Т.И. Зарождение иммунологии.— М.: Наука, 1994. 319 с.

Уолсон Дж. Д. Двойная спираль. Воспоминания об открытии структуры ДНК.— М.: Мир, 1969. 152 с.

Федоров Л.А., Яблоков А.В. Пестициды — технический удар по биосфере и человеку.— М.: Наука, 1999. 461 с.

Фролов И.Т. Жизнь и познание. О диалектике в современной биологии.— М.: Мысль, 1981. 268 с.

Шевреев Д.С. Научное познание как деятельность.— М.: Наука, 1984. 216 с.

Шноль С.Э. Герои и злодеи российской науки.— М.: Конгресс, 1997. 462 с.

Эбелинг В., Энгель А., Файсталь Р. Физика процессов эволюции. Синергетический подход.— М.: Мир, 2001. 340 с.

Эволюция генома/Под ред. Г.Доувера, Р.Флейвелла.— М.: Мир, 1986. 365 с.

Юсифов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений.— М.: Высшая школа, 1996. 255 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология.— М.: Высш. школа, 1987. 303 с.

Яблоков А.В., Юсифов А.Г. Эволюционное учение. Дарвинизм.— М.: Высшая школа, 1998. С. 8—29. Population biology of plants.— Л.: Acad. Press, 1977. 892 p.

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Представления о живой природе в античном мире.....	8
1.1. Представления о единстве и развитии природы в Древнем мире.....	9
1.2. Уровень изучения живой природы в трудах Аристотеля и Теофраста.....	12
1.3. Представления о живой природе в трудах Аристотеля и Теофраста.....	14
1.4. Представления о живой природе на заре новой эры в Древнем Риме.....	20
Глава 2. Уровень изучения живой природы в Средневековье.....	24
2.1. Господство схоластики при объяснении явлений природы.....	24
2.2. Возрождение интереса к наблюдением при изучении явлений природы.....	27
Глава 3. Основные достижения в изучении живой природы в XV—XVII вв. ролы.....	32
3.1. Эпоха Возрождения и закладка основ опытного естествознания.....	32
3.2. Успехи в области ботаники, закладка основ систематики и физиологии растений.....	35
3.3. Исследования в области зоологии.....	41
3.4. Методологические итоги изучения живой природы.....	46
Глава 4. Основные направления изучения живой природы в XVIII в. Обобщения в области систематики и попытка построения естественных систем классификаций.....	48
4.1. Обобщения в области систематики и попытка построения естественных систем классификаций.....	49
4.2. Достижения в области физиологии растений и их значение для развития представлений о живой природе.....	53
4.3. Исследования в области структурной и функциональной организации животных.....	55
4.4. Исследования в области эмбриологии и их значение для прогресса биологии.....	57
4.5. Характеристика центральных догм о живой природе в XVIII в. и их критика.....	60
Глава 5. Формирование биологии как комплексной науки и ее успехи в первой половине XIX в.....	66
5.1. Достижения в области сравнительной морфологии и анатомии животных и растений.....	67
5.2. Успехи в области систематики, экологии и палеонтологии животных и растений.....	71
5.3. Исследование онтогенеза и эмбрионального развития животных и растений.....	76
5.4. Успехи в области физиологии животных и растений.....	81
5.5. Успехи изучения микроорганизмов. Теория клеточного строения и развития живых существ.....	84

5.6. Учение Ж.Б. Ламарка. Другие представления об эволюции органического мира в первой половине XIX в.	87
Глава 6. Эволюционное учение Ч. Дарвина и его методологическое значение для развития биологии	96
6.1. Жизнь и творческая деятельность Ч. Дарвина	97
6.2. Материалы кругосветного путешествия, оказавшие влияние на мировоззрение Ч. Дарвина	99
6.3. Искусственный отбор: результаты и условия, благоприятствующие действию	101
6.4. Учение о естественном отборе. Предпосылки и результаты его действия	104
6.5. Возникновение приспособлений — результат действия отбора. ...	107
6.6. Оценка учения Ч. Дарвина	109
Глава 7. Успехи развития биологии во второй половине XIX в. и ее эволюционные направления	111
7.1. Эволюционные направления в палеонтологии и систематике. ...	112
7.2. Развитие эмбриологии животных и растений	118
7.3. Успехи изучения структурно-функциональной организации живых существ	123
7.4. Развитие представлений о целостности живой природы как планетарного явления	131
7.5. Дискуссии в понимании процесса эволюции и их влияние на развитие биологии в XX в.	135
Глава 8. Основные направления развития и достижения биологии в первой половине XX в.	139
8.1. Успехи изучения биообразности	141
8.2. Физиолого-биохимическое направление изучения живых организмов	144
8.3. Достижения и перспективы изучения онтогенеза	156
8.4. Биосфера как объект изучения и охраны.	166
8.5. Развитие эволюционного направления в биохимии и физиологии. ...	171
Глава 9. Основные направления развития биологии во второй половине XX в.	177
9.1. Популяционная биология, ее достижения и значение.	177
9.2. Состояние изучения закономерностей эволюции органического мира	182
9.3. Развитие иммунологии и иммуногенетики	191
9.4. Развитие молекулярной биологии и генетики	197
Заключение	208
Предметный указатель	216
Именной указатель	221
Литература	235

Юсуфов Абдумалик Гасамутдинович,
Магомедова Малина Абдумаликовна

Учебное издание

ИСТОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИИ

Редактор Л.А. Савина
Художник Н.Е. Перминова
Технические редакторы Л.А. Овчинникова, Н.В. Быкова
Художественный редактор З.Е. Анфиногенова
Корректоры О.Н. Шейшова, В.А. Жилкина
Компьютерная верстка О.М. Чернова

Лицензия ИД № 06236 от 09.11.01.

Изд. № ХЕ-273. Сдано в набор 11.10.02. Подп. в печать 17.01.03.

Формат 60 × 88^{1/16}. Бум. газетн. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная.

Объем 14,70 усл. печ. л. 15,20 усл. кр.-отт. 13,89 уч.-изд. л.

Тираж 4000 экз. Зак. № 2621.

ФГУП «Издательство «Высшая школа»,
127994, Москва, ГСП-4, Неглинная ул., 29/14.
Тел.: (095) 200-04-56. E-mail: info@v-shkola.ru http://www.v-shkola.ru
Отдел реализации: (095) 200-07-69, 200-59-39, факс: (095) 200-03-01
E-mail: sales@v-shkola.ru

Отдел «Книга-почтой»: (095) 200-33-36. E-mail: bookpost@v-shkola.ru
Набрано на персональном компьютере издательства.

Отпечатано в ФГУП ордена «Знак Почета»
Смоленской областной типографии им. В.И. Смирнова.
214000, г. Смоленск, пр-т им. Ю. Гагарина, 2.