



## ЗНАЧЕНИЕ КИЕВСКОГО ПЕРИОДА НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ А. Н. СЕВЕРЦОВА И ЕГО «КИЕВСКОЙ ШКОЛЫ» В РАЗВИТИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ

(к столетию со дня рождения А. Н. Северцова, 1866—1966)

Осенью нынешнего года исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося биолога-дарвиниста, одного из основоположников эволюционной морфологии, основателя и первого директора Института эволюционной морфологии АН СССР академика АН СССР и АН УССР Алексея Николаевича Северцова.

Автор учений об ароморфозе и идиоадаптациях, о типах филогенетических преобразований формы и функции, о роли исходной мультифункциональности в эволюции, выдвинувший теории морфо-биологической эволюции и филэмбриогенеза, А. Н. получил заслуженное признание как ученый и учитель, создавший две весьма результативные научные школы морфологов-эволюционистов — киевскую и московскую.

Одним из наиболее ярких и плодотворных периодов в жизни А. Н. был киевский период его научно-педагогической деятельности. Именно в Киеве он получил возможность от анализа сравнительно-эмбриологического материала по низшим позвоночным перейти к теоретическим обобщениям, к вскрытию морфологических закономерностей эволюционного процесса. Отсюда естественное стремление А. Н. к деятельному изучению филогенеза животных как целых организмов, к исследованию не отдельных органов, а систем органов больших групп низших позвоночных (рыб, земноводных, пресмыкающихся).

В Киеве А. Н. и его учениками широко проводились сравнительно-анатомические и сравнительно-эмбриологические исследования по изучению эволюции пятипалой конечности наземных позвоночных, была разработана общепризнанная затем теория происхождения пятипалой конечности от 7-10-лучевой примитивной, плавникообразной конечности предковых форм.

Заслуженную славу А. Н. принесли выдвинутые им морфологические теории — морфо-биологической эволюции и филэмбриогенеза, целью которых было освещение общих путей и закономерностей эволюционного процесса и вскрытие морфологических закономерностей филогенетического развития животных. Впервые основные мысли, легшие в основу этих теорий, были изложены А. Н. в Киеве зимой 1906/07 г. в докладе «Об основном биогенетическом законе» на заседании Киевского общества естествоиспытателей, а также в 1910 г. в Москве на XII Всероссийском съезде естествоиспытателей и врачей (доклад «Эволюция и эмбриология»). В развернутом виде положения этих докладов были впервые опубликованы в монографии, изданной в Киеве в 1911 г.

Центральное место в этой монографии отводится проблеме отношений между индивидуальным развитием и эволюцией. Биогенетический закон А. Н. считает в этом отношении первой стройной теорией, устанавливающей связь между строением и развитием эмбриона и строением его отдаленных предков, однако утверждение Э. Геккеля, будто филогенез есть механическая причина онтогенеза, он считает произвольным и недоказанным.

В результате собственных исследований и исследований своих учеников киевского периода (И. И. Шмальгаузен, М. М. Воскобойников, Б. А. Домбровский, Е. М. Подгрушная и др.), а также критического пересмотра положений основного биогенетического закона как метода филогенетического исследования А. Н. пришел к заключению, что отношения между эволюцией и индивидуальным развитием значительно сложнее, чем это принято думать, и далеко не исчерпываются обобщениями Э. Геккеля. Поэтому главной задачей морфологов-эволюционистов А. Н. считал исследование не только изменений, происходящих в течение индивидуального и филогенетического развития («законов онтогенетического и филогенетического морфогенеза»), но и отношений между ними. Именно в «Этюдах по теории эволюции» А. Н. впервые определяет эту задачу как исследование морфологических закономерностей эволюции, т. е. именно так, как спустя 20 лет он озаглавил свой классический труд (Severtzow, 1931), в котором развил и углубил основные положения киевских «Этюд».

В «Этюдах по теории эволюции» А. Н. впервые выдвигает положение о переходе (сдвиге) признаков предков на эмбриональные стадии развития потомков. Причем мысль о том, что эволюция органов происходит путем эмбриональных изменений, была высказана им в Киеве зимой 1906/07 г., т. е. тремя годами раньше публикации Седжвика (Sedgwick, 1910). А. Н. высказал твердое убеждение, что единственным источником филогенетических изменений, происходящих в организмах, являются изменения условий окружающей среды («Толчок эволюционному процессу дается извне») и что организм как целое, приспособившись к внешней среде, претерпевает одновременно и прогрессивные и регрессивные изменения. Здесь же впервые излагается теория корреляции между органами в филогенезе, согласно которой интегрирующим фактором, обуславливающим согласованность их изменений, является функциональная взаимосвязь между ними; находит дальнейшее свое развитие проблема гетерохронии; выдвигается новое понятие об экзо- и эндосоматических органах и об отношении их к внешней среде, а также ряд других положений, в дальнейшем нашедших свое развитие в биоморфологической теории А. Н. Северцова.

«Этюды по теории эволюции», монография о развитии скелета мышц и нервов конечностей пресмыкающихся, теория происхождения пятипалой конечности, учение о метамерии головы и происхождении черепа, равно как и ряд других исследований, проведенных в киевский период творческой работы А. Н. и его учеников, дали богатый материал для дальнейших изысканий и теоретических обобщений как самого А. Н., так и его последователей. Прав Б. С. Матвеев (1966), замечая, что пересмотром взаимоотношений между онто- и филогенезом А. Н. занимался всю жизнь и даже в последней своей работе «Модусы филэмбриогенеза» (1935).

Исключительная продуктивность почти десятилетней научной деятельности А. Н. в Киеве объясняется, прежде всего, его талантом как руководителя, сумевшего положить начало плодотворному научному направлению и создать научную школу, получившую широкую известность как «киевская школа Северцова»\*.

Среди учеников А. Н. киевского периода выдающуюся роль в развитии эволюционной морфологии на Украине сыграли И. И. Шмальгаузен, М. М. Воскобойников и Б. А. Домбровский, не только принявшие на свои плечи дальнейшую разработку научного наследия учителя, но и создавшие собственные, получившие широкое признание научные направления.

И. И. Шмальгаузен в ранний период своей работы в Киеве основное внимание уделил исследованию эмбриогенеза и эволюции конечностей наземных позвоночных. В дальнейшем на основании собственных работ и изысканий своих учеников (Н. И. Драгомиров, Г. И. Шпет, Н. П. Бордзиловская и др.), выполненных в области сравнительной анатомии, сравнительной эмбриологии низших позвоночных, а также в области экспериментальной морфологии, И. И. Шмальгаузен пришел к ряду крупных обобщений. Так, по проблеме роста им установлена зависимость между ростом и дифференцировкой, сформулированная в «законе параболического роста Шмальгаузена». Этим законом определяется одна из важнейших закономерностей индивидуального развития животных (как позвоночных, так и беспозвоночных), согласно которой удельная скорость роста как проявление прогрессивной дифференцировки уменьшается обратно пропорционально времени, прошедшему от начала закладки; установлены различия в темпе и продолжительности роста между размерами тела как признаком пола или расы и размерами тела как видовым или родовым признаком.

\* Не меньшую славу после перехода А. Н. в 1902 г. в Московский университет получила со временем его «московская школа», воспитавшая плеяду таких известных морфологов-эволюционистов, как Б. С. Матвеев, С. Г. Крыжановский, В. В. Васнецов, С. В. Емельянов, С. Н. Боголюбский и др.

Закон роста дает возможность математическим путем отобразить характер взаимоотношения между ростом отдельных частей тела и целым организмом. Ценные результаты были получены также при изучении зависимости между ростом и дифференцировкой на ранних стадиях эмбриогенеза и проблемы детерминации (возможность индукции гистоструктур неспецифическим индуктором).

Экспериментальное подтверждение получила теория боковой складки, или метамерного происхождения конечностей. Выяснено, что для образования сложной системы конечности необходимо активное взаимопроникновение мезодермы и эпителия при руководящей роли первой. Эти и другие результаты оригинальных исследований послужили основанием для ряда теоретических положений, изложенных И. И. Шмальгаузенем в известных его монографиях «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1940) и др. Настольной книгой анатомов являются непревзойденные «Основы сравнительной анатомии позвоночных» И. И. Шмальгаузена (1935), излагающие в эволюционном аспекте происхождение, строение и функцию органов и систем тела позвоночных.

В течение 20 лет, почти со дня основания Института зоологии АН УССР и до 1941 г., И. И. Шмальгаузен был бессменным его директором и научным руководителем. Он способствовал успешному развитию эволюционного направления в научной деятельности экологов, морфологов, палеозоологов института\*.

Оригинальное функциональное направление в сравнительной анатомии низших позвоночных было создано в Киеве старейшим учеником А. Н. Северцова М. М. Воскобойниковым, сменившим своего учителя на посту заведующего кафедрой зоологии позвоночных Киевского университета\*\*. После Великой Октябрьской революции М. М. Воскобойников руководил также отделом сравнительной морфологии института зоологии АН УССР. В центре внимания М. М. Воскобойникова и его учеников (П. П. Балабай, К. Ф. Татарко, С. И. Черный и др.) был висцеральный аппарат круглоротых, хрящевых ганоидов и костных рыб, рассматриваемый с позиций онто- и филогенеза их аппарата дыхания. В этих исследованиях было ярко выражено стремление к синтезу морфологии и функции органов и систем. В результате этих исследований были получены ценные выводы о структуре и функции органов жаберного аппарата (в частности о функции жаберной решетки), о характере взаимоотношения между насыщающим и нагнетающим механизмами жаберного аппарата рыб, об эволюции круглоротых. Сравнительно-анатомический анализ в этих исследованиях сопровождался наблюдениями над живыми объектами и экспериментами.

Б. А. Домбровский в киевский период работы развивал эволюционные идеи своего учителя сначала в Киевском университете, а затем в Киевском ветеринарно-зоотехническом институте\*\*\*. Свои ранние исследования он посвятил изучению структуры, развитию и функции звукопроводящего аппарата земноводных, пресмыкающихся и птиц. В результате этих исследований были не только сделаны ценные выводы об эволюции звукопроводящего аппарата у наземных позвоночных, но и развито учение о «тектонических координациях», близких к топографическим координациям А. Н. Северцова.

В дальнейшем как руководитель кафедры анатомии Киевского ветеринарно-зоотехнического института (1924—1929) Б. А. Домбровский вместе со своими учениками (В. Г. Касьяненко, А. Ф. Максименко, Б. Н. Смирновский и др.) положил начало новому биоморфологическому направлению в исследовании мышечной системы наземных позвоночных.

В результате сравнительно-анатомического и функционального анализа гипаксональных туловищных мышц пресмыкающихся и млекопитающих, а также наблюдений над живыми животными были по-новому освещены вопросы о строении, происхождении и функции респираторных мышц и мышц брюшного пресса наземных позвоночных и об эволюционных преобразованиях этих мышц в связи с переходом животных к легочному дыханию.

В результате этих исследований Б. А. Домбровским проведена послынная гомологизация грудных (респираторных) и брюшных мышц у наземных позвоночных и предложена общепринятая теперь классификация гипаксональных туловищных мышц наземных позвоночных (Slijper, 1936; Volk и др., 1938). Эта классификация освещает пути развития и усложнения упомянутых мышц, а также своеобразную их «мозаичность» у млекопитающих, возникшую вследствие инволюции одних и прогрессивного развития других отделов общих всему туловищу мышц предков.

\* Сменив А. Н. Северцова в 1936 г. на посту директора Института эволюционной морфологии Академии наук СССР, И. И. Шмальгаузен продолжал уделять значительное время и внимание Институту зоологии АН УССР.

\*\* М. М. Воскобойников начал работать вместе с А. Н. Северцовым еще в Тарту (Юрьев).

\*\*\* В настоящее время Б. А. Домбровский вместе со своими казахскими учениками развивает идеи эволюционной морфологии в Алма-Ате.

Эти и другие обобщения Б. А. Домбровского изложены им в трудах о морфологии и динамике респираторной мускулатуры (1927) и классификации мышц Amniota (1930).

Дальнейшее свое развитие на Украине идеи эволюционной морфологии получили в Академии наук УССР (отдел эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР, Львовский филиал АН УССР, отдел нектона Института южных морей). Результаты исследований по эволюционной морфологии опубликованы в тематических сборниках и отдельных публикациях и обобщены в следующих монографиях и докторских диссертациях:

Морфология и филогенетическое развитие группы безчелюстных (П. П. Балабай, Изд-во АН УССР, 1956).

Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей (С. Ф. Манзий, докт. дисс., АН УССР, 1959).

Глотка млекопитающих в историческом и функциональном освещении (Г. А. Гиммельрейх, докт. дисс., Укр. с.-х. академия, 1960).

Функциональная морфология кровеносных сосудов грудных конечностей (П. М. Мажуга, докт. дисс., АН УССР, 1962).

Функциональные основы внешнего строения рыбы (Ю. Г. Алеев, Изд-во АН СССР, 1963).

Итоги исследований отдела эволюционной морфологии отражены также в моих обобщающих статьях:

Научное наследие А. Н. Северцова и вопросы современной эволюционной морфологии (Арх. АГЭ, 41, 11, 1961).

Принципы филогенетического изменения органов и их значение для выяснения физиологических преобразований органов и систем (Зоол. журн., 49, 12, 1961).

Некоторые актуальные вопросы современного учения о строении и функции органов движения и опоры (Изв. на Ин-та по морфол., кн. 4, София, 1961).

A forming influence of the type of support on structure and function of the limbs of mammals» (XVI Internat. Congr. Zoology Proceedings, 2, Washington, 1963).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Матвеев Б. С. 1966. Значение теоретического наследия А. Н. Северцова в современной биологии. Зоол. журн., 45, 9.
- Bolk S., Goppert E., Kalliur E., Lubosch W. 1938. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
- Severtzow A. 1931. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.
- Sedgwick I. 1910. The influence of Darwin on the study of animal Embriology (Darwin and modern science).
- Slijper E. J. 1936. Die Cetaceen Vergleichend Anatomisch und Systematisch.

В. Г. Касьяненко