

П. 194

ТРУДЫ ЛЕНИНГРАДСКОГО ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

ТОМ 84

ВЫПУСК I

**ВОПРОСЫ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ
МОРФОЛОГИИ
И ФИЛОГЕНИИ ЖИВОТНЫХ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1975

НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ Д.М. ФЕДОТОВА (1888-1972)

В кратком сообщении, конечно, невозможно охватить все стороны чрезвычайно плодотворной научной деятельности Дмитрия Михайловича Федотова, деятельности, которая продолжалась около 60 лет.

Сравнительная морфология, филогенетика, систематика, палеонтология, экспериментальная зоология – вот области, в которых успешно работал Дмитрий Михайлович. Кольчатые черви, членистоногие, иглокожие – для этих морфологически продвинутых, сложных групп животных ученым получены результаты, ставшие классическими. Список печатных трудов Дмитрия Михайловича насчитывает около двух сотен названий, а его фундаментальная монография "Эволюция и филогения беспозвоночных животных" служит настольной книгой для каждого зоолога-эволюциониста. Дмитрий Михайлович неоднократно представлял отечественную науку за рубежом, участвуя в зарубежных командировках и международных конгрессах.

Несмотря на многообразие научных интересов и наряду с выдающейся способностью к комплексному, многоплановому изучению организмов, Дмитрий Михайлович оставался прежде всего морфологом. Это вполне понятно: изучение анатомии и морфологии всегда предшествует любым другим описаниям организмов и составляет необходимый фундамент, на котором базируются физиологический, биохимический, генетический и другие подходы. Что касается эволюционной, сравнительной морфологии, то именно она формирует наши представления о конкретных филогенезах, ибо подавляющая часть эволюционного процесса осталась навсегда недоступной для непосредственного наблюдения и экспериментального исследования, а палеонтологическая летопись весьма неполна. Нужно отметить, что эволюционная морфология, с которой были связаны основные интересы Дмитрия Михайловича, остается наукой глубоко неформальной. Во многих случаях отсутствие четких критериев при проникновении в характер взаимосвязей разных групп организмов должно компенсироваться глубокой научной интуицией, которой в полной мере обладал Дмитрий Михайлович.

Если задаться вопросом об основных факторах, сформировавших Д.М. Федотова как ученого, прежде всего нужно вспомнить о той атмосфере, которая окружала его во время учебы и на начальных этапах самостоятельной работы. Являясь воспитанником Петербургского университета, Дмитрий Михайлович имел среди своих учителей и старших коллег выдающихся ученых, составлявших гордость русской зоологической школы, получившей всемирное признание. В.Т.Шевяков, В.М.Шимкевич, М.Н.Римский-Корсаков, К.Н.Лавыдов, В.А.Догель, П.П.Иванов, Ю.А.Филипченко – все эти исследователи оказывали непосредственное влияние на Дмитрия Михайловича в начале его пути. Среди научной молодежи того времени мы видим людей, ставших впоследствии крупнейшими зоологами, – это В.Н.Беклемишев, Б.Н.Шванвич, П.Г.Светлов, А.А.Любищев, И.И.Соколов и др.

При оценке деятельности ученого нужно, конечно, учитывать и черты его характера. По воспоминаниям В.Н.Беклемишева, Дмитрий Михайлович уже в молодые годы выделялся "благодаря своим личным качествам: исключительной преданности науке, неиссякаемой энергии и жизнерадостности, всегдашней готовности помочь каждому и с каждым поделиться знаниями, умением, материалами, готовности с увлечением часами вникать в работу друзей, радо-

ваться их успехам, помогать в трудностях" (Беклемишев В.Н. Дмитрий Михайлович Федотов. К 70-летию со дня рождения. - "Труды Ин-та морфологии животных им.Северцова", 1959, вып.27, с.5).

С самого начала своей научной деятельности Дмитрий Михайлович проявил склонность к изучению высших, эволюционно продвинутых групп беспозвоночных животных. Его первая самостоятельная работа вышла в 1911 г. и была посвящена фауне пауков Тверской губернии. Эта работа явилась определенным шагом вперед в систематике отряда, в ней Д.М.Федотов использовал новую для тогдашней систематики категорию признаков, а именно, внутреннее строение копулятивных органов. За первой публикацией последовал ряд других работ по фауне и систематике пауков европейской части России, Новой Земли и Мурмана.

В 1910 г. ученый поехал на Мурманскую биологическую станцию, чтобы разрабатывать там тему, предложенную В.М.Шимкевичем и связанную с регенерацией пантопод. Эта поездка на много лет определила направление его исследований, хотя и в ином плане, не связанном с морскими пауками. При исследовании крупнейшей офиуры наших морей *Gorgonocephalus* Д.М.Федотов обнаружил в ее половых органах своеобразного паразита, оказавшегося представителем группы *Myzostomida*, филогенетические связи и систематическое положение которой были далеко не ясны. Новый представитель мизостомид, названный *Protomyzostomum polynepris*, имел организацию, изучение которой сразу позволило сильно продвинуться в понимании всей группы. Описание нового вида стало предметом магистерской диссертации Д.М.Федотова, защищенной в 1916 г. Исследование *Protomyzostomum* было заметным вкладом в мировую науку и поставило Дмитрия Михайловича в ранг крупных морфологов. Основным его выводом состоял в том, что *Protomyzostomum* - это связующее звено между остальными мизостомидами и полихетами. Было показано, что мизостомиды являются aberrantными полихетами, обладающими лишь ларвальными сегментами, причем их организация сильно изменена под влиянием длительного паразитизма на иглокожих. В дальнейшем Д.М.Федотов еще не раз возвращался к мизостомидам, и работы по их морфологии, развитию и филогении продолжали выходить до 1938 г.

Параллельно с изучением *Protomyzostomum* ученый предпринял подробное исследование организации его хозяина - многоветвистой офиуры *Gorgonocephalus eucnemis*, что было лишь первым шагом в обширной серии работ, посвященной иглокожим. Эти труды принесли Д.М.Федотову мировую известность как крупнейшему специалисту по морфологии, систематике и филогении *Echinodermata*. Анализ морфологии офиур, принадлежащих к отряду *Euryalae*, привел зоолога к обнаружению совершенно нового факта в анатомии иглокожих, обозначенного им как субституция целома третичной полостью тела. Свойственные всем офиурам половые бурсы, являющиеся впячиваниями наружных покровов, в которые открываются половые железы, достигают у представителей *Euryalae* крайне сильного развития, сливаются между собой и практически полностью вытесняют целом; последний сводится к системе узких щелей между стенкой тела и стенкой бурсальной полости. Вторичная полость тела замещается третичной, имеющей эктодермальное происхождение. Физиологически это явление, возможно, связано с дыхательной функцией бурс, требующей усиления у *Euryalae*, размеры которых весьма значительны.

Дальнейшее изучение офиур, а затем морских звезд и ежей привело к расшифровке состава осевого комплекса органов и к установлению гомологии его частей в различных группах иглокожих. Общий план строения осевого

комплекса оказался единым для всех *Eleutherozoa*, кроме голотурий.

Чрезвычайно характерной для стиля научной работы Д.М.Федотова была многоплановость подходов к решению того или иного вопроса, стремление применить самые различные методы для исчерпывающего освещения проблемы. Так, при изучении осевого комплекса морских звезд было предпринято экспериментальное исследование регенерации этого органа, подтвердившее данные, полученные морфологическим путем.

Анализ аксиального комплекса иглокожих и рассмотрение литературных данных позволили ученому уточнить и подвергнуть дальнейшей разработке одно из важных сравнительно-анатомических обобщений о гомологии целомов иглокожих, полухордовых и хордовых. Эта работа укрепила идею о единстве *Deuterostomia*, и положения, развитые в ней, сейчас прочно вошли в науку.

Как известно, иглокожие обладают самым сложным планом строения в животном мире. Восстановление сложнейших филогенетических преобразований, которым подвергались диплейрулоподобные предки иглокожих на пути к современным формам, можно считать подлинным триумфом эволюционной морфологии. Успехи в понимании эволюции иглокожих не были бы возможны без изучения палеонтологического материала, и важный вклад в палеонтологию группы сделан Д.М.Федотовым. Ему удалось выяснить морфологию палеозойских офиоцистий, которые были выделены в особый класс п/т *Eleutherozoa*. Офиоцистии обладали примитивным строением, несколько напоминавшим организацию звезд и офиур на ранних стадиях развития. На основании анализа ископаемых и современных форм Дмитрием Михайловичем в ряде работ была дана общая картина эволюции типа и изучены филогенетические отношения между классами и внутри классов иглокожих.

Интерес Д.М.Федотова к разработке проблем, связанных с ископаемыми группами, нашел свое выражение в статье, посвященной выяснению взаимоотношений трилобитов с ракообразными и другими группами членистоногих. Дмитрий Михайлович выступил против точки зрения о непосредственном родстве трилобитов с ракообразными. Эта точка зрения стала распространенной после того, как у трилобитов были найдены двуветвистые конечности, характерные и для современных раков. Д.М.Федотов первым из новых исследователей указал на близость трилобитов к хелицерным. Позднее этот взгляд был развит и укреплен рядом крупных современных зоологов.

Не осталась в стороне от научных интересов Дмитрия Михайловича и палеонтология моллюсков. В работах, посвященных некоторым ископаемым пластинчатожаберным, им был введен ряд критериев, необходимых для правильного подхода к анализу строения раковины. Важно подчеркнуть, что труды ученого в этой области имели непосредственное практическое значение. Так, его исследования ископаемых моллюсков Донецкого и Кузнецкого бассейнов оказали значительную помощь в понимании стратиграфии этих важнейших месторождений каменного угля.

Научные факты, добывавшиеся Д.М.Федотовым, никогда не имели для него самоцельного значения, они всегда рассматривались им как фундамент для теоретических обобщений. Например, замеченное исследователем у живородящей офиуры *Ophiorus hexactis* функциональное замещение бурс целомом (вынашивание плода происходит не в бурсах, как у других живородящих офиур, а в целоме) легло в основу развитого им понятия о физиологической субституции. Среди представлений о модусах эволюции, разрабатывавшихся Д.М.Федотовым в духе идей академика А.Н.Северцова, наряду с субституциями большое внимание им уделялось проблеме регрессивной эволюции.

С проявлениями эволюционного регресса Дмитрий Михайлович столкнулся еще при изучении мизостомид. Позднее он занялся этой проблемой, исследуя виды бабочек, имеющие самок с редуцированными крыльями. Сравнение органогенезов крылатых самок и бескрылых самок позволяло сделать выводы о причинах регрессивных изменений в филогенезе.

В период Великой Отечественной войны перед страной остро встали экономические проблемы. Первостепенное значение приобрела задача борьбы за урожай, в решении которой Д.М.Федотов принимал самое непосредственное участие. Им возглавлялись комплексные работы по изучению вредной черепашки — опаснейшего вредителя зерновых культур. Лабораторные исследования сочетались с длительными полевыми наблюдениями и, как это характерно для всей научной деятельности Дмитрия Михайловича, атака на проблему велась в различных направлениях, осуществлялся комплексный морфо-эколого-физиологический подход. В результате исследований были получены данные об организации, жизненном цикле, экологии и физиологии обмена веществ вредной черепашки. Изучение ее естественных врагов и действия на нее инсектицидов позволило рекомендовать меры борьбы с ней. На основании анализа популяционной биологии вредной черепашки были разработаны методы прогнозирования ее численности. Итогом работ явился трехтомный сборник "Вредная черепашка", а лаборатория морфологии беспозвоночных в Институте эволюционной морфологии им.А.Н.Северцова, которой руководил Дмитрий Михайлович, стала одним из ведущих энтомологических центров страны.

В послевоенные годы ученый возвращается к изучению филогении и закономерностей эволюции. Он публикует ряд статей теоретического характера. Огромный научный опыт, накопленный в результате его собственных исследований, в сочетании с глубокой эрудицией позволили ему приступить к созданию фундаментального труда, обобщающего мировые достижения в области морфологии беспозвоночных. Выход в свет монографии "Эволюция и филогения беспозвоночных животных" стал значительным событием в отечественной науке. В этой обширной работе наиболее ярко проявились черты, характерные для научного подхода Дмитрия Михайловича к анализу организмов.

Прежде всего, организм понимался исследователем не как статическая система, а как объект, необходимо имеющий историю — и индивидуальную, и эволюционную. Именно поэтому Д.М.Федотов стремился использовать со всей возможной полнотой данные эмбриологии и палеонтологии. К сожалению, еще не всегда этот элемент историзма осознается как необходимая черта живых объектов, и далеко не каждое эволюционное обобщение имеет солидную эмбриологическую и палеонтологическую базу.

Организм немислим без среды, в которой он обитает. Это положение часто представляется банальным, но следствия из него крайне существенны. Дмитрий Михайлович, оставаясь последовательным дарвинистом, всегда стремился связать строение животных со средой их обитания и образом жизни, подчеркивая важность экологии в решении филогенетических проблем.

Наконец, принципиально важной чертой научного метода Д.М.Федотова, значение которой еще не полностью осознано, нужно считать его стремление расширить классические рамки эволюционной морфологии. Дмитрий Михайлович неоднократно подчеркивал, что "в настоящее время метод тройного параллелизма уже недостаточен для разработки проблемы эволюции и филогении... вопросы филогении современных животных решаются не только сравнительной анатомией и эмбриологией, но и физиологией, биохимией, экологией, паразитологией" (Федотов Д.М. Современный подход к разработке проблемы эволюции

и филогении животных. — "Зоолог. журн.", 1959, т. 38, вып. 10, с. 1446, 1448). Привлечение к анализу эволюции данных биохимии и сравнительной физиологии увеличивает ценность монографии Д. М. Федотова, посвященной филогении.

Конечно, сравнительная анатомия — это классическая дисциплина в отличие, допустим, от молекулярной биологии, и все большая дифференциация отдельных ветвей биологии, безусловно, имеет место. Морфолог-эволюционист и генетик зачастую прекрасно существуют, не испытывая потребности в контактах, а если контакт наступает, то может обнаружиться, что они не способны общаться, так как говорят на разных языках. Но изучают они один и тот же объект — организм в процессе его эволюции, и ясно, что только синтетический подход может привести к пониманию организма.

Рассмотрим кратко некоторые основополагающие понятия сравнительной анатомии. Известно, что изучение эмбрионального развития — это основное, а часто и единственное оружие при исследовании форм, подвергшихся сильным вторичным изменениям. Здесь вступает в действие так называемый био-генетический закон Геккеля и Миллера, формулируемый как повторение филогенеза в онтогенезе или более осторожно обозначаемый как принцип рекапитуляции. Зададимся, однако, вопросом: продвинулись ли мы достаточно далеко в понимании сущности этого обобщения? Успехи экспериментальной эмбриологии и генетики — наук, которые, казалось бы, должны иметь прямое отношение к углублению принципа рекапитуляции, к постановке его на современный уровень, до сих пор еще мало осмысливаются филогенетиками и морфологами. Вряд ли утешительным будет и ответ на вопрос, углублен ли физиологический смысл понятия о полостях тела соответственно его значимости и широте его использования сравнительной анатомией. Нельзя, разумеется, сомневаться в правильности основных постулатов сравнительной анатомии — они достаточно себя оправдали, но нет ли некоторой опасности того, что эти постулаты могут "повиснуть в воздухе", не пересекаясь с данными других областей биологии?

Синтез необходим по многим причинам; одна из них та, что организм — это прежде всего целое. Необходимость такого синтеза ясно осознавалась Д. М. Федотовым. Своевременной и во многом удавшейся попыткой подобного синтеза было привлечение ученым биохимических данных для обоснования и подтверждения принципиальных различий между первично- и вторичноротыми. Работа в направлении синтеза, однако, лишь начата и абсолютно необходима.

Заканчивая краткое рассмотрение научной деятельности Д. М. Федотова, заметим, что феномен жизни в целом рассматривался им в духе идей В. И. Вернадского — как мощнейший геофизический и геохимический фактор планетарного масштаба; им ясно осознавалась связь между биологической эволюцией и геологической историей Земли. В понимании факторов и движущих сил эволюции исследователь всегда оставался на материалистических, дарвиновских позициях. Для новых поколений зоологов-эволюционистов имеет ценность не только научное наследие Д. М. Федотова, заключенное в его статьях и книгах, но и сама жизнь ученого как пример верного служения науке.

Возможно, что в будущем некоторые воззрения, поддерживавшиеся Дмитрием Михайловичем, будут уточнены или видоизменены — таково необходимое свойство научного познания, а биология лишь вступает в пору своего расцвета. Ясно, что в науке есть неприкосновенные имена, но не может быть неприкосновенных идей. Имя Дмитрия Михайловича Федотова останется в славном списке имен русских зоологов, работы которых оказали могущественное влияние на современное понимание эволюции и филогении животного мира.

C O N T E N T S

L i h o t k i n G.A. About the activity of the Leningrad Society of Naturalists in 1971-1972	3
B o g u t a K.K. Scientific activity of D.M.Fedotov (1888-1972)	5
G u r e e v a M.A. Embryogenesis and embrionic layers of the sponges	10
S e r a v i n L.N., K a r p e n k o A.A., B o g u t a K.K. Peculiarities of the alimentary behaviour in acielous Turbellarian <i>Convoluta convoluta</i>	26
M i n i c h e v Y.S., S t a r o b o g a t o v Y.I. On the phylogeny of the Molluscs	37
I v a n o v a - K a s a s O.M., V o l k o v a M.A. On the problem of the asexual reproduction of the Pterobranchia. . . .	43

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Ленинградского университета

В сборник включены доклады и сообщения, сделанные на заседаниях отделения зоологии. Рассматриваются эмбриональное развитие и зародышевые листы у губок, освещается филогения моллюсков и ряд других проблем. Публикуется хроника деятельности ЛОЕ в 1971-1972 гг.

Сборник рассчитан на зоологов, эмбриологов, гистологов, а также на студентов вузов соответствующих специальностей.

Р е д а к ц и о н н а я к о л л е г и я :

Э.Ш.Айрапетянц, В.К.Василевская, А.В.Иванов, Н.Г.Колесов, А.И.Колотилова, В.И.Лебедев, Г.А.Лихоткин (отв. секретарь), С.Н.Лызлова, П.О.Макаров, Ю.И.Полянский (председатель), И.Н.Январева.

Transaction of the Leningrad Society of Naturalists
Vol.84

Issue 1

Section of Zoology

Editorial board:

E.Sh.Airapetiantz, V.K.Vasilevskaya, A.V.Ivanov, N.G.Kolosov, A.I.Kolotilova, V.I.Lebedev, G.A.Lihotkin (secretary), S.N.Lyslova, P.O.Makarov, Yu.I.Polyanskiy (editor-in chief), I.N.Yanvareva.

В 21008- I65 I2I - 75.
076(02) - 75

© Издательство Ленинградского
университета, 1976 г.