



ДЕФОРЖ

Ганна Володимирівна
доцент кафедри біології
Кіровоградського державного
педагогічного університету
імені Володимира Винниченка

ЗНАЧЕННЯ НАУКОВОЇ СПАДЩИНИ КИЇВСЬКИХ ЕВОЛЮЦІЙНИХ МОРФОЛОГІВ ДЛЯ РОЗВИТКУ СУЧАСНОЇ ПАЛЕОЗООЛОГІЇ

У статті досліджується вплив наукової спадщини київських еволюційних морфологів на розвиток сучасної палеозоології.

В статье исследуется влияние научного наследия киевских эволюционных морфологов на развитие современной палеозоологии.

In the article, is investigated the influence of scientific heritage of the Kyiv evolutionary morphologists for development of modern palaeozoology.

В процесі розвитку еволюційного вчення Ч. Дарвіна значну роль відіграли видатні еволюційні морфологи другої половини XIX століття. Провідне місце серед них належить братам В.О. та О.О. Ковалевським і І.І. Мечникову. Вони здійснили феноменальне морфологічне обґрунтування еволюційного процесу в палеонтології (В.О. Ковалевський), в порівняльній ембріології (О.О. Ковалевський), в порівняльній ембріології і патології (І.І. Мечников). В Західній Європі в морфології хребетних тварин післядарвінівський період ознаменувався розквітом філогенетичного напрямку завдяки успішному застосуванню запропонованого Е. Геккелем методу потрійного паралелізму (порівняльна анатомія, ембріологія та палеонтологія). З цим періодом зв'язані класичні дослідження Геккеля, Гекслі, Гегенбауера, К. і М. Фюрбрінгерів, Відерсгейма, Осборна та інших, науковими працями яких багато було зроблено для створення і розвитку основних філогенетичних теорій.

Однак в кінці XIX ст., у зв'язку із розвитком капіталізму, розпочалася криза в біології. Це проявилось, в першу чергу, у поході проти дарвінізму, проти матеріалістичного розуміння походження життя на Землі і прогресивного розвитку тваринного і рослинного світів. В цей час з'явилася різко виражена тенденція з боку біологів-ідеалістів, які надумали заперечити історичний метод в біології. Так звані неодарвіністи запропонували теорію ідіоплазми (Негелі, 1888 р.) і зародкової плазми (Вейсман, 1892 р.), в яких організм розглядався без залежності від зовнішнього середовища, із самовиникаючими, саморегулюючими і самовдосконалюючими системами. Низка ідеалістичних концепцій була висунута також в морфології (Томпсон, Неф та ін.). Всім цим реформаторам, які перебували на ідеалістичних позиціях, необхідно було протиставити нові наукові факти, нові методи і теоретичні узагальнення. В морфології розгорнулася гостра боротьба між прибічниками автогенезу і ектогенезу при вирішенні кардинальних питань, які торкалися змісту і причин еволюційних морфологічних перетворень, питань взаємовідносин між організмом і навколишнім середовищем, між формою (будовою) і функцією. Саме в цей період із глибоко обґрунтованим захистом дарвінізму виступили корифеї природознавства і медицини К.А.Тімірязєв, І.П. Павлов, М.О. Мензбір та багато інших.

Серед видатних вітчизняних зоологів-еволюціоністів кінця XIX- початку XX століть особливе місце належить О.М. Северцову та його київській школі, яка дала багато вартісних морфологічних доказів і теоретичних узагальнень, які обумовлюють теорію еволюції Ч. Дарвіна. Від першого російського порівняльного анатома Я.О. Борзенкова через М.О. Мензбіра до О.М. Северцова – такий славетний шлях розвитку вітчизняної порівняльної анатомії в кінці XIX – початку XX століть.

О.М. Северцов увійшов в історію зоології та морфології відкриттями, які отримали широке визнання у світовій науці. Ним вирішені такі важливі питання порівняльної анатомії, як метамерія голови і ембріогенез черепа, походження покривних кісток черепа і шкірних лусок, походження кінцівок наземних

хребетних з примітивного багатопроменевого плавника і зроблено низку інших відкриттів в ділянці порівняльної анатомії і порівняльної ембріології. Ним вперше у науку уведено поняття про концентрацію в онтогенезі кінцівок, яка веде до зникнення примітивної метамерії скелету, м'язів і нервів; встановлено важливий факт міграції м'язів поясу кінцівок, з відповідним поділом їх на первинні і вторинні; вчений навів докази каудального зміщення скелету грудної кінцівки у предків плазунів; висловив низку інших вартісних положень, які морфологічно обумовлюють філогенію хребетних. Як приклад, наведемо слова видатного анатома XIX століття К. Фюрбрінгера, який написав їх у збірнику, присвяченому К. Гегенбауеру: «Дослідження О.М. Северцова дало для вирішення питання про потиличну метамерію більше, ніж усі дослідження над селяхіями». Тут йде мова про магістерську дисертацію О.М. Северцова «О развитии затылочной области низших позвоночных» (1895 р.) [1].

Розпочавши з окремих філогенетичних побудов, О.М. Северцов завершив їх еволюційними узагальненнями, створив нове родовідне дерево хордових і висунув нові теорії походження органів і систем тіла (еволюція вісцерального апарату і зябрових судин, парних плавників риб, поясів і вільних кінцівок наземних хребетних тощо). О.М. Северцов правильно вважав, що шлях морфологічних досліджень є найкоротшим шляхом до розкриття закономірностей еволюції. Новий, северцовський напрямок в еволюційній морфології відрізняється від філогенетичного напрямку саме тим, що питання філогенії тварин є для нього не цілком порівняльно-морфологічних досліджень, а лише засобом для встановлення загальних закономірностей еволюції.

Головне, чому О.М. Северцов присвятив більшу частину свого життя, це розробка вчення про роль ембріональних змін в процесі еволюції, викладеного в його капітальній праці «Морфологические закономерности эволюции» (1931 р., 1939 р.) [2]. Провідна ідея цієї книги, яка узагальнила все вартісне, що було зроблено в цьому відношенні у Західній Європі і в колишньому СРСР – це з'ясування способів і шляхів історичних змін різних органів в процесі пристосувальної еволюції тварин і встановлення загальних закономірностей

цих змін. В цій праці О.М. Северцов здійснив синтез досягнень порівняльної анатомії, палеонтології і порівняльної ембріології для своїх еволюційних побудов.

О.М. Северцов рішуче виступив проти автогенетичного принципу в еволюції, вважаючи, що всі організми пристосовані до середовища, що їх оточує. При цьому він розглядав навколишнє середовище як суму всіх умов, що мають біологічне відношення до тварин, або сукупність факторів, зміна яких може викликати як морфологічні, так і фізіологічні зміни.

На думку О.М. Северцова, еволюція, взята в цілому, є пристосувальним процесом, в результаті якого змінюється будова не тільки органів, що безпосередньо зв'язані з новими специфічними умовами середовища (наприклад, риучі, лазаючі, плаваючі рухи тварин і відповідна перебудова їх кінцівок), але і всього організму, що розвивається. Єдиним, на його погляд, джерелом філогенетичних змін, які відбуваються в організмі, є оточуюче середовище. Без прийняття цього принципу, писав О.М. Северцов, ми абсолютно не в змозі пояснити собі відповідності між організмом і середовищем, тобто явища присмокування.

Якщо Ч. Дарвін жалівся на недооцінку функції з боку систематиків, на ігнорування натуралістами його часу фізіологічного значення морфологічних ознак, то О.М. Северцов переконливо показав, яких результатів може досягти філогенетик, розкриваючи шляхи і закономірності біологічно важливих для прогресивної еволюції змін взаємовідносин між організмом і оточуючими його умовами, між будовою його органів і їх функцій. При цьому він пояснив морфологічні зміни органу удосконаленням його функції, перевага якої у нього не викликала сумніву. Особливе значення при оцінці прогресивної еволюції він надавав аналізу філетичних кореляцій, які він називав координаціями.

Проявляючи надлишкову терпимість до поглядів неodarвіністів на спадковість, О.М. Северцов в той же час по ходу своїх досліджень як морфолог не міг не бачити фактів, які на кожному кроці свідчили про формуючий вплив на організм середовища в процесі еволюції. Таким же чином висловлюється

О.М. Северцов і про історію перетворення корисних звичок на постійні ознаки на прикладі розвитку паразитизму. Тут звучить переконливе визнання безпосереднього і адекватного впливу середовища на організм в філогенезі, а не пасивного пристосування за принципом сортувального добору “неодарвіністів”.

Відомо, що положення Ч. Дарвіна про перетворення функції в процесі видоутворення знайшло в подальшому найбільш яскравий розвиток в працях В.О. Ковалевського, результати еволюційно-морфологічних досліджень якого в ділянці створеної ним еволюційної палеонтології були так високо оцінені Ч. Дарвіном. За кордоном ці ідеї розвивали А. Дорн (зміна функцій), М. Клейненберг (субституція органів) і Л. Плате (розширення функцій і інтенсифікація функцій). До встановлених ними чотирьох принципів еволюції О.М. Северцов додав ще вісім нових принципів або типів філогенетичних змін органів. Аналіз цих принципів і напрямків еволюційного процесу отримав своє висвітлення в розробленій О.М. Северцовим морфобіологічній теорії еволюції. Цією теорією встановлюється відмінність між поняттями біологічного і морфологічного прогресу і даються шляхи здійснення біологічного прогресу. Серед цих шляхів особливої уваги заслуговують ароморфози як найбільш великі і універсальні якісні зміни в будові організму, які піднімають енергію життєдіяльності організму і організацію тварин на більш високий щабель і відбуваються переважно в органах тварин (наприклад, інтенсифікація функцій органів кровообігу, дихання, живлення).

Згідно з другою теорією О.М. Северцова – теорією філембріогенезу, в якій він об'єднав і розвинув також висловлювання інших авторів (Ф. Мюллер, Седжвик, Неф, Гарстанг, Франц, де Бір, Наук та ін.), спадкові зміни будови органів тварин, які порушують течію історичного розвитку і змінюють будову дорослих особин, проявляються в ембріональному розвитку. При цьому він розумів цю залежність не однобоко, як Гарстранг (1922 р.), який стверджував, що онтогенез творить філогенез, а вважав, що філогенез – це сукупність онтогенезів генетичного ряду поколінь і всіх тих спадкових перетворень, які відбуваються на різних етапах індивідуального розвитку тварин в ряді

поколінь.

Однак О.М. Северцов як автор цієї теорії вважав її далекою від досконалості, характеризуючи її лише як перше наближення до теорії способів еволюції, розробка якої, на його думку, може бути найбільш успішно здійснена тільки шляхом сумісних досліджень палеозоологів, екологів, генетиків, морфологів і фізіологів. Основне положення теорії філембріогенезу каже, що філогенетичні зміни будови органів дорослих тварин обумовлені зміною їх онтогенезу. Хоча тут ще немає чіткого уявлення про онто- і філогенез в їх єдності і взаємообумовленості («Этюды по теории эволюции», 1912 р.), однак, пізніше (1931 р.) ми зустрічаємо і більш широке розуміння взаємовідносин між ними. Це стосується, перш за все, висловленої ним думки про пластичність організації тварин в їх індивідуальному і філогенетичному розвитку, згідно якої на будь-якій стадії онтогенезу будь-яка морфологічна ознака дорослих тварин може змінюватися в позитивному або негативному напрямках.

Для більш глибокого розуміння еволюції органів і систем, для аналізу характеру співвідношень між будовою і функцією дуже цінним є розроблене О.М. Северцовим вчення про мультифункціональність органів або про поліморфізм функцій. Згідно цього вчення в основі усіх окремих типів філогенетичних змін органів лежить множинність їх функцій як основна властивість організму. Одна з функцій (головна) використовується дуже часто, інша (другорядна) – більш або менш рідше. Однак в процесі еволюції із змінами умов існування тварин одна з другорядних функцій може прийняти на себе роль головної, а головна стати другорядною. Ця теорія полегшує розуміння тих складних перетворень будови і функції органів, яких вони зазнають в процесі еволюції під впливом посилення або послаблення головної функції при взаємовідносинах між організмом і середовищем, що змінюються історично.

Зрозуміло, що мультифункціональність, як висхідний стан примітивних тканин і органів, є джерелом подальшої диференціації структур і функцій при ускладненні будови організму і нарощування, в процесі еволюції, складності

його відповідних реакцій. Прикладами можуть бути: суміщення в одній системі у примітивних форм функцій живлення, дихання і виділення, або тільки живлення і дихання; диференціація судинної системи на артеріовенозну і лімфатичну; переважання то однієї, то іншої функції в гомологічних органах різних хребетних (наприклад, в м'язах).

Великого значення надавав О.М. Северцов еволюції функцій і встановленню її зв'язку з морфологічними змінами. При цьому кожне таке морфологічне перетворення він розцінював як спосіб розвитку або активної функції, або пасивного пристосування в напрямку, корисному для всього організму. Розвиток взаємовідносин між формою (будовою) і функцією у зв'язку із змінами у зовнішньому середовищі і в характері пристосувань до нього найбільш переконливо показано у відомих дослідженнях автора про походження парних кінцівок чотириногих. Особливо добре послідовну стадію цих пристосувань пояснює висунутий ним принцип фіксації фаз. Аналізуючи будову кінцівок, зокрема кисті і стопи, він дійшов висновку, що в процесі філогенезу часто спостерігається явище, коли функції якогось складного органу складаються з окремих фаз, що повторюються послідовно. Таку зміну він виявив при вивченні ходіння наземних хребетних тварин, у яких в процесі еволюції відбувається інтенсифікація рухової функції, що забезпечує перехід від примітивного напівповзання, напівходіння – до ходіння і бігу. При цьому він дійшов висновку, що перехідні фази звичайного стопоходіння, тобто послідовний перехід від опори на всю стопу до опори на пальці і потім на кінцеві фаланги, перетворюються, як би фіксуючись, на постійні ознаки нащадків (тобто на пальцеходіння або на фалангоходіння).

Вартісними для розуміння еволюційних перетворень органів і систем, для аналізу напрямків еволюційного процесу є і інші ознаки еволюції, встановлені О.М. Северцовим і його учнями, так само як і вченими Західної Європи дані яких узагальнені автором в його «Морфологических закономерностях эволюции».

Для подальшого розвитку еволюційних ідей О.М. Северцова в морфології і

обґрунтуванні його теоретичних положень багато було зроблено його учнями: С.М. Боголюбським, В.В. Васнецовим, М.М. Вос-кобойниковим, Б.О. Домбровським, С.Г. Крижанівським, Б.С. Матвеевим, Д.М. Федотовим, І.І. Шмальгаузенем та іншими. Ними накопичений великий матеріал з аналізу перетворень будови і функції різних органів і систем тварин в онто- і філогенезі. Багато в чому вони пішли далі, розширивши методику досліджень, створивши власні оригінальні напрями. Отримала подальший розвиток проблема мінливості і пристосованості, вивчені морфо-функціональні перетворення зябрового апарату круглоротих і риб (М.М. Воскобойников і його учні); зроблено ряд відкриттів в галузі еволюційної і експериментальної ембріології (І.І. Шмальгаузен і його учні); створена і розроблена екологічна ембріологія риб і встановлені еколоморфологічні закономірності їх розвитку (С.Г. Крижановський і його учні); розроблені проблеми ембріоадаптації та еволюції онтогенезу шляхом вивчення близьких форм у схожих і різних умовах середовища, а також розкриті нові закономірності історичного становлення виду (Б.С. Матвеев і його учні); вивчені питання періодизації індивідуального розвитку у зв'язку з екологічними факторами (В.В. Васнецов, Г.О. Шмідт, Б.С. Матвеев); питання перетворення функцій на окремих етапах онтогенезу і морфо-функціональні перетворення органів дихання і руху в онтогенезі риб (Б.С. Матвеев); досліджена пластичність і реактивність організму на зародкових стадіях розвитку (Г.О. Шмідт); висунуто і розвинуто важливе положення про позичання матеріалу одним органом у іншого при редукції останнього (І.І. Шмальгаузен); розшифровані еволюційні перетворення вентральної тулубової мускулатури (респіраторні м'язи і черевний прес) наземних хребетних (Б.О. Домбровський та його учні).

Особливий інтерес у світлі даних питань займає І.І. Шмальгаузен [3]. Київський період діяльності І.І. Шмальгаузена багатий науковими відкриттями і блискучими теоретичними узагальненнями. В цей період у центрі уваги І.І. Шмальгаузена та його учнів (Б.І. Балінський, В.В. Брунст, Г.І. Шпет, М.І. Драгомиров, Н.П. Бордиловська та ін.) – організм як ціле в його

індивідуальному розвитку. На противагу думці, що завданням морфолога є проблема диференціювання, а фізіолога – проблема інтеграції, І.І. Шмальгаузен переконливо показав, що одним з найважливіших завдань морфології є розробка проблеми цілісності організму і вивчення інтегруючих факторів його розвитку в онто- і філогенезі. На глибокий аналіз факторів, що зв'язують разом формоутворення органів в ембріогенезі наземних хребетних, і були спрямовані зусилля лабораторії механіки розвитку.

В процесі порівняльно-ембріологічних і експериментальних досліджень особлива увага була звернена на координацію тканин і органів при онто- і філогенетичних перетвореннях, тобто на вирішення проблеми, яка представляє величезне теоретичне і практичне значення. Ідеалістичним концепціям (віталізму, холізму та ін.) і просто містичним уявленням про цілісність організму (О. Неф, К. Беурлен, Г. Дріш та ін.), а також «метабіологію» А. Мейера, яку І.І. Шмальгаузен обґрунтовано називав як «фашистську різновидність метафізики». І.І. Шмальгаузен і його учні протиставили суворий науковий аналіз інтегрованих факторів в ембріогенезі та визначили їх роль в розвитку організму як цілого. По ходу цих досліджень було не тільки підтверджено положення про тісний взаємозв'язок клітин і тканин на всіх стадіях розвитку, але і встановлено, що втручанням експериментатора може бути викликана формоутворююча реакція. Так, в досліді Б.І. Балінського була викликана індукція кінцівок у боковій ділянці тіла зародка тритона після пересадки туди слухового міхура або нюхового мішка. Це було блискучим підтвердженням теорії бокової складки походження парних кінцівок хребетних.

Особливу цінність представляють дослідження І.І. Шмальгаузена і його співробітників (Г.І. Шпет, Н.П. Бордзиловська) з проблеми росту тварин. В результаті розробки цієї проблеми І.І. Шмальгаузенем було встановлено «Закон параболічного росту», який висвітлював одну з найважливіших закономірностей індивідуального розвитку і росту як хребетних, так і безхребетних тварин. Вивчаючи фактори росту, які визначають розміри тіла птахів, І.І. Шмальгаузен дійшов висновку про особливе значення фактору маси

в їх ембріогенезі. При цьому було встановлено відмінність в темпі і тривалості процесу росту між величиною тіла як ознакою статі (або раси) і величиною тіла як видовою або родовою ознакою.

Значення еволюційної морфології полягає, в першу чергу, в тому, що філогенетичні побудови завжди базувалися на даних морфологічних дисциплін: палеонтології, порівняльної анатомії, ембріології. Дані порівняльної анатомії найбільш багаті. Але при вивченні порівняльних родів сучасних форм можливі різні, інколи навіть протилежні трактування філогенетичного розвитку. Тому самі по собі порівняльно-анатомічні дослідження для вирішення філогенетичних проблем недостатні. Для цих цілей найбільшу вартість представляють палеонтологічні матеріали. Однак одних палеонтологічних даних для філогенетичних побудов недостатньо.

Вивчення ембріонального і постембріонального розвитку дає переконливі ілюстрації того, як з малодиференційованої субстанції розвивається складний диференційований організм. Але і дані ембріології недостатні для з'ясування філогенетичних відносин. Загальновідомо, що розвиток різних структур в онтогенезі буває ускладнений личинковими пристосуваннями, пов'язаними з реальними умовами розвитку кожної даної форми організму.

Еволюційну морфологію розвивало багато вчених-зоологів, учнів О.М. Северцова [4]. Його найперший учень М.М. Воскобойников – засновник функціональної морфології, академік І.І. Шмальгаузен синтезував підходи еволюційної морфології і дані механіки розвитку та генетики. І.І. Шмальгаузен та його учні, фактично, завершили формування сучасної еволюційної морфології. Морфологічна тріада, як тепер з'ясувалося, недостатня для вирішення філогенетичних проблем. Дослідження функцій, фізіологічні праці вносять корективи у схему морфологів. Наприклад, М.М. Воскобойников експериментально довів, що зябровий апарат костистих риб працює за принципом не нагнітаючого, як раніше вважали, а всмоктуючого насоса. Це змінило уявлення про еволюційні перетворення дихального апарату риб. Лабільність і оберненість фізіологічних процесів визначає те, що дані

досліджень фізіологів хоча і служать важливою підмогою при фізіологічних побудовах, самі по собі недостатні для уявлень про хід еволюції тієї або іншої групи.

Нині уявлення про філогенетичні відношення організмів різних таксонів під натиском нових даних і положень змінюються. Прикладом цього може служити питання про виникнення багатоклітинності у тварин, яку детально розробив О.В. Іванов. Тому філогенетичні дослідження ще далеко не завершені. І будуються вони, в першу чергу, на морфологічних матеріалах. Але і в наші дні для еволюційних морфологів не менший інтерес, ніж відновлення філогенезу тих чи інших груп тварин, має питання про напрямок швидкості і закономірності еволюційного процесу, про фактори, які його визначають, і про причини спрямованості еволюції багатьох груп організмів. Слід зазначити, що І.І. Шмальгаузен зробив у цьому відношенні перші кроки.

Суттєве значення мають уявлення, вироблені еволюціоністами на базі морфологічних досліджень, і для розуміння процесів, що протікають в біосфері, оскільки формування біоценозів, біогеоценозів, біосфери в цілому підпорядковується тим самим законам природного добору, яким підпорядковується і еволюційний процес.

Разом з цим їх сучасна постановка вимагає різнобічних досліджень на всіх рівнях структурної організації з участю морфологічних дисциплін і палеонтологічних напрямків досліджень. Це, в свою чергу, обумовлює необхідність широкого розуміння еволюційної морфології як науки про морфологічні закономірності еволюційного процесу. Таке розуміння передбачає синтез не тільки морфологічних напрямків форм, що досліджуються, будову, функціонування структур та їх розвиток, але і передбачає зв'язки морфології із суміжними областями знання, в першу чергу з палеозоологією, генетикою, філогенетикою, біологією розвитку, фізіологією і екологією.

Сучасна еволюційна морфологія повинна сприйматися як активна учасниця нового еволюційного синтезу в біології [5]. Здійснення такого синтезу

для морфологів можливе на базі розвитку філембріологічної стратегії, накресленої О.М. Северцовим ще в Києві і діалектично продовженою І.І. Шмальгаузенем на генній основі і уявленні про цілісність організмів в онто- і філогенезі. Стратегія І.І. Шмальгаузена опирається на діалектично-матеріалістичне уявлення про цілісність органічного світу, його циклічність та ієрархічність рівнів, що репрезентують його організацію. Таке уявлення передбачає об'єднання в морфології різних рівнів структурної організації і розгляд цілісного організму, з одного боку, як результат єдності онто- і філогенезу, а з другого – в якості одиниці цілісності живої природи. До завдань еволюційної морфології при такому підході входить з'ясування характеру морфо-функціональних, морфологічних та палеонтологічних факторів еволюції.

Список використаної літератури

1. *Северцов А. Н.* Развитие затылочной области позвоночных в связи с вопросом о метамерии головы / А. Н. Северцов // Учен. зап. Моск. ун-та ; Отд. естеств-историческое. – М., 1895. – Вып. 11. – 95 с.
2. *Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции / А. Н. Северцов. – М. ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.
3. *Мирзоян Э. Н.* Иван Иванович Шмальгаузен : К 100-летию со дня рождения / Э. Н. Мирзоян // Вопросы истории естествознания и техники. – 1984. – № 4. – С. 103–111.
4. *Северцова Л. Б.* А. Н. Северцов : биограф. очерк / Л. Б. Северцова. – М. ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1946. – 369 с.
5. *Мирзоян Э. Н.* Сравнительная анатомия и эволюционная морфология животных / Э. Н. Мирзоян // Развитие биологии в СССР. – М. : Наука, 1967. – С. 373–388.