

Помелова Мария Александровна

**РАЗВИТИЕ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ
В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ XX ВЕКА**

07.00.10 – история науки и техники (биологические науки)

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва – 2012 г.

Работа выполнена в Центре истории социокультурных проблем науки и техники
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института истории
естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Музрукова Елена Борисовна

Официальные оппоненты: **Большакова Галина Борисовна,**
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение «Научно-исследовательский институт
морфологии человека»
Российской академии медицинских наук,
заведующая лабораторией роста и развития

Ульянкина Татьяна Ивановна,
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт истории
естествознания и техники им. С.И. Вавилова
Российской академии наук, главный
научный сотрудник Сектора социологии науки

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«Московский государственный
университет имени М.В.Ломоносова»

Защита диссертации состоится 22 мая 2012 г. в 11.00 часов на заседании
Диссертационного совета Д 002.051.02. в ФГБУН Институте истории естествознания и
техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук по адресу: 117485, Москва, ул.
Обручева, д. 30 а, корпус В, комн. 109.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН Института истории
естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук (комн. 109).

*Отзывы в 2-х экземплярах, заверенные печатью учреждения, просим направлять ученому
секретарю диссертационного совета по адресу: 109012, Москва, Старопанский пер., д.
1/5; e-mail: fando@mail.ru; тел./факс: (495) 988–22–80.*

Автореферат разослан « 19 » апреля 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Фандо Роман Алексеевич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Появление исторического анализа любого научного направления является свидетельством его внутренней зрелости, необходимости осмыслить как пройденный им путь, так и его современное состояние. В конце XIX в. в эмбриологии произошла смена парадигмы исследований. За этапом накопления фактов, их описания, сравнения и обобщения последовал период, в ходе которого был поставлен вопрос о *причинах индивидуального развития*, началось формирование экспериментальной эмбриологии. Задача диссертационного исследования состоит в том, чтобы показать, как это произошло, описать этапы формирования дисциплины, проанализировать деятельность ведущих отечественных эмбриологов и оценить значение их работ на фоне мирового уровня развития экспериментальной эмбриологии. В настоящее время исследование причин онтогенеза переросло рамки собственно эмбриологии, став предметом более широкой области знания — биологии развития, одного из важнейших разделов современной биологии. Многие не решенные до сих пор проблемы биологии развития были поставлены несколько десятилетий назад. Историко-научный анализ исследований механизмов эмбриогенеза первой половины XX в. может быть полезен для решения этих проблем на современном этапе развития биологической науки.

Степень разработанности проблемы. Формирование экспериментальной эмбриологии связано, прежде всего, с именами В. Ру, Г. Дриша и Г. Шпемана. Материалы, касающиеся их научной деятельности, рассмотрены Л.Я. Бляхером в монографии «Очерк истории морфологии животных» (Бляхер, 1962) и в коллективном труде «История биологии. С начала XX века до наших дней» (История биологии, 1975). Становление механики развития и роль в этом процессе В. Ру и Г. Дриша исследованы Р. Моцеком (Моцек, 1974).

История экспериментальной эмбриологии, ее роль в формировании биологии развития подробно проанализированы Е.Б. Музруковой (Баглай (Музрукова), 1979; Музрукова, 1988б; 2002). Она же исследовала научную деятельность В. Ру и показала, что именно он первым разработал и обосновал методику применения каузального эксперимента к изучению эмбриогенеза (Музрукова, 1988а).

Новый этап развития эмбриологии в 20-х гг. XX в. связан с исследованиями школы Г. Шпемана (Вейс, 1936; Шмидт, 1934; 1936а; Токин, 1949). История изучения эмбриональной индукции, а также исследования, проведенные в этой области до 60-х гг. XX в., проанализированы представителями Хельсинкской группы эмбриологов (Саксен, Тойвонен, 1963). Кроме того, обзор исследований отдельных зарубежных ученых приведен в ряде работ, посвященных конкретным проблемам экспериментальной эмбриологии (Бляхер, Воронцова, Лиознер, 1935; Полежаев, 1944а; б).

Первые экспериментальные исследования в отечественной эмбриологии были связаны с изучением причин возникновения уродств и процесса регенерации. В начале XX в. подобные

работы проводились в Зоотомическом кабинете Санкт-Петербургского университета и Особой зоологической лаборатории при Академии Наук. Организация и деятельность этих учреждений рассмотрены в трудах отечественных историков науки (Бляхер, 1963; Гайсинович, 1974; Басаргина, 2008; Фокин, 2005; 2010; 2011).

Дальнейшее развитие экспериментального направления в отечественной биологии связано с именем Н.К. Кольцова и организацией Института экспериментальной биологии (Полынин, 1969; Рокицкий, 1972; Астауров, Рокицкий, 1975; Детлаф, 1988; Бабков, 2000; Россиянов, 2001). Исследование творческого пути ученика Н.К. Кольцова — М.М. Завадовского проведено О.П. Белозеровым (Белозеров, 2008; 2009). Достижения отечественных ученых в области экспериментальной эмбриологии после Октябрьской революции рассмотрены в обобщающем труде «Развитие биологии в СССР» (Развитие биологии в СССР, 1967).

Возникновение отечественной школы экспериментальной эмбриологии связано с именем Д.П. Филатова. Отдельные факты его биографии и научной деятельности представлены в статьях его учеников (Полежаев, 1946; Детлаф, 1976; 1977; Попов, 1977; Крушинский, 1977). Некоторые аспекты его экспериментальных и теоретических работ рассмотрены в трудах историков науки (Мирзоян, 1974; 1997; Баглай (Музрукова), 1979). В дальнейшем идеи Д.П. Филатова получили развитие в исследованиях его последователей, краткие данные о которых имеются в некрологах и юбилейных сообщениях (Голиченков, Мелехова и др., 1976; Голиченков, 2000; Васецкий, Гончаров, Шмальгаузен, 2003; Васецкий, Гончаров, 2007).

Исследования в области экспериментальной эмбриологии проводили также преемники И.И. Шмальгаузена — Б.И. Балинский и Н.И. Драгомиров. Наиболее плодотворным следует считать киевский этап их творческого пути, характеристика которого приведена в очерках О.И. Шмальгаузен и О.Я. Пилипчука (Шмальгаузен, 1988; Пилипчук, 2007). Жизни и научной деятельности Б.И. Балинского посвящены статьи, изданные к 100-летию со дня его рождения (Корж, 2005; Сальга, 2005).

С механикой развития были тесно связаны первые в СССР работы по регенерации, которые достаточно подробно освещены в историческом очерке «Регенерационные процессы и их изучение в СССР» (Лиюзнер, Бабаева, Маркелова, 1990). Историографическое значение имеют статьи мемуарного характера (Залкинд, 1957; Аспиз, 2000; 2001; Бабаева, 2001), посвященные отдельным советским исследователям, разрабатывавшим проблему восстановления органов.

Подводя итог историографического анализа, следует сделать вывод, что хотя история отечественной экспериментальной эмбриологии получила определенное отражение в историко-научных работах, она до сих пор остается недостаточно изученной. В перечисленных выше работах преобладает рассмотрение отдельных проблем и этапов развития этой области биологии. Однако общее представление о ее истории отсутствует. Таким образом, степень разработанности проблемы свидетельствует о необходимости проведения специального исследования,

посвященного становлению и развитию отечественной экспериментальной эмбриологии в первой половине XX в.

Хронологические рамки исследования. Диссертационное исследование охватывает первую половину XX в. — период наиболее интенсивного развития отечественной экспериментальной эмбриологии. Хронологически его начало можно отнести к публикации в 1916 г. в «Русском зоологическом журнале» работы Д.П. Филатова, в которой рассмотрено применение хирургического воздействия на процесс органобразования с целью установления его закономерностей (Филатов, 1916). Работы Д.П. Филатова положили начало планомерным отечественным исследованиям по механике развития (труды Б.И. Балинского, Т.А. Детлаф, Н.И. Драгомирова, Л.В. Полежаева, В.В. Попова и др.). Исследования по экспериментальной эмбриологии, успешно проводившиеся в 1920–1940-е гг., были практически прекращены после сессии ВАСХНИЛ 1948 г. и возобновлены в конце 1950-х гг. В это время происходит становление биологии развития — дисциплины, сформировавшейся на стыке биохимии, цитологии, генетики, эмбриологии и экспериментальной эмбриологии. Исследования по механике развития стали одной из предпосылок, способствовавших синтезу этих ранее обособленных дисциплин. Корректный анализ проблемы предполагает рассмотрение ее предыстории.

Цель исследования: создать обобщающую работу по истории отечественной экспериментальной эмбриологии, в которой с единых позиций проанализирован и систематизирован фактический материал, рассмотрена роль ученых и научных организаций в формировании и развитии отечественной экспериментальной эмбриологии и становлении биологии развития; продемонстрировать специфику отечественных исследований в области экспериментальной эмбриологии. Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи:**

- исследовать архивные и опубликованные материалы; сформировать целостное представление об истории и развитии отечественной экспериментальной эмбриологии;
- выявить характерные черты отечественной экспериментальной эмбриологии;
- провести историко-научный анализ жизни и деятельности Д.П. Филатова;
- оценить вклад отечественных ученых и научных организаций в изучение механизмов эмбриогенеза;
- разработать периодизацию истории экспериментальной эмбриологии в нашей стране;
- проанализировать дисциплинарную структуру отечественной экспериментальной эмбриологии.

Источниковая база. Основными источниками информации служили:

- материалы Архива МГУ имени М.В.Ломоносова (Архив МГУ, ф. 1), Архива Российской академии наук (РАН, фф. 351, 356, 382, 411, 570, 669, 1504), Центрального исторического архива

Москвы (ЦИАМ, ф. 418), касающиеся биографий и исследовательской деятельности ученых, а также организационной структуры научных учреждений, в которых они работали;

- обобщающие труды по истории биологии;
- работы по истории научных учреждений;

• обзорные статьи по теоретическим и практическим проблемам экспериментальной эмбриологии, опубликованные в основных биологических журналах («Архив анатомии, гистологии и эмбриологии», «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины», «Зоологический журнал», «Журнал экспериментальной биологии» / «Биологический журнал» / «Журнал общей биологии», «Труды государственного научно-исследовательского института экспериментального морфогенеза», «Ученые записки Ленинградского государственного университета (Серия биологических наук)», «Успехи современной биологии», «Доклады АН СССР», «Известия АН СССР» (Серия биологическая), «Природа», «Онтогенез»);

• опубликованные биографические материалы исследователей, работавших в области экспериментальной эмбриологии.

Методология исследования основана на традиционных методах историко-научного анализа: систематизации, обобщении, сравнении, анализе научных трудов ученых, обработке архивных материалов и применении сравнительно-исторического метода для исследования генезиса экспериментальной эмбриологии в нашей стране.

Научная новизна исследования. Впервые в историко-научной литературе предпринята попытка всесторонне изучить становление, формирование и развитие отечественной экспериментальной эмбриологии. В работе впервые введены в научный оборот архивные материалы, отражающие создание и деятельность Лаборатории экспериментальной морфологии при Государственном Тимирязевском научно-исследовательском институте (руководитель В.М. Данчакова) и Лаборатории механики развития живых организмов при АН СССР (руководитель Ю.Ю. Шаксель). Приводятся ранее неизвестные биографические сведения о Б.И. Балинском и Н.И. Драгомирове. Впервые проведен наиболее полный анализ жизненного пути и научной деятельности Д.П. Филатова. Дана широкая панорама исследований отечественных эмбриологов, основанная на историко-научном анализе их работ.

Основные положения, выносимые на защиту:

• Особенностью становления экспериментальной эмбриологии в нашей стране было использование методов механики развития для изучения процессов регенерации, а также применение эволюционного подхода к исследованию онтогенеза.

• Основателем отечественной школы экспериментальной эмбриологии является Д.П. Филатов, создавший сравнительно-морфологическое направление в механике развития и подготовивший плеяду учеников, многие из которых стали признанными специалистами в области экспериментальной эмбриологии (Т.А. Детлаф, Г.В. Лопашов, Л.В. Полежаев, В.В. Попов и др.).

- Работы Д.П. Филатова, И.И. Шмальгаузена, П.П. Иванова, Л.Я. Бляхера и др. позволили уже в 30–40-е гг. XX в. вывести отечественную экспериментальную эмбриологию на мировой уровень.

- Разработана периодизация истории отечественной экспериментальной эмбриологии и определены основные области исследований, которыми эта дисциплина была представлена в СССР в первой половине XX века.

Практическая значимость. Материалы диссертации представляют интерес как для историков науки, так и для специалистов различных областей биологии, интересующихся ее историей. Результаты работы могут быть использованы при чтении курсов по истории биологии, составлении учебных и методических пособий, написании историко-научных работ, подготовке к сдаче кандидатских экзаменов.

Апробация работы. Результаты диссертационного исследования были доложены на XI Нижегородской сессии молодых ученых (Нижний Новгород, 2004), на конференциях и семинарах Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (Москва, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011), на Международной конференции «Российско-украинские связи в естествознании и технике» (Москва, 2011).

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 190 страницах, состоит из оглавления, введения, четырех глав, заключения, выводов, списка литературы, насчитывающего более 600 источников.

Основное содержание работы

Во **Введении** обоснована актуальность темы диссертации, сформулированы цель и задачи исследования, определены его хронологические рамки, рассмотрена степень разработанности проблемы, охарактеризованы методы исследования, обоснованы научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

Глава 1. Формирование экспериментальной эмбриологии (конец XIX — начало XX века)

В первой главе рассмотрены исторические предпосылки формирования механики развития и первые попытки объяснения причин индивидуального развития.

1.1. Истоки экспериментальной эмбриологии: от сравнительно-описательной эмбриологии к экспериментально-аналитической эмбриологии

Благодаря работам К.Ф. Вольфа (1733–1794), Х. Пандера (1794–1865), К.М. Бэра (1792–1876) и др. к концу XIX в. описательная эмбриология накопила достаточно точные и подробные сведения о том, как совершается развитие отдельных видов организмов. На основе эволюционного учения сформировалась сравнительно-эволюционная эмбриология, фундамент которой заложили работы А.О. Ковалевского (1840–1901) и И.И. Мечникова (1845–1916).

Постепенное накопление данных о структурных преобразованиях, которые претерпевает зародыш в процессе индивидуального развития, подготовило почву для возникновения экспериментально-аналитического направления. Хотя о причинах развития организма размышляли еще К.Ф. Вольф и К.М. Бэр (Детлаф, 1953; Гайсинович, 1961; Райков, 1961), истоки становления аналитического направления следует искать в работах анатома и эмбриолога В. Гиса (1831–1904), который одним из первых стал активно внедрять в науку о зародышевом развитии методы физики и химии (Детлаф, 1953; Hiss, 1874).

1.2. Предпосылки формирования механики развития.

Исследовательские программы В. Ру и Г. Дриша

В силу исторически сложившихся условий, именно в Германии в конце XIX в. произошло становление экспериментальной эмбриологии (механики развития). Важную роль в развитии биологии в конце XIX в. сыграли философские концепции позитивизма и механистического материализма, определившие развитие физико-химического направления исследований и представлений о всеобщей причинной связи явлений (Музрукова, 1988б).

Одним из первых попытку вмешательства в ход эмбрионального развития с целью анализа его причин предпринял В. Ру (1850–1924), признанный основоположник экспериментальной (каузальной) эмбриологии. По его мнению, механизмы и факторы, определяющие эмбриогенез, можно было выявить путем установления причинно-следственных связей между развитием отдельных частей зародыша при помощи метода каузально-аналитического эксперимента. По совету Р. Гейденгайна (1834–1927), для названия нового направления В. Ру выбрал термин «механика развития», который передавал его отношение к процессу онтогенеза и обращал внимание на метод исследования — причинный (каузальный) анализ (Баглай (Музрукова), 1979). Хронологическим началом механики развития можно считать публикацию классической работы В. Ру (Roux, 1888).

Ряд авторов использовал для этой дисциплины другие названия: физиология развития (К. Вольф, Г. Дриш, П.Г. Светлов), физиологическая морфология (Ж. Лёб), экспериментальная эмбриология (Дж.С. Гексли, Г.Р. де Бер, Д.П. Филатов, Л.Я. Бляхер, Б.П. Токин), экспериментальная морфология (Ю.А. Филипченко, К.А. Тимирязев).

В 1895 г. В. Ру основал специальный журнал «Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Organ der gesamten kausalen Morphologie» («Архив механики развития организмов. Орган общей каузальной морфологии»), ставший организационным и идейно-научным центром нового направления (Музрукова, 1988а).

От механистического взгляда на формообразовательные процессы попытался отойти Г. Дриш (1867–1941), сформулировав концепцию целостности развивающегося организма. Стремясь определить природу фактора, направляющего развитие, Г. Дриш принял аристотелевское понятие энтелехии, вложив в него иное содержание. Энтелехия, по Г. Дришу,

выступала в роли направляющего, витального и иррационального фактора, который из однородной яичевой плазмы строит сложнейшие структуры зародыша (Дриш, 1915). Проанализировав открытую им *эмбриональную регуляцию* зародыша (развитие целого из части), ученый заключил, что проспективная потенция («проспективная способность») частей в развивающемся зародыше шире их проспективного значения (действительного значения), в онтогенезе судьба частей организма не predetermined изначально (Дриш, 1915). Это обобщение стало теоретической основой разнообразных экспериментальных воздействий на организм зародыша, выявляющих эти потенции, и послужило основанием для изменения направления развития в практических целях.

1.3. Разработка проблем механики развития школой Г. Шпемана

Следующий этап развития экспериментальной эмбриологии связан с открытием явления *эмбриональной индукции* и концепцией *организатора* (работы Г. Шпемана и его учеников). Согласно представлениям Г. Шпемана (1869–1941) и его последователей, источником детерминации (закрепления способности эмбрионального материала развиваться в определенном направлении) является влияние (индукция) одной части зародыша (организатора) на другую, а эмбриогенез можно представить как цепочку последовательных индукций в ответ на действие организаторов (Spemann, 1938).

Главной задачей механики развития в этот период было исследование механизма индукции, а изучение детерминации стало ее центральной проблемой. Пытаясь раскрыть сущность организатора, исследовательские группы, объединившие эмбриологов и биохимиков, начали активную работу по поиску и определению природы веществ, вызывающих индуцирующее действие (Бауцман, Гольтфрегер и др., 1933; Шпеман, Фишер и др., 1933; Гольтфрегер, 1934; Уоддингтон, 1947).

Результаты дальнейших исследований показали, что механическое представление о причинности не позволяет объяснить процессы формообразования и создать обобщающую теорию развития организмов (Гаррисон, 1934; Бляхер и др., 1935; Светлов, 1935). В то время как большинство исследователей продолжало придерживаться каузально-аналитической теории В. Ру, отечественные эмбриологи искали новые подходы к изучению особенностей онтогенеза.

Глава 2. Становление отечественных экспериментально-морфологических исследований

Во второй главе рассмотрены первые этапы развития экспериментально-морфологических исследований, охарактеризованы взгляды М.М. Завадовского и Н.К. Кольцова на некоторые проблемы экспериментальной эмбриологии. Описана деятельность первых научно-исследовательских лабораторий, целью создания которых было изучение механизмов онтогенеза.

2.1. Первые отечественные экспериментальные исследования онтогенеза

Первоначально экспериментальное направление в отечественной эмбриологии было представлено единичными исследованиями, связанными с изучением причин возникновения уродств и процесса регенерации (Шимкевич, 1906; Развитие биологии в СССР, 1967). Хотя эти эксперименты не привели к важным теоретическим обобщениям, благодаря им был накоплен интересный фактический материал по искусственному нарушению нормального хода онтогенеза.

В начале XX в. экспериментальные исследования проводили студенты и молодые ученые в Зоотомическом кабинете Санкт-Петербургского университета и сотрудники Особой зоологической лаборатории при Академии Наук, организованной в 1893 г. по инициативе А.О. Ковалевского (Басаргина, 2008; Фокин, 2005; 2010).

Традиция эволюционного подхода, развитая в работах И.И. Мечникова и А.О. Ковалевского, была продолжена в исследованиях ряда русских ученых. Представление о том, что регенерация, подобно эмбриогенезу, является, в некоторой степени, отражением хода эволюции и может быть использована для эволюционных обобщений, наиболее полно было аргументировано в работах К.Н. Давыдова (1877–1960) и П.П. Иванова (1878–1942).

Первые экспериментально-морфологические работы К.Н. Давыдова были посвящены изучению функции выделительных органов. Впоследствии он перешел к экспериментальному исследованию морфогенеза на примере повторного органообразования при регенерации, подробно изученной им у немертины *Lineus lacteus* (Давыдов, 1915). Размышляя над теоретическими проблемами биологии, К.Н. Давыдов подверг критике механистическую тенденцию в эмбриологии, рассматривая направленный характер восстановления целого, «как выражение активности всего организма, действующего творчески подобно единому индивидуальному целому» (Бляхер, 1980. С. 246).

П.П. Иванов исследовал процессы регенерации и развития у кольчатых червей и членистоногих, став признанным специалистом в области эволюционной и экспериментальной эмбриологии. Обобщив полученные результаты, П.П. Иванов разработал теорию гетерономной (двойственной) метамерии, которая до настоящего времени остается одним из крупнейших достижений отечественной морфологии (Иванов, 1937; 1944). Исследовав образование зачатков осевых органов в гастрале амфибий, он заключил, что фактическим организатором является не верхняя губа бластопора, а взаимодействие клеток друг с другом (физиологический контакт) (Иванов, 1939). По мнению П.П. Иванова, только синтез различных направлений биологии, основанный на систематизации полученных фактов и широком применении сравнительного метода, без которого невозможно построение теории развития, мог помочь пониманию закономерностей онтогенеза (Иванов, 1944). Эти суждения П.П. Иванова имеют много общего со взглядами Д.П. Филатова, обосновавшего применение сравнительного метода в

экспериментальной эмбриологии (Филатов, 1939а, б). До настоящего времени сохраняет значимость положение П.П. Иванова об «установках развития», которые заключаются в приобретении развивающимся зародышем свойств, обеспечивающих развитие эмбриона на определенной стадии онтогенеза и переход на следующую (Иванов, 1937). П.П. Иванов также ввел понятие преждевременной дифференцировки, под которой он понимал начало специализированного функционирования некоторых клеток на ранних этапах эмбриогенеза, что обеспечивает возможность дальнейшего развития зародыша (Иванов, 1937). Впоследствии идеи П.П. Иванова были развиты в работах отечественных и зарубежных исследователей (П.Г. Светлова, В.Н. Беклемишева, Б.Н. Шванвича, К. Хешелера, Л. Стермера и др.) (Развитие биологии в СССР, 1967).

В Лаборатории экспериментальной зоологии и морфологии животных¹ начал свои исследования ученик П.П. Иванова — П.Г. Светлов (1892–1976). Его первые работы по экспериментальной эмбриологии касались изучения проницаемости оболочек яйцеклеток форели и влияния на их развитие осмотического давления (Светлов, 1928б). Впоследствии он изучал восстановление хвоста и хвостовой почки у аксолотля на разных стадиях эмбрионального и личиночного развития (Светлов, 1934), регенерацию регенератов хвоста у аксолотля (Светлов, 1935а), а также влияние факторов, угнетающих развитие хвостового отдела тела у некоторых земноводных (Светлов, 1937). Результаты этих исследований явились предпосылкой к последующей разработке теории критических периодов развития (Светлов, Корсакова, 1954; Светлов, 1959; 1960).

В 1947 г. П.Г. Светлов закончил и сдал в печать рукопись «Основы механики развития». В силу не зависящих от автора причин после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. готовый набор книги был рассыпан. Ее удалось издать только в 1978 г., уже после смерти П.Г. Светлова (Светлов, 1978). По П.Г. Светлову, развитие организма представляет собой реактивный процесс, состоящий из цепи физиологических реакций, в каждой из которых можно различить раздражитель и реагирующую систему, основным принципом развития является зависимое развитие, основывающееся на коррелятивной связи между частями развивающегося организма (Светлов, 1978).

2.2. Исследования М.М. Завадовского и обобщения Н.К. Кольцова

Следующий этап становления отечественной экспериментальной биологии связан с именем Н.К. Кольцова и созданием Института экспериментальной биологии. В некоторой степени его прообразом была лаборатория экспериментальной зоологии, организованная в 1913 г. при

¹ После смерти А.О. Ковалевского Особую зоологическую лабораторию возглавил ученик И.И. Мечникова — В.В. Заленский (1847–1918). После революции, с 1921 по 1931 г., директором лаборатории стал Н.В. Насонов (1855–1939), по инициативе которого она была реорганизована в Лабораторию экспериментальной зоологии и морфологии животных (Гайсинович, 1974).

Народном университете им. А.Л. Шанявского. В этой лаборатории Н.К. Кольцов воспитал старшее поколение своих учеников, одним из которых был М.М. Завадовский (1891–1957).

Применив каузальный анализ к развитию половых признаков животных, М.М. Завадовский пришел к выводу, что «многообразные с первого взгляда формообразовательные процессы ... можно свести к относительно немногим действующим агентам» (Завадовский, 1928. С. 166). Пытаясь решить проблему наследования признака и его проявления, М.М. Завадовский сформулировал теорию, согласно которой железы внутренней секреции являются формообразующими органами, «выделяющими в кровь специфические секреты, которые удобно назвать морфогормонами, ибо при их участии развиваются признаки» (Завадовский, 1928. С. 148). Представление о морфогормонах можно рассмотреть как попытку обосновать причинную связь между определенной группой веществ и морфологическими изменениями в постэмбриональном периоде, что является частью химического подхода к изучению индукции. Результаты проведенных исследований стали основой разработанного М.М. Завадовским направления — динамики развития, задачей которой было причинное изучение развития живого организма с момента рождения и до смерти (Завадовский, 1934). Характерной чертой этого учения, в отличие от классической механики развития, было исследование физиологических аспектов развития. Идеи динамики развития стали основой курса экспериментальной биологии, который М.М. Завадовский читал в 1-м МГУ (Завадовский, 1934).

Некоторые вопросы экспериментальной эмбриологии были изучены и Н.К. Кольцовым. Его первая печатная работа «Значение хрящевых центров при развитии таза наземных позвоночных» (1894) была посвящена органогенезу. В предисловии к книге «Организация клетки» Н.К. Кольцов отметил, что эту тему он разработал с точки зрения начавшей развиваться и незнакомой ему тогда науки — механики развития (Кольцов, 1936). В 1930-х гг. Н.К. Кольцов вновь обратился к эмбриологии в статьях «Генетика и физиология развития» (1934) и «Роль гена в физиологии развития» (1935). В обеих публикациях Н.К. Кольцов рассмотрел индивидуальное развитие как комплексную проблему, исследование которой не должно замыкаться только в рамках экспериментальной эмбриологии, а использовать методы цитологии, генетики и биохимии.

Детально разбирая процесс развития зародыша с точки зрения физиологии развития и генетики, Н.К. Кольцов предложил в качестве фактора, определяющего его организацию, применить понятие «электрическое силовое поле», «ориентированное согласно общему плану строения овоцита, но детализирующее и закрепляющее этот план» (Кольцов, 1936. С. 549). В образовании «силового поля» участвуют нервные и гормональные воздействия, обеспечивающие целостность организма высших животных и обладающие определенными градиентами распространения (Кольцов, 1936. С. 561). По Н.К. Кольцову, организатор Г. Шпемана — это «комплекс центров силового поля гастрюлы», оказывающий доминирующее влияние на дальнейшее развитие в течение определенного периода (Кольцов, 1936. С. 560).

Анализируя понятия детерминации и индукции, Н.К. Кольцов подчеркивал, что судьба каждого бластомера, каждого зародышевого листка и зачатка зависит от двух моментов: от особенностей его химического состава и структуры и места положения данного зачатка в силовом поле². Пересадка частей развивающегося организма ведет к воздействию нового силового поля на трансплантат (Кольцов, 1936).

Направление научных исследований, заданное Н.К. Кольцовым, в дальнейшем успешно развивалось его учениками и коллегами. В Институте экспериментальной биологии Д.П. Филатов начал проводить первые исследования по механике развития.

2.3. Изучение онтогенеза в лабораториях, руководимых В.М. Данчаковой и Ю.Ю. Шакселем

Рассматривая первые отечественные экспериментальные исследования в области эмбриологии, следует также отметить работы, выполненные под руководством В.М. Данчаковой (1877–1950) и Ю.Ю. Шакселя (1887–1943).

В 1926 г. при непосредственном участии В.М. Данчаковой была создана Лаборатория экспериментальной морфологии при Государственном Тимирязевском научно-исследовательском институте (АРАН. Ф. 356. Оп. 1. Д. 62. Л. 33). Как врача по специальности, В.М. Данчакову интересовал спектр влияния, в пределах которого человек способен воздействовать на развивающийся организм. Основные направления работы лаборатории включали: определение факторов развития и дифференцировки различных тканей, специфической дифференцировки для одних органов и поливалентности для других (АРАН. Ф. 356. Оп. 1. Д. 62. Л. 61). В лаборатории проводили изучение особенностей полового пути и половых циклов, природы генеративной клетки, ее способности к развитию и дифференцировке. Посредством эксперимента В.М. Данчакова пыталась доказать «непрерывность зачаткового пути или наличие непрерывной линии клеток, которая связывает половую клетку с первичными зачатковыми» (Данчакова, 1932. С. 142). В ее взглядах также можно заметить евгенические идеи: «...только охрана будущих поколений получит особо острые формы на основе новых данных о происхождении, развитии и размножении зачатковых клеток, с тех пор как в массах распространится убеждение сугубой ответственности за здоровую смену... Делом биологии будет выявить ту сферу влияния, в которой человек сможет активно воздействовать и направлять будущее развитие этой смены» (Данчакова, 1932. С. 143). В 1931 г. Лаборатория экспериментального морфогенеза постановлением Совнаркома РСФСР была реорганизована в Научно-исследовательский Институт экспериментального морфогенеза Наркомпроса РСФСР, главной задачей которого было

² Одной из наиболее полно разработанных полевых концепций морфогенеза первой половины XX в. была теория биологического поля А.Г. Гурвича; ее основой является представление автора о дистантных векторных взаимодействиях между клетками зародыша (Гурвич, 1944; 1991; Белоусов, 1971). Исследования А.Г. Гурвича сыграли важную роль в становлении теоретической биологии, одной из главных задач которой является создание единой концепции организации живой материи (Бауэр, 2001).

всестороннее изучение закономерностей индивидуального развития животных (Университеты и научные учреждения, 1935).

Лабораторией механики развития живых организмов при Академии Наук СССР руководил Ю. Шаксель, эмигрировавший из Германии после прихода к власти нацистов (Шаксель, 1933). Отклонив предложения из Парижа, Стамбула и Швейцарии, с октября 1933 г. по приглашению Президиума АН СССР он начал работать в биологической группе АН СССР, а в феврале 1935 г. возглавил Лабораторию механики развития живых организмов (АРАН. Ф. 382. Оп. 1. Д. 25. Л. 39; Д. 3а. Л. 1). В апреле 1935 г. Ю. Шаксель принял советское подданство (АРАН. Ф. 382. Оп. 1. Д. 25. Л. 39). Из Германии он привез современное оборудование и обширную библиотеку, что позволило ему достаточно быстро организовать деятельность лаборатории, главной задачей которой стала разработка проблемы детерминации на основе анализа закономерностей индивидуального развития животных. В лаборатории проводили работы, посвященные исследованию морфофизиологических особенностей регенерации амфибий и млекопитающих (Д.Е. Рывкина, А.Р. Стриганова); изучали регенерацию оперения птиц и процессы перообразования (А.А. Войткевич) (АРАН. Ф. 382. Оп. 1. Д. 17. Л. 4). Теоретическое значение этих работ состояло в выяснении механизмов детерминации процессов регенерации.

На данном этапе эмбриологические исследования были тесно связаны с медико-биологическими, что вполне закономерно, так как они в той или иной степени отражали формирование междисциплинарного подхода к изучению механизмов индивидуального развития.

Глава 3. Д.П. Филатов — основатель отечественной школы экспериментальной эмбриологии

В третьей главе предпринята попытка историко-научного анализа жизни и творчества Д.П. Филатова, экспериментальные исследования и теоретические воззрения которого способствовали формированию современных представлений о механизмах эмбриогенеза.

3.1. Детство, годы учебы и первые научные работы Д.П. Филатова

История российской эмбриологии — яркий пример самобытности русских учёных. Одним из таких ученых является Дмитрий Петрович Филатов (1876–1943) — создатель сравнительно-морфологического направления в механике развития и основатель отечественной школы экспериментальной эмбриологии.

Д.П. Филатов родился 1 февраля (12 февраля по н. ст.) 1876 г. в селе Теплый Стан Курмышского уезда Симбирской губернии (в настоящее время с. Сеченово Нижегородской обл.) (ЦИАМ. Ф. 418. Оп. 309. Д. 947. Л. 28). Отец Д.П. Филатова, Пётр Михайлович Филатов, был военным, мать — крепостная крестьянка Акулина, в будущем — помещица Клавдия Васильевна Филатова (Попов, 1977). Родственниками Д.П. Филатова были: Н.Ф. Филатов (1847–1902), В.П. Филатов (1875–1956), Б.М. Житков (1872–1943), А.Н. Крылов (1863–1945), А.М. Ляпунов

(1857–1918), Б.М. Ляпунов (1862–1943). Впоследствии с Филатовыми породнились Капицы и Сперанские (Попов, 1977).

Окончив в 1894 г. Нижегородский дворянский институт, в августе этого же года Д.П. Филатов поступил на юридический факультет Императорского Санкт-Петербургского университета, но через год перевёлся на естественное отделение физико-математического факультета Императорского Московского университета (ЦИАМ. Ф. 418. Оп. 309. Д. 947. Л. 8). В декабре 1896 г. из-за участия в студенческих волнениях Дмитрий был выслан из Москвы и исключен из университета (Там же. Л. 21). Помог ему И.М. Сеченов, написавший за него поручительство; 22 января 1897 г. Д.П. Филатова восстановили в университете (Там же. Л. 25). Закончив обучение по кафедре сравнительной анатомии, руководимой М.А. Мензбиром (1855–1935) и выдержав экзамены в физико-математической испытательной комиссии 31 мая 1900 г., Д.П. Филатов получил диплом первой степени (Там же. Л. 5). В июле 1900 г. он поступил на медицинский факультет Московского университета, куда его приняли на третий курс, однако обучения он не закончил и ушел с четвертого курса для того, чтобы продолжить научную работу в области эмбриологии, которую начал еще студентом-естественником (Там же. Л. 9). В 1902 г. Д.П. Филатов был зачислен сверхштатным сотрудником в Институт сравнительной анатомии при Московском университете и проработал в нем до 1906 г. В этот период опубликованы его работы по исследованию выделительной системы амфибий (Филатов, 1905), по развитию зачатков хрящевого черепа некоторых позвоночных (Filatoff, 1906) и по особенностям метамерии головы черепахи (1907) (Filatow, 1907). В 1907 г. Д.П. Филатов уехал в Германию, где пробыл около года, занимаясь сравнительной эмбриологией в лаборатории при Анатомическом институте (Гейдельберг) и изучая гистологию в Мюнхене. Познакомился ли Д.П. Филатов в этот период с работами по механике развития, неизвестно. В конце 1907 г. Д.П. Филатов поступил ассистентом по зоологии в Московский сельскохозяйственный институт, где и проработал с перерывами до 1919 г. В 1910-х гг. Д.П. Филатов принял участие в зоологических экспедициях на полуостров Ямал (1908), Кавказ (1909–1910, 1911), Командорские острова (1913–1914). Собранные в ходе экспедиций материалы позволили расширить представления о биологии зубра, котика и ряда других животных, определить область их распространения, выявить причины гибели и разработать мероприятия по сохранению численности. В конце 1914 г. Д.П. Филатов получил степень магистра зоологии (ЦИАМ. Ф. 418. Оп. 93. Д. 510-Т. II. Л. 11).

Таким образом, достаточно длительный этап творческого пути Д.П. Филатова (1900–1916) посвящен исследованиям по описательной морфологии животных. Увлечение ученого экспериментальной эмбриологией появилось позже, когда Д.П. Филатов задумался о причинной стороне органогенеза, следствием чего стал переход от сравнительно-описательных работ к исследованиям по механике развития. В первом экспериментальном исследовании Д.П. Филатов установил явление зависимого формообразования при развитии уха (Филатов, 1916).

Эта пионерская в отечественной биологии работа знаменовала рождение экспериментальной эмбриологии в нашей стране.

3.2. Становление отечественной школы экспериментальной эмбриологии

В 1919 г. Д.П. Филатов получил звание приват-доцента Московского университета и возобновил работу в Институте сравнительной анатомии Московского университета (1919–1922). К экспериментальной работе Д.П. Филатов вернулся после длительной командировки на Аральское море (1920–1922), целью которой было изучение биологии и промыслового значения отдельных видов рыб (Филатов, 1925). Данные, полученные в ходе этой экспедиции, были важны для последующего изучения динамики и сохранения биоценоза этого природного бассейна. В 1922–1924 гг. он был старшим научным сотрудником гидробиологической станции на озере Глубоком (Полежаев, 1946). В 1924 г. Н.К. Кольцов пригласил Д.П. Филатова в Институт экспериментальной биологии, в котором Д.П. Филатов возглавил отдел механики развития и руководил им до конца жизни. В первые годы деятельности отдела (1924–1930) он был единственным его сотрудником, пока в 1930 г. в отдел не была зачислена Н.А. Мануйлова (АРАН. Ф. 570. Оп. 1. Д. 34. Л. 7). С 1933 г. в отделе начали работать Г.В. Лопашов, А.А. Малиновский, Л.В. Полежаев, Г.А. Шмидт, Т.А. Детлаф, М.Н. Гостеева и А.М. Щербакова, с 1936 г. — Б.Л. Астауров, Т.А. Беднякова, И.В. Дубенский, а с 1937 г. — А.Г. Лапчинский (Детлаф, 1988; Попов, 1977). Именно с этого времени начинает формироваться отечественная школа экспериментальной эмбриологии. Основными задачами отдела было исследование дифференцировки клеток и свойств следующих пар закладок: нервной закладки и закладки хордомезодермы, глаза и хрусталика, слухового пузырька и скелетогенной мезенхимы. Параллельно, с 1931 г. по 1941 г., Д.П. Филатов руководил лабораторией по механике развития эмбриональных стадий (отделение механики эмбрионального развития) в Научно-исследовательском институте экспериментального морфогенеза Наркомпроса РСФСР, где с конца 1930-х гг. работали Н.А. Мануйлова, В.В. Попов, М.Н. Кислов и Г.Н. Чеснокова (Попов, 1977). В отделении изучали природу организатора, возрастные изменения детерминирующей способности глазной чаши и линзообразующего эпителия. Со временем учениками Д.П. Филатова стали Р.А. Борсук, Р.И. Коган, Ф.Н. Кучерова, Н.И. Лазарев, Д.А. Потемкина, О.А. Сидоров, А.П. Шеина. С 1934 г. Д.П. Филатов читал лекции по экспериментальной эмбриологии для аспирантов и сотрудников биологического факультета МГУ (Голиченков, 2000). Одновременно, с 1937 г. по 1938 г. он заведовал лабораторией механики развития Всесоюзного института экспериментальной медицины (Попов, 1977).

В этот период деятельности Д.П. Филатов выполнил серию исследований по механике развития глаза, в частности, по определению особенностей индукции линзы глазным зачатком (Филатов, 1924; 1925б; Filatow, 1925а, б; 1926; Филатов, 1934в; 1937а). В отличие от зарубежных исследователей, Д.П. Филатов связал принципы механики развития с эволюционной теорией,

установил параллели между зависимым развитием и естественным отбором (Филатов, 1925в). Впоследствии проблема развития глаза, имеющая большое практическое и теоретическое значение, была разработана учениками Д.П. Филатова.

Не менее важны эксперименты Д.П. Филатова по развитию конечности (Filatow, 1927; 1928; 1930; 1932; Филатов, 1931; 1934а). Особое место в этой серии исследований занимает работа (Филатов, 1931), в которой автору удалось показать, что искусственное увеличение объема почки конечности ускоряет ее дифференцировку, в то время как с зачатком глаза подобного не происходит. В последней экспериментальной работе Д.П. Филатов, развивая свои представления об эволюции формообразовательных аппаратов, изучил особенности формообразования опорных нитей у испанского тритона (*Pleurodeles waltli*) (Филатов, 1943а).

Подводя итог рассмотренным выше исследованиям, отметим, что Д.П. Филатов с помощью учеников и сотрудников провел сравнительно-морфологическое изучение однотипных органогенезов разных групп животных и разных органогенезов одного вида, что позволило связать данные механики развития с эволюционным учением и сделать ряд теоретических обобщений о закономерностях онтогенеза. Полученные данные имели большое медико-биологическое значение, в частности, для изучения процессов регенерации.

3.3. Теоретические обобщения Д.П. Филатова и создание им сравнительно-морфологического направления в механике развития

Следующий этап научной деятельности Д.П. Филатова связан с теоретическими исследованиями и созданием сравнительно-морфологического направления в механике развития — одним из самых известных научных достижений Д.П. Филатова (Филатов, 1937; 1939; 1941; 1943).

Одной из важнейших задач механики развития Д.П. Филатов считал изучение соотношения отдельных детерминационных процессов, которое должно было привести к выяснению связей, координирующих эти процессы, и представлению о них как о целостной системе. В статье, посвященной анализу детерминационных процессов в онтогенезе и их значению для механики развития (Филатов, 1934б), Д.П. Филатов предложил «определить детерминационный процесс ... как такое воздействие одних частей развивающегося организма на другие его части, благодаря которому последние, при наличии определенных условий, проходят часть пути своего развития» (Филатов, 1934б. С. 441). В отдельной статье Д.П. Филатов рассмотрел значение эксперимента для морфологической характеристики органов и установления их гомологии (Филатов, 1937б). Результаты практических исследований и теоретических обобщений позволили Д.П. Филатову создать сравнительно-морфологическое направление в механике развития (Филатов, 1939а, б). Д.П. Филатов указывал на то, что «...сравнительно-морфологическим это направление может быть названо потому, что в ... исследованиях изучение результатов опыта велось исключительно по изменению морфологических признаков» (Филатов, 1939а. С. 3). В качестве объекта

исследования был выделен формообразовательный аппарат, «представляющий систему явлений, возникающих со стороны источника формативного действия и со стороны источника формообразовательной реакции, действующий в определенный момент развития и приводящий к некоторой дифференцировке или в виде обособленной закладки органа, или в виде изменения значительных частей зародыша, подготавливающих их к образованию определенных комплексов органов» (Филатов, 1939а. С. 26). Таким формообразовательным аппаратом является, например, зачаток глазной чаши и соприкасающийся с ней эпителий, взаимодействие которых приводит к образованию хрусталика глаза.

Применив сравнительный метод исследования для изучения процессов формообразования у представителей различных групп животных и на разных стадиях развития в пределах одного вида, Д.П. Филатов пришел к следующим выводам: формативное влияние детерминирует в определенные моменты развития процесс дифференцировки отдельных частей зародыша, конечный результат формообразования складывается по частям, орган в онтогенезе обособляется постепенно (Филатов, 1939а). Сравнительный метод позволял исследовать не только настоящее, но прошлое и будущее формообразовательных аппаратов, создавая возможность выявить их изменчивость и проследить эволюцию закономерностей органогенезов. Основные положения сравнительно-морфологического направления были изложены Д.П. Филатовым в курсе лекций, прочитанных им в 1936 г. сотрудникам Института экспериментального морфогенеза Наркомпроса.

В сентябре 1940 г., благодаря стараниям Д.П. Филатова и его учеников, была организована первая самостоятельная кафедра эмбриологии на биологическом факультете МГУ (Архив МГУ. Ф. 1. Оп. 10. Ед. хр. 1). Научной и учебной базой кафедры стал Институт экспериментального морфогенеза, который с 1937 г. был включен в систему биологического факультета МГУ (Архив МГУ. Ф. 1. Оп. МГУ. Ед. хр. 21). Во время войны биологический факультет был эвакуирован сначала в Ашхабад, а затем в Свердловск. В Москве проходили занятия по эмбриологии с оставшимися студентами на временно объединенной кафедре гистологии и эмбриологии, руководил этой кафедрой В.В. Попов (1903–1975) (Архив кафедры эмбриологии МГУ).

В начале Великой Отечественной войны Д.П. Филатов пытался записаться в ополчение, но ему отказали по причине непризывного возраста (Крушинский, 1977). В этот период жизни Д.П. Филатова интересовали теоретические вопросы биологии, лежащие в области пограничной с психологией и социологией. После его смерти была обнаружена рукопись «Норма поведения или мораль будущего с естественноисторической точки зрения», датированная 1940-м годом. Она была подготовлена к печати Б.Л. Астауровым (1904–1974) и опубликована в 1974 г. (Филатов, 1974). Основная мысль этой работы заключается в том, что среди разнообразия человеческих характеров, с их прямо противоположным отношением к людям и к жизни, выделяется особый, альтруистический, тип людей. Особенности характера людей данного типа, их духовная сила и

преимущества объясняются отсутствием у них эгоистического начала, которое Д.П. Филатов связывал со страхом смерти (Филатов, 1974).

Дмитрий Петрович Филатов умер 18 января 1943 г. по пути в МГУ на доклад А.Г. Гурвича (Архив кафедры эмбриологии МГУ). Урна с прахом Д.П. Филатова покоится в колумбарии Новодевичьего монастыря.

Глава 4. У истоков биологии развития.

Исследования механизмов эмбриогенеза в 1940–1960-е годы

4.1. Разработка проблем механики развития учениками И.И. Шмальгаузена

Исследования в области экспериментальной эмбриологии также проводили ученики И.И. Шмальгаузена (1884–1963). Наиболее плодотворным с точки зрения работ по механике развития является киевский этап творческого пути И.И. Шмальгаузена и его учеников.

Под руководством И.И. Шмальгаузена в Киеве началась систематическая разработка общебиологических проблем. При его непосредственном участии в 1922 г. была создана кафедра экспериментальной зоологии при Всеукраинской Академии Наук (ВУАН). В 1930 г. она вошла в состав Научно-исследовательского Института зоологии и биологии АН УССР в качестве Лаборатории экспериментальной морфологии. В 1935 г. в связи с выделением самостоятельного отдела генетики лаборатория была переименована в Лабораторию механики развития. Директором Института зоологии и биологии до начала Великой Отечественной войны был И.И. Шмальгаузен (Махотин, Шмальгаузен, 1974). Первые исследования кафедры, а затем и института были посвящены изучению зависимости процессов морфогенеза от различных внешних и внутренних условий при регенерации (Шмальгаузен, 1932). Результаты исследований показали наличие характерной связи между процессами роста и дифференцировки. Разработка проблемы дифференциального роста позволила сравнить количественные признаки близких видов животных и сопоставить данные онтогенетических и филогенетических исследований с целью установления новых закономерностей эволюционного процесса. С этой же целью в Лаборатории механики развития проводили исследование индивидуального развития, применяя классические методы экспериментальной эмбриологии. Особое внимание было уделено изучению проблемы детерминации, которая и определила дальнейшее направление работы лаборатории. В качестве основного предмета исследования был выбран морфогенез конечностей и глаза позвоночных животных.

Изучением процессов формообразования при развитии конечности занимался Б.И. Балинский (1905–1997). Его первой работой по механике развития было исследование развития хрящевой капсулы, окружающей лабиринт уха позвоночных (Balinsky, 1925). Пересадка слухового пузырька на боковую сторону зародыша тритона между зачатками передней и задней конечности на стадии до образования жабр привела к формированию на этом участке дополнительной, пятой конечности (Balinsky, 1925). Дальнейшие эксперименты по изучению

индукции конечности показали наличие внутренних формообразовательных потенций организма, которые при нормальном развитии подавляются другими процессами (Балинский, 1930; 1935а; 1936а, б). Значителен вклад Б.И. Балинского в исследование факторов, приводящих к образованию добавочной конечности (Balinsky, 1927; 1929; 1930; Балинский, 1937; 1938б).

Исследования Н.И. Драгомирова (1905–?) были посвящены разработке вопросов органогенной индукции на примере развития глаза позвоночных. Серию своих опытов Н.И. Драгомиров начал с исследования механического воздействия глазного бокала на прилежащую эктодерму, впоследствии он изучил проблему локализации подчиненных частей в закладке (Драгомиров, 1928; Dragomirow, 1929). Им был установлен принцип индукции хрусталика, раскрывший механизм формирования его волокон (Dragomirow, 1929; 1930). Также Н.И. Драгомиров рассмотрел проблему регенерации хрусталика из собственного материала глазного зачатка и выявил возможность образования хрусталика глазным бокалом в отсутствие сетчатки (Драгомиров, 1931; Dragomirow, 1932).

Исследуя процессы формообразования глазного бокала, Н.И. Драгомиров разрабатывал проблему эмбриональной регуляции, связанную с развитием целого из части (Dragomirow, 1933; Драгомиров, 1935). Основное теоретическое значение этих экспериментов заключалось в том, что было показано существование развитой регуляционной способности в таком высокодифференцированном органе, каким является глаз.

Выводы Н.И. Драгомирова о роли индуктора и реагирующего материала в развитии глаза и его частей согласовывались с результатами, полученными Б.И. Балинским при изучении индукции конечности: действие индуктора, как правило, неспецифично, один индуктор может быть заменен другим. Также была выявлена роль реагирующей группы клеток зародыша, которая при определенных условиях способна развиваться путем самодифференцирования, что может привести к образованию нормального органа.

Экспериментально-эмбриологические работы, выполненные в Лаборатории механики развития, показали, что изучение формообразования органов необходимо для более полного понимания процессов морфогенеза, что свидетельствовало о важности дальнейшего исследования закономерностей формообразования.

4.2. Применение отечественными учеными экспериментального подхода к изучению процесса регенерации

С механикой развития были тесно связаны первые этапы изучения проблемы регенерации в СССР, основной целью которых было выявление причин и факторов, ответственных за течение и смену стадий процесса регенерации. В рамках диссертационной работы нами проанализированы исследования коллектива, которым руководил один из первых учеников М.М. Завадовского — Л.Я. Бляхер (1900–1987).

Регенерация привлекла внимание Л.Я. Бляхера как пример формообразовательного процесса, который мог быть использован в качестве модели для изучения закономерностей эмбрионального и постэмбрионального развития животных. В середине 20-х гг. XX в. Л.Я. Бляхер придерживался точки зрения, согласно которой резорбционные процессы при метаморфозе служат стимулом для пролиферации (Бляхер, 1932). По его мнению, опосредующим фактором этого влияния могло быть митогенетическое излучение, исследованию которого был посвящен цикл работ, выполненных им совместно с сотрудниками (Бляхер, 1932; Бляхер, Воронцова и др., 1934; Бляхер, Лиознер, 1934; Бляхер, Чмутова, 1934). Используя классические методы механики развития, Л.Я. Бляхеру и его ученикам удалось дать характеристику процессов регенерации у амфибий, установить зависимость этих процессов от места их локализации и стадии онтогенеза. Ведущими среди учеников и сотрудников Л.Я. Бляхера были М.А. Воронцова (1902–1956) и Л.Д. Лиознер (1909–1979). В 1929–1932 гг. М.А. Воронцова работала на кафедре общей биологии 2-го Московского медицинского института и в Лаборатории механики постэмбрионального развития Института экспериментального морфогенеза (Вопросы репаративной и физиологической регенерации, 1960). Основной целью ее исследований была разработка целостной концепции развития организмов. Изучив работы, задачей которых было установление факторов, определяющих у амфибий начало специфических для метаморфоза изменений органов, М.А. Воронцова и Л.Д. Лиознер указали на невозможность противопоставления одних факторов другим относительно зависимого и автономного дифференцирования (Воронцова, Лиознер, 1934). Более полно Л.Я. Бляхер, М.А. Воронцова и Л.Д. Лиознер проанализировали основные положения учения В. Ру в критической статье «Каузально-аналитический метод в учении об индивидуальном развитии» (Бляхер и др., 1935). Авторы отказались от поисков определяющих и детерминирующих факторов, считая, что для установления закономерностей морфогенеза необходимо учитывать весь комплекс условий развития. По мнению М.А. Воронцовой, вопросы онтогенеза и наследственности должны были рассматриваться в соответствии с общим принципом регуляции. К явлениям регуляции она относила все изменения морфологического и функционального характера, обеспечивающие организму «возможность дальнейшего существования и развития, несмотря на нанесенное ему повреждение» (Воронцова, 1960. С. 206). М.А. Воронцова считала, что процесс развития любой части организма, помещенной в необычное окружение и при различных условиях, является выражением свойства частей дополняться до целого; процесс развития индивидуума — это цепь последовательных регуляционных процессов, из которых каждый предыдущий является необходимым условием наступления последующего (Воронцова, 1960).

С 1949 г. М.А. Воронцова возглавила Лабораторию роста и развития Института экспериментальной биологии АМН СССР и перешла к изучению вопросов злокачественного роста, заживления ран и регенерации органов млекопитающих. Совместно с сотрудниками она

обнаружила регенерацию некоторых органов (наружного уха, печени, почек и др.) млекопитающих и выяснила условия, от которых она зависела (Воронцова, 1949; 1953).

С 1956 г. Лабораторией роста и развития заведовал Л.Д. Лиознер, биография которого свидетельствует не только о его научной эрудиции, но и о большом интересе к исследованиям в области регенерации (Аспиз, 2000). Под его руководством были продолжены работы по исследованию способов регенерации, способствующих оптимальному восстановлению организма, по изучению влияния условий среды на течение репаративных процессов (Лиознер, 1967). Ряд работ был посвящен регенерации внутренних органов, сравнительному анализу регенерационной способности организма, его роста и развития, также была изучена роль гормонального режима, генетических факторов, иммунной системы в процессе регенерации (Лиознер, 1961; Лиознер, Бабаева и др., 1963).

Серия исследований, посвященных регенерации, была проведена под руководством Б.П. Токина (1900–1984) в Отделении механики развития животных организмов Биологического института им. К.А. Тимирязева. Эти исследования включали изучение регенерации на ранних стадиях развития млекопитающих (М.А. Айзупет и М.С. Мицкевич) (Лиознер, Бабаева и др., 1963) и способов восстановления у беспозвоночных животных (Токин, Горбунова, 1934). С 1936 г. Б.П. Токин работал в Томске, а после 1945 г. — в Ленинграде. Совместно с Г.П. Коротковой Б.П. Токин изучил особенности восстановительного морфогенеза разных видов губок (Porifera). Результаты этих работ позволили Б.П. Токину сформулировать положение, согласно которому регенерацией можно называть лишь те процессы, которые приводят к восстановлению поврежденной или удаленной части организма или органа при сохранении относительно неизменными оставшихся его частей. Развитие нового организма или его частей при полной перестройке старой организации или развитие, происходящее за счет отдельных частей тела, а не половых клеток, Б.П. Токин назвал «соматическим эмбриогенезом» (Токин, 1959).

Таким образом, с конца 1940-х гг. для отечественных исследователей характерно пристальное внимание к изучению регуляторных механизмов восстановления и регенерации млекопитающих. Теоретически обосновав и экспериментально доказав, что млекопитающим свойственна регенерационная способность, отечественные авторы разработали важную и до того времени почти не затронутую биологами область регенерационных явлений. Отечественные ученые стремились объединить медицинский и биологический подходы для установления общих закономерностей онтогенеза. Проведенные ими исследования и разработанные теоретические положения, касающиеся механизмов регенерации, заложили основы синтетического направления в изучении закономерностей онтогенеза.

4.3. Исследования отечественных эмбриологов в 1940–1960-е годы

Основными центрами, в которых продолжались исследования по экспериментальной эмбриологии в 1940–1960-е гг., были лаборатория экспериментальной эмбриологии Института

цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР, лаборатория органогенеза в Институте эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова АН СССР и кафедра эмбриологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. После сессии ВАСХНИЛ 1948 г. большинство из этих исследований было прекращено, так как в число «лженаук» попала не только генетика, но и механика развития.

Лаборатория механики развития (после смерти Д.П. Филатова она была переименована в лабораторию экспериментальной эмбриологии) в результате проведенного в 1948 г. объединения Института цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР с Институтом эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова АН СССР вошла в состав образованного на их основе Института морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (Детлаф, 1988). В 1943–1954 гг. лабораторией руководил В.В. Попов, в 1955–1967 гг. — Б.Л. Астауров, в 1947 г. ей было присвоено имя Д.П. Филатова (Материалы к библиографии..., 1972; Детлаф, 1976). С 1944 г. в лаборатории работали Б.Л. Астауров, Т.А. Беднякова, Н.А. Мануйлова, В.Н. Верейская, Г.В. Лопашов, Г.А. Шмидт и др. (Детлаф, 1988).

Основной темой исследований, проводимых в лаборатории, было изучение предложенного В.В. Поповым принципа перехода (трансгрессии) некоторых формативных связей из эмбрионального периода онтогенеза в постэмбриональный и во взрослое состояние (Попов, 1964). Примером подобного процесса может служить развитие хрусталика, строение которого у некоторых животных меняется на протяжении всего онтогенеза. Основным объектом исследования выступал глаз амфибий и млекопитающих (Попов, 1948; 1960; Попов, Беднякова, Беляева, 1951).

В лаборатории органогенеза Института эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова АН СССР эмбриологические исследования продолжали Н.И. Драгомиров, А.С. Гинзбург, Г.П. Горбунова, Т.А. Детлаф, Н.И. Драгомирова.

Н.И. Драгомиров стал руководить этой лабораторией в 1936 г. (АРАН. Ф. 411. Оп. 62. Д. 24. Л. 5). Он выполнил первые исследования по определению условий, от которых зависит нормальное расчленение зачатка глаза на сетчатку и пигментный эпителий (Драгомиров, 1936; 1937; 1938). Последующие работы были посвящены проблеме происхождения формативных реакций (Драгомиров, 1939; 1940; 1941; 1942). С 1946 г. Н.И. Драгомиров пытался установить значение детерминационных процессов в эволюции органов (АРАН. Ф. 411. Оп. 62. Д. 24. Л. 19). В 1950-е гг. он занимался эколого-морфологическими исследованиями (Драгомиров, 1952; 1953; 1957; 1959).

Сотрудники лаборатории разрабатывали проблемы эволюционной теории, изучая пути и закономерности изменений внутренних факторов эмбрионального развития. В послевоенные годы в лаборатории активно развивалось эколого-филогенетическое направление, были выяснены некоторые специфические свойства индукторов, связанные с их различной активностью в разных

систематических группах, найдены видовые различия в темпах дифференцировки и формирования эмбриональных зачатков (Гинзбург, 1946; 1950а, б; Детлаф, 1945а, б; 1956).

В 1943 г. заведующим кафедрой эмбриологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова стал С.И. Кулаев (1896–1944). В 1944–1974 гг. кафедрой эмбриологии руководил ученик Д.П. Филатова В.В. Попов (Архив кафедры эмбриологии МГУ). В послевоенное время основным направлением работы кафедры было изучение морфогенеза органов чувств (в особенности глаз) животных разных систематических групп. Сотрудники кафедры проводили эксперименты по выяснению роли функции и изучению формативных связей в онтогенезе органов; анализировали физиологическое влияние внешних и внутренних раздражений на процессы формообразования; изучали регенерацию сетчатки и ее значение для поддержания нормальной структуры хрусталика; исследовали формативную роль функционального состояния глаза на примерах первичной и вторичной индукции роговицы и хрусталика (Борсук, 1948; Дабагян, 1960; Попов и др., 1960). На основании результатов сравнительно-экологических исследований было установлено, что особенности дифференцировки сетчатки, коррелирующие с различными условиями жизни и поведением взрослых птиц, проявляются, начиная с эмбриональных стадий развития (Попов, Борсук, 1952). Под руководством В.В. Попова проводилось изучение влияния рентгеновских лучей на изменения формативных связей в онтогенезе (Борсук, 1964).

В 50–60-е гг. XX в. начинается новый этап изучения морфогенеза, целью которого было установление роли ядерно-цитоплазматических отношений и межклеточных взаимодействий в процессах детерминации, индукции и дифференцировки. Развитие и применение биохимических методов исследования и методов молекулярной биологии способствовало междисциплинарному синтезу сопредельных биологических дисциплин (цитологии, экспериментальной эмбриологии, генетики, молекулярной биологии, биохимии) и привело к формированию новой области биологической науки — биологии индивидуального развития, раздела биологии, всесторонне изучающего «процессы и движущие силы индивидуального, или онтогенетического, развития организма» (Мицкевич, 1970. С. 356). С середины XX века эта дисциплина стала называться «*биологией развития*» (Лопашов, Хоперская, 1979).

В Заключение подведены итоги исследования и сделаны следующие **выводы**:

1. В диссертации впервые проведен историко-научный анализ обширного фактического материала, отражающего важнейшие направления отечественных исследований по экспериментальной эмбриологии, и сформировано целостное представление о становлении и развитии экспериментальной эмбриологии в нашей стране.
2. Отличительными чертами отечественной экспериментальной эмбриологии являются использование методов механики развития для исследования процессов регенерации,

представление об организме как о целостной системе, а также применение эволюционного подхода к изучению онтогенеза.

3. Институционализация отечественной экспериментальной эмбриологии была связана с созданием ряда научно-исследовательских институтов, лабораторий, кафедр, организацией конференций и съездов, а также с основанием и изданием специализированных научных журналов.

4. Историко-научный анализ показал, что основную роль в формировании отечественной школы экспериментальной эмбриологии сыграли исследования Д.П. Филатова и его учеников.

5. Установлено, что работы Д.П. Филатова, И.И. Шмальгаузена, П.П. Иванова, Л.Я. Бляхера и др. позволили уже в 30–40-е гг. XX в. вывести отечественную экспериментальную эмбриологию на мировой уровень.

6. Разработана периодизация истории отечественной экспериментальной эмбриологии, в которой выделено три периода:

Первый период (с начала 1920-х до середины 1930-х гг.) характеризуется постановкой проблемы исследования и началом ее разработки. Отличительной чертой этого периода было изучение регенерации методами механики развития (К.Н. Давыдов, В.М. Исаев, Н.В. Насонов, П.П. Иванов, Л.В. Полежаев, Л.Я. Бляхер и др.).

Второй период (с середины 1930-х гг. до 1948 г.) характеризуется накоплением фактического материала, что привело к пересмотру понятия детерминации, основой которого на этом этапе стали представления о формообразовательных корреляциях.

Третий период (с 1948 г. до середины 1960-х гг.) характеризуется изменением направлений исследований в связи с итогами сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Завершается этот период появлением синтетического направления исследования онтогенеза — биологии индивидуального развития.

7. Проанализирована дисциплинарная структура отечественной экспериментальной эмбриологии; установлено, что в первой половине XX в. эта наука была представлена в СССР тремя областями исследований: механикой развития эмбриональных стадий зародыша, механикой развития постэмбриональных стадий и изучением регенерации.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

I. Публикации в изданиях, включенных в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, рекомендованных ВАК Министерства образования РФ:

1. Помелова М.А. Из истории отечественной эмбриологии: жизнь и творчество Д.П. Филатова (1876–1943) // Вопросы истории естествознания и техники. – 2009. – № 1. – С. 105–119.

II. Статьи и тезисы докладов:

2. Помелова М.А. Д.П. Филатов, его вклад в развитие эмбриологии в СССР // XI Нижегородская сессия молодых ученых. Естественнонаучные дисциплины. Тезисы докладов. – Н. Новгород: Изд-во Гладкова О.В., 2004. – С. 228–230.

3. Музрукова Е.Б., Помелова М.А. Возникновение экспериментальной эмбриологии в России // История социокультурных проблем науки и техники: Сборник трудов. – М.: ИИЕТ РАН, 2004. – Вып. 3. – С. 114–125.
4. Помелова М.А. Д.П. Филатов — основатель отечественной школы экспериментальной эмбриологии // Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН: Годичная научная конференция, 2005. – М.: Диполь-Т, 2005. – С. 256–259.
5. Помелова М.А. Формирование новых синтетических подходов к изучению эмбриогенеза (30-е гг. XX века) // История социокультурных проблем науки и техники: Сборник трудов. – М.: ИИЕТ РАН, 2006. – Вып. 4. – С. 178–186.
6. Помелова М.А. Проблема целостности онтогенеза в экспериментальной эмбриологии начала XX века // Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН: Годичная научная конференция, 2006. – М.: Диполь-Т, 2006. – С. 195–197.
7. Помелова М.А. Н.К. Кольцов — основоположник отечественной школы экспериментальной биологии // Научные школы в отечественной биологии XX века и их трансформация в условиях социокультурных изменений. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 195–208.
8. Помелова М.А. Экспериментально-морфологические исследования онтогенеза в лабораториях В.М. Данчаковой и Ю.Ю. Шакселя // Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН: Годичная научная конференция, 2008 – М.: ИДЭЛ, 2008. – С. 153–156.
9. Помелова М.А. Женщины в науке: М.А. Воронцова (1902–1956) // Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН: Годичная научная конференция, 2009. – М.: Анонс Медиа, 2009. – С. 155–158.
10. Помелова М.А. Истоки формирования экспериментально-морфологического направления в отечественной эмбриологии // Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН: Годичная научная конференция, 2010. – М.: Янус-К, 2011. – С. 168–171.
11. Помелова М.А. Становление экспериментально-морфологического направления в отечественной эмбриологии // Социокультурные проблемы развития науки и техники: Сборник трудов. – М.: ИИЕТ РАН, 2011. – Вып. 6. – С. 86–96.
12. Помелова М.А. Социокультурные факторы формирования механики развития, как научного направления // Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН: Годичная научная конференция, 2011. – М.: Янус-К, 2011. – С. 194–197.
13. Помелова М.А. Токин Борис Петрович // Московская энциклопедия: Лица Москвы. Диск 4. М., 2011 [Электронное издание].
14. Помелова М.А. Филатов Дмитрий Петрович // Московская энциклопедия: Лица Москвы. Диск 4. М., 2011 [Электронное издание].