

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
И Н С Т И Т У Т И С Т О Р И И Е С Т Е С Т В О З Н А Н И Я И Т Е Х Н И К И

Л. Я. БЛЯХЕР

И С Т О Р И Я Э М Б Р И О Л О Г И И
В Р О С С И И

(С СЕРЕДИНЫ XIX ДО СЕРЕДИНЫ XX ВЕКА)

Б Е С П О З В О Н О Ч Н Ы Е



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1959

Глава I

**ЗАРОЖДЕНИЕ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ
В ТРУДАХ А. О. КОВАЛЕВСКОГО и И. И. МЕЧНИКОВА
(60—80-е годы XIX в.)**

Девятнадцатый век часто именовали «веком науки». Это название оправдывается не только интенсивным развитием всех отраслей естественных наук, но и широким распространением естественнонаучных знаний; из числа биологов в популяризации достижений науки принимали участие виднейшие ее деятели: в России—А. Н. Бекетов, И. И. Мечников, И. М. Сеченов, К. А. Тимирязев, за рубежом — Дарвин, Гексли, Геккель, Гельмгольц. Прогресс естественных наук, ознаменовавший в особенности вторую половину прошлого века, явился ответом на растущие запросы практики. Он отражал потребность интенсификации промышленного и сельскохозяйственного производства в условиях капитализма, еще не перешедшего в фазу упадка и кризисов, характерных для эпохи империализма.

Потребности развивающейся промышленности породили расцвет математики, физики, химии и геологии; запросы сельскохозяйственного производства и медицины содействовали успешному развитию биологических наук.

Важное значение имело и взаимное влияние различных отраслей естествознания. Развитие физики и химии способствовало успехам физиологии и микроскопической морфологии; для последней имели, в частности, большое значение достижения оптики (усовершенствование микроскопа) и химии красителей. В свою очередь, исследования в области эволюционной палеонтологии были чрезвычайно важными для обобщений исторической геологии.

Серединной прошлого века датируется переворот в науке об органической природе — в 1859 г. вышел в свет основной труд Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора», заложивший основу материалистического, исторического воззрения на мир животных и растений.

Во второй половине XIX в. прогрессивные, материалистические представления о развитии природы нашли в России чрезвычайно благоприятную почву; этому способствовала и революционная ситуация 1859—1861 гг. и просветительная деятельность революционных демократов, развивавших традиции Ломоносова и Радищева. Расцвет русского естествознания в эту эпоху был обусловлен зарождением капиталистических форм промышленности и сельского хозяйства, нуждавшихся в содействии естественных наук. Выражением прогресса естествознания в России в 60-е годы было появление блестящей плеяды натуралистов, прославивших русскую науку: физики А. Г. Столетов и Н. А. Умов, химики Д. И. Менделеев и

А. М. Бутлеров, ботаники Л. С. Ценковский и А. Н. Бекетов, физиолог И. М. Сеченов, палеонтолог В. О. Ковалевский, зоологи-эмбриологи А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, В. В. Заленский. Эти имена неразрывно связаны с подъемом общественного сознания в России 60-х годов.

К. А. Тимирязев, давший непревзойденные образцы очерков истории отечественной науки, с особенной любовью останавливался именно на 60-х годах прошлого века. Он говорил о них, как о «дуновении общей весны, которое пронеслось из края в край страны, пробуждая от умственного окования и спячки, сковывавших ее более четверти столетия»¹. Крымская война, покрывшая русский народ неувыдаемой славой, а самодержавно-крепостническое правительство Николая I несмываемым позором, привела к подъему национального самосознания и к пробуждению широкого интереса к естественным наукам как основе экономического прогресса. Выдающейся чертой этого общественного движения Тимирязев считал «... увлекательный человек и возвышающий его энтузиазм, ... убеждение, что делается дело, способное поглотить все умственные влечения и нравственные силы, дело, не только лучше всякого другого могущее скрасить личное существование, но, по глубокому сознанию, и такое, которое входит необходимой составной частью в более широкое общее дело, как залог подъема целого народа, подъема умственного и материального»². Экономическая и культурная отсталость России, повлекшая за собой военное поражение, сделалась ясной даже для ее правящих кругов, и с этого момента, по словам Тимирязева, «... наука... могла развиваться уже не вопреки предрассудкам властям или, в лучшем случае, незамеченная ими, а будто бы при их благосклонном содействии»³. Терпимость власти к пробуждению естествознания объяснялась тем, — продолжает Тимирязев, — «... что естественные науки, как наиболее удаленные от политики, считались и наиболее безвредными»⁴. Однако гораздо большее значение имело самое пробуждение русского общества к деятельности, направленной на расцвет отечественной культуры, и, не будь широкого общественного интереса к точным и естественным наукам, «... может быть, Менделеев и Ценковский скоротали бы свой век учителями в Симферополе и Ярославле, правовед Ковалевский был бы прокурором, юнкер Бекетов — эскадронным командиром, а сапер Сеченов рыл бы траншеи по всем правилам своего искусства»⁵.

Этот интерес к успехам науки затронул не только узкий круг специалистов. «Общее движение, которое охватило широкие круги общества, наложило свою печать на школу (высшую и среднюю), на литературу, повлияло более или менее глубоко на общий склад мышления»⁶.

Своим расцветом в эпоху 60-х годов русская наука обязана главным образом русским университетам и научным обществам. Именно в этих центрах развития отечественной науки работали крупнейшие представители научной мысли — химики, физики, ботаники и зоологи, поднявшие русское естествознание до уровня западноевропейской науки и в ряде областей опередившие своих зарубежных коллег. Этому способствовала прогрессивная материалистическая традиция русской науки, ведущая начало от Ломоносова, поддержанная на рубеже XIX в. Радищевым и Дядьковским и достигшая расцвета в середине столетия в трудах революционных демократов и философов-материалистов — Герцена, Белинского, Добролюбова, Писарева и Чернышевского.

¹ К. А. Тимирязев. Развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов. В первый раз напечатано в книге: История России в XIX в., 1907. Соч., VIII, 1939, стр. 139.

² Там же, стр. 176.

³ Там же, стр. 141.

⁴ Там же, стр. 143.

⁵ Там же, стр. 144.

⁶ Там же.

В председательской речи на открытии IX съезда русских естествоиспытателей и врачей в Москве (3 января 1894 г.) Тимирязев, говоря о плодах, которые принесло древо русской мысли, заметил, что пророчество Ломоносова — «и может собственных Платонов и быстрых разумов Невтонов Российская земля рождать» — за протекшие с того времени 150 лет оправдалось, безусловно, во второй своей половине. «Едва ли можно сомневаться в том, — сказал Тимирязев, — что русская научная мысль движется более естественно и успешно не в направлении метафизического умозрения, а в направлении, указанном Ньютоном, в направлении точного знания и его приложения к жизни»⁷.

«Возмужалая русская наука, — продолжал Тимирязев, — ... с благодарностью помнит высокие примеры, преподанные ей Эйлером и Палласом, Вольфом и Гедвигом, Пандером и Бэрром, Струве и Ленцом. Я не без умысла привожу этот длинный ряд славных деятелей, которых западная наука ревниво оспаривает у приволившей их России; не доказывает ли он, что уже в выборе своих учителей русский человек обнаружил склонности, которые теперь с таким блеском проявил в своей самостоятельной творческой деятельности?»⁸.

Решающее значение в прогрессе биологических наук в России, как и на западе, имело учение Дарвина. Отношение биологов того времени к эволюционному учению являлось, по словам Тимирязева, мерилем современности или отсталости их научных воззрений. Меньше чем через год после выпуска в Англии «Происхождения видов», содержание этой книги, которая произвела переворот в биологии и сделала ее подлинной наукой, сочувственно излагалось проф. С. С. Куторгой с кафедры петербургского университета и пропагандировалось К. Ф. Рулье, А. Н. Бекетовым и др. Однако настоящий расцвет дарвинизма связан с научной деятельностью русских естествоиспытателей 60-х годов, среди которых одно из первых мест бесспорно принадлежит эмбриологам А. О. Ковалевскому и И. И. Мечникову. «На долю обоих молодых ученых, — пишет Тимирязев, — на первых порах, выпала славная задача — продолжать дело, если и не русского по происхождению, то всею своею деятельностью связанного с Россией, Карла Эрнеста Бэра, основателя современной эмбриологии... Поле исследования явились простейшие представители позвоночных и представители различных типов беспозвоночных, а руководящей идеей явилось учение Дарвина, к которому престарелый Бэр относился далеко не сочувственно. Сравнительная эмбриология выступила в защиту этого учения, доказывая, что сродство, неясное на вполне развитых организмах, проявляется гораздо очевиднее при изучении их истории развития, и перебрасывала мосты между далеко отстоящими отдельными животными типами...»⁹.

Чтобы составить представление о том огромном значении, которое имели труды А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова для прогресса эмбриологии и для решения наиболее кардинальных общих вопросов биологии, необходимо коротко остановиться на состоянии науки о развитии организмов в начале второй половины XIX в. Идея родства всех ныне живущих и прежде живших на земле организмов была выдвинута задолго до Дарвина; она не раз высказывалась, в частности, и в России¹⁰. Палеонтология, сравнительная анатомия и эмбриология, которые впоследствии были для Дар-

⁷ К. А. Тимирязев. Праздник русской науки. Речь, читанная при открытии IX съезда русских естествоиспытателей и врачей, 1894. Соч., V, 1939, стр. 40—41.

⁸ Там же, стр. 42—43.

⁹ К. А. Тимирязев. Развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов. Соч., т. VIII, 1939, стр. 163.

¹⁰ См. В. Е. Райков. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России. I—III, 1952—1955.

вина основой его теории, первоначально служили для защиты антиэволюционных представлений. Доказательства теории типов Кювье — Бэра первый из ее авторов черпал из данных палеонтологии и сравнительной анатомии, а второй — преимущественно из данных эмбриологии. Впрочем, в области эмбриологии все больше накапливалось фактов, говорящих в пользу эволюционного представления об органическом мире. Кильмейер и Гете, Меккель и Серр были ранними проводниками идеи повторения в онтогенезе тех изменений, которые совершались в течение исторического развития. Однако состояние эмбриологии не только в конце XVIII, но и в первой половине XIX века было таково, что от нее трудно было ожидать серьезной поддержки теории эволюции. Для этого требовалось обнаружить наличие единства в процессах эмбрионального развития представителей различных типов животных; подобного рода доказательств в распоряжении эмбриологов не имелось, скорее были основания утверждать, что животным разных типов присущи различные пути и закономерности эмбрионального развития. В отношении характера развития особенно подробно были изучены позвоночные; трудами Пандера, Бэра, Ремака, Бишоффа и других было показано, что всем позвоночным свойственна единая закономерность развития; зародыш закладывается в виде отдельных пластов или зародышевых листков, каждый из которых дает начало определенным (и у всех позвоночных одинаковым) системам органов. Ничего подобного для беспозвоночных, составляющих подавляющую массу животного населения Земли, известно не было. Лишь изредка высказывались априорные предположения относительно соответствия слоев тела некоторых беспозвоночных животных зародышевым листкам позвоночных. Так, Гексли (впрочем, до него еще Бэр) уподоблял наружный и внутренний слой колокола медузы верхнему и нижнему зародышевым листкам позвоночных; Келликер проводил такое же сопоставление для слоев тела гидродных полипов. Однако тот же Келликер в работе, посвященной эмбриологии головоногих моллюсков, отрицал участие зародышевых листков в их развитии: «Органы зародышей головоногих возникают не из особых листков — одного для вегетативной, а другого для анимальной системы, они образуются из единой закладки тела, просто путем многообразных перешнуровок и разрастаний»¹¹. Цаддах сделал первую и притом неудачную попытку обнаружить зародышевые листки в развитии насекомых (ручейников), приняв за верхний зародышевый листок внезародышевый слой — провизорную оболочку. Ошибочность наблюдений Цаддаха была установлена Вейсманом, который на этом основании полностью отрицал существование зародышевых листков у насекомых и возможность сопоставлять их развитие с развитием позвоночных. Мысль о зародышевых листках беспозвоночных была столь чужда эмбриологам того времени, что даже в тех случаях, когда строение зародышей из отдельных слоев было отчетливо видно, они не связывали эти наблюдения с учением о зародышевых листках. Так обстояло, например, дело с развитием сагитты, у которой Гегенбаур видел двуслойную стадию, позднее названную гастролой. В области эмбриологии беспозвоночных к началу 60-х годов накопился обширный и интересный фактический материал, который тогда не удавалось объединить общей идеей. Было описано дробление некоторых кишечнополостных, червей, моллюсков и членистоногих, строение многих личинок беспозвоночных и их внешние изменения в процессе развития, но о способах образования органов беспозвоночных практически ничего известно не было. Ко времени вступления Ковалевского и Мечникова на научное поприще эволюционная сравнительная эмбриология как наука не существовала. Датой ее зарождения следует считать начало эмбрио-

¹¹ A. Kölliker. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich, 1844, 180 S. in 4°. Книга Келликера посвящена К. М. Бэру.

логических исследований обоих основоположников сравнительной эмбриологии, одновременно приступивших к работе в этой области и, по случайному совпадению, почти одновременно оставивших ее; с конца 80-х годов Ковалевский перешел к изучению сравнительной физиологии или, точнее, функциональной морфологии, а Мечников — к проблемам сравнительной патологии.

Научные биографии Ковалевского и Мечникова широко известны из опубликованных в разное время статей и книг¹². Поэтому здесь можно ограничиться самым кратким очерком, сославшись на биографические источники, приведенные в сноске.

Александр Онуфриевич Ковалевский родился в 1840 г. В 1862 г. он получил степень кандидата естественных наук в Петербургском университете, после того как провел два года в Гейдельберге и Тюбингене. Из петербургских учителей Ковалевского на него могли оказать известное влияние Куторга и Ценковский, а из заграничных — Пагенштедтер, Бронн и Лейдиг; влияние Куторги, Пагенштедтера и Бронна сказалось в широкой зоологической эрудиции Ковалевского, тогда как Ценковский и Лейдиг привили ему вкус к микроскопическим исследованиям. Ни один из этих профессоров не оказал, однако, решающего воздействия на выбор Ковалевским

¹² В. Шимкевич. А. О. Ковалевский (некролог). «Образование», № 11, 1901, стр. 107—114. П. Бучинский. А. О. Ковалевский. Его научные труды и его заслуги в науке. Зап. Новоросс. об-ва естествоисп., 24, 1901, стр. 1—23. В. В. Залеский. Некролог А. О. Ковалевского. «Изв. Акад. наук», 15, 1901, стр. ХСІ—ХСІV. В. В. Залеский. О научной деятельности А. О. Ковалевского. Дв. XI съезда русск. естествоисп. и врачей в СПб., 1902, стр. 654. В. М. Шимкевич. А. О. Ковалевский и его труды. Там же, стр. 655—662. А. Догель. Александр Онуфриевич Ковалевский (некролог). Журн. Мин. нар. просв., ч. 343, № 10, 1902, стр. 42—49. И. И. Мечников. Александр Онуфриевич Ковалевский. Очерк из истории науки в России. «Вести Европы», 1902, 37, № 12, стр. 772—779. К. Н. Давыдов. А. О. Ковалевский и его роль в создании сравнительной эмбриологии. «Природа», 1916, № 4, стр. 463—476, № 5, стр. 579—598. П. П. Иванов. А. О. Ковалевский и значение его эмбриологических работ. «Изв. АН СССР», серия биол., 1940, № 6, стр. 819—830. А. Д. Некрасов. Александр Онуфриевич Ковалевский (к 100-летию со дня рождения). Там же, 13, 1940, стр. 537—561. А. Г. Кнорре. А. О. Ковалевский — основоположник сравнительной эмбриологии. «Усп. совр. биол.», 13, 1940, стр. 195—206. В. А. Догель. А. О. Ковалевский, 1945, 154 стр. А. Д. Некрасов. Александр Онуфриевич Ковалевский и его значение в мировой науке. «Уч. зап. Моск. ун-та», 103, 1946, стр. 69—76. А. Д. Некрасов. А. О. Ковалевский и И. И. Мечников как основатели эволюционной сравнительной эмбриологии. «Тр. совещ. по истории естествозн. 24—26 дек. 1946 г.», 1948, стр. 310—318. В. А. Догель. Эмбриологические работы А. О. Ковалевского в 60—80-х годах XIX в. «Науч. наследство», 1, 1948, стр. 206—218. А. Д. Некрасов и Н. М. Артемов. Александр Онуфриевич Ковалевский. Статья в кн. «А. О. Ковалевский», Избр. работы, 1951, стр. 536—621. А. Е. Гайсинович. А. О. Ковалевский и его роль в возникновении эволюционной эмбриологии в России. «Усп. совр. биол.», 36, 1953, стр. 252—272. И. И. Пузанов. Александр Онуфриевич Ковалевский, его жизнь и значение в мировой науке. «Тр. Одесск. ун-та», 145, 1955, стр. 5—19. Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову. Под общ. ред. проф. Ю. И. Полянского, при участии проф. И. И. Соколова и Л. К. Кувановой. Изд. АН СССР, 1955, 311 стр. В. Залеский. И. И. Мечников. «Вести Европы», май, 1915, стр. 151. В. В. Залеский. Илья Ильич Мечников. Некролог. «Изв. Акад. наук», 1916, стр. 1713—1730. Н. А. Ливанов. Илья Ильич Мечников как зоолог. Сб. «Памяти И. И. Мечникова», Казань, 1918, стр. 17—32. О. Н. Мечникова. Жизнь Илья Ильича Мечникова. М., 1926, 222 стр. Л. А. Зенкевич. Мечников как биолог-эволюционист. «Усп. совр. биол.», 20, 1945, стр. 20—26. И. М. Поляков. И. И. Мечников и проблемы дарвинизма Сб. «И. И. Мечников», Харьков, 1947, стр. 29—64. Э. Е. Уманский. И. И. Мечников — зоолог и эмбриолог. Там же, стр. 65—77. П. А. Новиков. И. И. Мечников как зоолог. «Науч. наследство», 1, 1948, стр. 427—472. В. А. Догель и А. Е. Гайсинович. Основные черты творчества И. И. Мечникова как биолога. В кн. И. И. Мечников. Избр. биол. прозв., 1952, стр. 677—725. А. Д. Некрасов. Работы И. И. Мечникова в области эмбриологии. Акад. собр. соч., т. III, 1955, стр. 401—437. Р. И. Белкин. Эмбриологические исследования И. И. Мечникова в оценке его современников. Там же, стр. 438—479. Н. А. Савчук. И. И. Мечников как эмбриолог. «Тр. Одесск. ун-та», 145, 1955, стр. 65—74. И. И. Пузанов. И. И. Мечников как зоолог. Там же, стр. 75—84.

его научной специальности. В 1863 г. он поехал в Неаполь и два года спустя вернулся в Россию, где сдал магистерские экзамены и защитил диссертацию «История развития *Amphioxus lanceolatus*, или *Branchiostoma lubricum*». Одновременно с изучением развития ланцетника Ковалевский занимался в Неаполе эмбриологией асцидий. За эти работы он получил пополам с Мечниковым Бэрловскую премию Академии наук. Еще двумя годами позднее Ковалевским была представлена и защищена докторская диссертация «Анатомия и история развития *Phoronis*».

Первой эмбриологической работой Ковалевского была упомянутая выше магистерская диссертация, посвященная развитию ланцетника. Уже самый выбор объекта указывал на поразительную целеустремленность Ковалевского с самых первых шагов его научной деятельности. Можно с уверенностью сказать, что интерес Ковалевского к сравнительной эмбриологии, освещавший его научный путь в течение более четверти века, имел своим источником работы лучших эмбриологов предшествующего периода — Бэра, Ратке, Ремака и других, а, главное — учение Дарвина, плодотворность которого сделалась для Ковалевского несомненной уже в то время, когда перед первой поездкой в Неаполь он намечал план своих исследований.

По поводу происхождения этого плана в литературе существуют разногласия. Высказывались различные версии о возможных посторонних влияниях, определивших направление работ Ковалевского. Мечников в некрологе А. О. Ковалевского писал, что на выбор им объектов исследования повлияло знакомство с вышедшей в 1864 г. книгой Фрица Мюллера «За Дарвина», в которой на примере ракообразных была сделана попытка применить сравнительно-эмбриологическое исследование для обоснования филогенетического родства животных. А. Д. Некрасов и Н. М. Артемов считают это утверждение ошибочным и ссылаются на справку того же Мечникова, данную им Рей-Ланкестеру, что Ковалевский отправился летом 1864 г. в Неаполь с детально разработанным собственным планом исследований. Если он и мог прочесть книгу Ф. Мюллера в Германии, то лишь перед самым отъездом на юг, а вернее всего познакомился с нею уже во время работы в Неаполе. Некрасов и Артемов склонны считать, что к выводу о необходимости сравнительного изучения истории развития животных для обоснования эволюционной теории Ковалевский пришел самостоятельно; они также оспаривают мнение В. А. Догеля¹³, приписывавшего известное значение влиянию на Ковалевского эмбриологических работ Бэра, и допускают только, что во время прохождения зоотомического практикума у Пагенштехера Ковалевский мог заинтересоваться эмбриологией ланцетника, так как Пагенштехер вместе с Лейкартом изучал строение и поздние стадии развития ланцетника. Все же и Некрасов и Догель подчеркивают самостоятельность мысли Ковалевского. Иначе думает А. Е. Гайсинович¹⁴, настойчиво проводящий мысль о влиянии на научные планы Ковалевского его друга Н. Д. Ножина. В своем увлечении розысками материалов для биографии этого действительно выдающегося рано умершего и не успевшего развернуть свои дарования исследователя Гайсинович заходит слишком далеко. Сопоставляя косвенные доводы и не во всем заслуживающие доверия показания А. Ф. Стюарта, Гайсинович приходит к выводу, что перед поездкой в Италию был

¹³ В. А. Догель. А. О. Ковалевский, 1945.

¹⁴ А. Е. Гайсинович. Примечания к кн.: «И. И. Мечников. Страницы воспоминаний», 1946, стр. 187—276; Биолог-шестидесятник Н. Д. Ножин и его роль в развитии эмбриологии и дарвинизма в России. «Журн. общ. биол.», 13, 1952, стр. 377—392. См. также сноски¹².

составлен план работ по сравнительной эмбриологии, автором которого будто бы был Ножин, сообщивший этот план Ковалевскому, и что этот план осуществлялся при их совместных исследованиях в Мессине, а также в Палермо в 1864 г. Гайсинович полагает, что рукописи, в которых излагаются результаты исследований Ножина, после ареста его друзей Н. Курочкина и В. Зайцева оказались в архиве следственной комиссии. Найти эти рукописи Гайсиновичу не удалось. Он обнаружил лишь «прошение» А. О. Ковалевского о выдаче ему из упомянутого архива для передачи в Академию наук рисунков Ножина, иллюстрирующих его исследования над развитием лучистых животных. На прошении нет никаких пометок о выдаче; тем не менее, Гайсинович почему-то не сомневается, что Ковалевский эти рисунки получил, и не считает невероятным, что ему были выданы также и рукописи Ножина. Так как нет никаких сведений о передаче Ковалевским рисунков Ножина в Академию наук и в обширной переписке А. О. Ковалевского с В. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым о них также нет упоминания, равно как отсутствуют в опубликованных работах Ковалевского ссылки на рисунки Ножина, то у читателей статьи Гайсиновича может возникнуть подозрение относительно недобросовестного использования Ковалевским научного наследия его покойного друга. Научная добросовестность, даже щепетильность Ковалевского общеизвестна. Материалы, собранные Гайсиновичем и представляющие сами по себе значительный исторический интерес, должны получить совершенно иное толкование. Судя по отсутствию резолюции на «прошении» Ковалевского, а главное по отсутствию пометки о выдаче, рисунки Ножина Ковалевскому получить не удалось. О рукописях Ножина в «прошении» также ничего не говорится; поэтому нет оснований предполагать, что они были получены Ковалевским. Если во взаимоотношениях Ковалевского и Ножина можно искать следы влияния одного из них на другого, то скорее следует думать о научном влиянии Ковалевского на его талантливого, но неуравновешенного друга. Основная идея Ножина, декларированная в его единственной опубликованной работе (1865), которая была посвящена смене поколений у медузы *Geryonia* и основана, кстати сказать, на ошибочных наблюдениях (см. гл. 4), сводится к тому, чтобы «найти общий закон взаимного расположения тканей органов и их относительного участия в развитии последних» (стр. 214). Из этой не вполне ясной формулировки задач исследования скорее всего можно сделать заключение, что Ножин интересовался вопросами сравнительной гистологии и процессами гистологического дифференцирования органов, а не вопросами эволюционной сравнительной эмбриологии, бывшей предметом многолетних работ Ковалевского. Неизвестно, что именно удалось сделать Ножину в осуществление его плана; если его рукописи будут отысканы, то на этот вопрос можно будет ответить исчерпывающим образом. Пока же нет никаких оснований считать, что Ковалевский планировал свои сравнительно-эмбриологические исследования в Неаполе под влиянием идей Ножина и, тем более, что он работал по плану, разработанному последним¹⁵.

¹⁵ После окончания работы над настоящей книгой вышли в свет «Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову» (под общ. ред. проф. Ю. И. Полянского при участии проф. И. И. Соколова и Л. К. Кувановой. Изд. АН СССР, 1955). Ю. И. Полянский во вступительной статье высказывает по отношению к взглядам А. Е. Гайсиновича мнение, полностью совпадающее с изложенным выше. Превосходным доказательством ошибочности этих взглядов является письмо А. О. Ковалевского, посланное И. И. Мечникову 27 декабря 1888 г. Ковалевский писал следующее:

Единственное бесспорное влияние на молодого Ковалевского, сохранившее значение в течение всей его научной деятельности, оказала книга Дарвина «Происхождение видов», прочитанная Ковалевским в 1860 или 1861 г. в немецком переводе Броуна. Это влияние на формирование научных взглядов и мировоззрения Ковалевского, конечно, не может идти в сравнение с влиянием лекций немецких профессоров в Гейдельберге и Тюбингене и с влиянием тех бесед, которые он вел со своими земляками Ножиным, Стуртом и другими.

К моменту, когда Ковалевский начинал исследования на морском зоологическом материале, положение эволюционного учения было таково. Общие принципы теории эволюции, сформулированные Дарвином, находили широкое подтверждение в данных сравнительной анатомии и в практике разведения домашних животных и культурных растений.

Филогенетическое родство внутри таких хорошо очерченных групп, как позвоночные или членистоногие, не вызывало сомнений. Перед эволюционистами второй половины XIX в. стояла прежде всего задача выяснения родства между позвоночными и беспозвоночными, а затем задача установления систематического положения, а тем самым — филогенетических отношений с остальным животным миром отдельных групп таких сборных типов, как черви, и таких сомнительных в систематическом отношении групп, как бесчерепные, оболочники, мшанки, плеченогие, шетинкочелюстные и т. п. Именно эти формы в дальнейшем и привлекали преимущественно внимание Ковалевского. То, что Ковалевский прежде всего обратился к изучению ланцетника, вовсе не означает, что он просто наткнулся среди богатой средиземноморской фауны на интересный объект; он сознательно стремился его исследовать, поставив это своей задачей еще до приезда в Неаполь¹⁶. В то время ланцетника относили к позвоночным, и сам Ковалевский называет его «замечательной рыбкой». Вместе с тем была хорошо известна примитивность организации ланцетника, лишенного головного мозга, дифференцированных органов чувств, парных плавников и других особенностей, свойственных настоящим рыбам. Именно в эмбриологии этого «позвоночного», строение которого вполне убедительно свидетельствовало о древности этой формы, Ковалевский и рассчитывал найти общие черты развития беспозвоночных и позвоночных. Предвидение это блестящим образом оправдалось, так как ранние стадии развития ланцетника оказались чрезвычайно сходными с соответствующими этапами онтогенеза многих, в том числе и низших бес-

¹⁶ В предпоследнем письме вы меня попрекнули, почему я не упомянул про Ножина, но вы были неправы, так как я не имел ни малейших оснований говорить о нем. Если бы только был какой-нибудь повод, то я бы это сделал, так как горячо любил Ножина; он, собственно, не имел никакого отношения к моим работам; то же, что он сделал, несколько не вязалось с сравнительной эмбриологией» (стр. 146).

Совсем недавно Е. Л. Рудницкая обнаружила в Центральном государственном историческом архиве «Приложения» к делам «Следственной комиссии 1862 г.» (Приложение к делу № 273/1866, ЦГИА, Фонд 95, опись 2, ед. хр. 156, 157 и 159), в которых содержатся рукописи и рисунки Ножина. Таким образом, предположение о получении Ковалевским рисунков Ножина можно считать окончательно опровергнутым. См.: Е. Л. Рудницкая. Письма А. О. Ковалевского к Н. Д. Ножину. «Вопросы истории естествозн. и техники АН СССР» (в печати).

¹⁷ Здесь снова приходится вступать в противоречие с оценкой взглядов Ковалевского, высказанной А. Е. Гайсиловичем, который решительно отказывается признать, «что уже с первых шагов Ковалевский руководствовался филогенетическими, эволюционными соображениями» (Цит. статья 1953 г., стр. 258). Если и справедливо утверждение Гайсиловича, что воззрения Ковалевского складывались постепенно и что он «с каждым последующим исследованием все смелее и смелее формулировал свои сравнительно-эмбриологические выводы», все же остается совершенно бесспорным, что уже первая работа Ковалевского о развитии ланцетника имеет характер эволюционного сравнительно-эмбриологического исследования и что ее выводы направлены в защиту учения Дарвина (подробнее см. гл. 16, стр. 591 и след.).

позвоночных — полное, почти равномерное дробление и образование однослойной ресничной бластулы. Одним из замечательных открытий, содержащихся в работе Ковалевского о развитии ланцетника, является описание двуслойного зародыша, возникающего посредством типичной инвагинационной гастрюляции, широко распространенной, как выяснилось позднее, у многих беспозвоночных. Тем самым для ланцетника, а также и для асцидий и гребневиков, Ковалевский установил наличие тех двух основных зародышевых листков — верхнего и нижнего, которые до того времени считались исключительной принадлежностью позвоночных. При наличии сходства с беспозвоночными животными ланцетник обнаруживает в своем развитии несомненные признаки родства с настоящими позвоночными — способ образования нервной системы из желобовидного углубления верхнего зародышевого листка, наличие спиной струны и открывающихся в глотку жаберных щелей.

Одновременно с эмбриологией ланцетника Ковалевский изучал развитие асцидий, гребневиков и голотурий. Асцидии привлекли его неопределенностью их положения в тогдашней систематике: их относили то к червям, то к моллюскам. Исследования Ковалевского привели к неожиданному даже для него самому результату: по типу дробления, гастрюляции и последующим особенностям эмбрионального развития асцидии оказались близко родственными ланцетнику, а через него — и позвоночным животным. Плавающая хвостатая личинка асцидий, образование которой Ковалевский проследил чрезвычайно тщательно и детально, вполне напоминает зародыш позвоночных — ее нервная система имеет характер трубки, возникающей из продольного углубления верхнего листка; вдоль хвоста личинки проходит хорда, а в переднем отделе пищеварительного канала закладываются жаберные щели. Открытия Ковалевского, относящиеся к развитию ланцетника и, особенно, асцидий, были столь поразительны, что на первых порах встретили недоверчивое отношение. Среди скептиков были не только ученые старого закала, вроде К. М. Бэра¹⁷, но и молодые исследователи, в частности будущий сподвижник Ковалевского в создании сравнительной эмбриологии И. И. Мечников. Последний в своих возражениях основывался на собственных наблюдениях над асцидиями, развивающимися путем почкования. По представлениям Мечникова, blastopore зародыша дает, вопреки мнению Ковалевского, начало ротовому, а не заднепроходному отверстию; полость кишечника, по Мечникову, образуется не из гастрального углубления, а из первичной полости тела, а нервная система (вместе с хордой) — из стенки первичной кишки, а не из верхнего зародышевого листка. Мечников полемизировал с Ковалевским как в письмах, так и в печатных выступлениях со свойственной ему горячностью, встречая со стороны Ковалевского спокойную уверенность, основывающуюся на безукоризненно точных наблюдениях¹⁸. Дискуссия между Ковалевским и Мечниковым, чуть не приведшая к размолвке, продолжалась около пяти лет и закончилась тем, что Мечников должен был полностью согласиться с мнением

¹⁷ О полемике Бэра с Ковалевским по вопросу о развитии и систематическом положении асцидий см.: Л. Я. Бляхер. История эмбриологии в России (с середины XVIII до середины XIX в.), гл. 22.

Здесь можно лишь охарактеризовать отношение Ковалевского к возражениям Бэра. Он писал Мечникову (в кн.: «Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову», стр. 103): «Не видали ли вы работы Бэра о том, развивается ли асцидия по типу позвоночных или нет? Это, по-моему, весьма курьезная книга — писать о туникатах и не сказать ни слова об исходной форме — аппендикулярных, толковать, что у зародыша хорда делится на 8 частей... Его рисунок асцидии так и напоминает дерево, торчащее корнями вверх».

¹⁸ Этапы дискуссии Ковалевского и Мечникова по вопросу о развитии асцидий прослежены подробно в биографии А. О. Ковалевского, написанной В. А. Догелем (1945, стр. 38—45). См. также кн.: «Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову» (1955, стр. 63—69 и 81).

Ковалевского. Решающую роль сыграли при этом не только факты, полученные при повторном изучении развития асцидий как из яйца, так и из почки, но и выяснение Ковалевским источника ошибочных представлений Мечникова. Ковалевский сначала высказал предположение, а затем доказал непосредственным наблюдением, что развитие асцидий из яйца и из почки протекает различными путями, почему образование органов у индивидуума, развивающегося из почки, нельзя сравнивать с образованием тех же органов при развитии из яйца.

К числу важных работ Ковалевского, выполненных в течение 60-х годов, принадлежит его исследование по эмбриологии гребневиков. Преодолев огромные трудности по содержанию гребневиков в аквариумах и получив от них яйца, способные развиваться, Ковалевский очень точно описал своеобразное дробление этих яиц и впервые обнаружил между экто- и энтодермой крестообразную клеточную закладку, дающую начало мышцам щупалец, т. е. нашел первый зачаток мезэнхимы, отсутствующий у остальных, менее высоко организованных классов кишечнополостных.

Начиная с 1865 г. и до конца 80-х годов, Ковалевский публиковал ежегодно (кроме 1877 и 1878 гг.) по несколько эмбриологических исследований, материал для которых собирался во время регулярных поездок на европейский, азиатский и африканский берега Средиземного моря, на побережья Черного, Мраморного, Красного морей и Атлантического океана. Кроме того, несколько исследований (по эмбриологии малощетинковых червей, паукообразных, насекомых и позвоночных) выполнено Ковалевским на наземном и пресноводном материале. Ряд групп беспозвоночных Ковалевский в эмбриологическом отношении изучил впервые (так, до него история развития коралловых полипов, эхиурид, форонид, камптозоев и бесчерепных была совершенно неизвестна); по другим группам его работам предшествовали лишь очень поверхностные и неполные исследования (гребневиков, боконервные и лопатоногие моллюски, щетинкочелюстные, плеченогие, иглокожие, оболочники); в изучении развития кольчатых червей, насекомых и паукообразных у Ковалевского было довольно много предшественников, однако его исследования внесли столько принципиально нового, что и в современных работах, посвященных этим объектам, труды Ковалевского неизменно продолжают цитироваться.

По эмбриологии рыб Ковалевский опубликовал всего два небольших сообщения, одно из них — в сотрудничестве с Ф. В. Овсянниковым и Н. П. Вагнером. Вместе с тем, в конце 60-х годов изучение эмбрионального развития позвоночных чрезвычайно привлекало его, о чем свидетельствуют сохранившиеся письма к Мечникову. Ковалевский исследовал развитие акул и костистых рыб, амфибий, черепах, птиц и млекопитающих. В отношении рыб ему удалось выяснить основные принципы развития и тем самым, по его словам, «вести рыб в общую теорию развития позвоночных»¹⁹.

Перечень беспозвоночных, развитие которых изучал А. О. Ковалевский, не исчерпывается формами, использованными в его напечатанных работах. Судя по письмам к И. И. Мечникову, с которым Ковалевский делился своими наблюдениями, он исследовал многих беспозвоночных, о развитии которых не опубликовал специальных сообщений. В письме, написанном 10 июня 1866 г., Ковалевский сообщает, что он наряду с другими объектами занят эмбриологией переднежаберных и головоногих моллюсков, а также высших раков. В начале октября следующего года Ковалевский писал, что он просмотрел развитие (почкование) колониальных асцидий (*Didemnum* и *Botryllus*), а позднее (письма в мае — июне 1870 г.) присоединил к ним еще *Amaurocicum*. В письме от 10 июля 1869 г. он сообщает о своих исследованиях водных олигохет (в частности, *Tubifex*) и пиявок, а также речного рака, пау-

¹⁹ «Письма А. О. Ковалевского к И. И. Мечникову», стр. 40.

ков и планарий. Будучи занят в это время изучением главным образом развития насекомых и кольчатых червей, Ковалевский не сумел закончить наблюдений над развитием пауков и речного рака и впоследствии поручил продолжить эти работы И. М. Морину. В конце июля 1871 г. Ковалевский пишет о своих наблюдениях над развитием эхиуриды *Thalassema*, относительно которой затем опубликовал лишь небольшое сообщение, касающееся образования яиц. В этом же письме сообщается о занятиях эмбриологией брюхоногих и пластинчатожаберных моллюсков; Ковалевский выражает уверенность, что ему удастся представить работу по развитию моллюсков на соискание очередной премии имени Бэра, но по неизвестным причинам этого намерения не осуществил. Развитием *Cyclas* он продолжал заниматься довольно долго, как видно из письма от 11 ноября 1871 г. В этом письме сказано, что в наблюдениях над развитием *Cyclas* он «подвел дело несколько далее [своих] предшественников. Все органы развиваются ужасно рано, можно отличить три листа, причем средний образуется из нижнего. Первая система образуется очень рано, в виде двух пластинок, лежащих около слепого зачатка пищевода... Подготавливаю к печати работу об *Appendicularia* и *Amaurocicum*». К сожалению, эта работа также не была напечатана.

Неустанный научную работу Ковалевский сочетал с преподавательской и общественной деятельностью в Петербургском (1866—1867 и 1890—1894), Казанском (1868—1869), Киевском (1869—1873) и Новороссийском (1874—1890) университетах. Последние 11 лет жизни Ковалевский был академиком и в этот период потратил много усилий для реорганизации и усовершенствования Севастопольской биологической станции, носящей теперь его имя, бессменным директором которой он был в течение 12 лет. В 1901 г. Ковалевский умер в расцвете научной деятельности от кровоизлияния в мозг, спустя два дня после того, как ему исполнился 61 год.

Приведенный выше перечень важнейших объектов эмбриологических исследований Ковалевского демонстрирует широту охвата им сравнительно-эмбриологического материала: он не оставил без внимания почти ни одного типа животного царства, а в пределах изученных типов, как правило, имел дело с представителями нескольких классов.

В литературе, посвященной научной деятельности Ковалевского, неоднократно обсуждался вопрос, почему в его сочинениях отсутствуют законченные филогенетические выводы и широкие морфологические обобщения. На этот вопрос более или менее одинаково отвечали и авторы некрологов, близко знавшие Ковалевского — И. И. Мечников, П. Н. Бучинский, В. В. Заленский и В. М. Шимкевич, — и авторы статей, выпущенных к 100-летию со дня рождения Ковалевского, — П. П. Иванов и А. Г. Кнорре. Везде примерно в одних и тех же выражениях говорится о приверженности Ковалевского к твердо установленным фактам, о его не любви к теоретическим построениям, гипотезам, умозрительным спекуляциям, и, наконец, о его исключительной научной чуткости и осторожности в выводах. Ковалевского, как правило, противопоставляют Геккелю и считают последнего поверхностным исследователем, готовым на шатком фактическом материале строить скороспелые теоретические обобщения. В этом сопоставлении, несомненно правильно подмечено различие, если можно так выразиться, научного темперамента Ковалевского и Геккеля. В нем, однако, содержится и явная недооценка обоих натуралистов, проигрывающих от чрезмерно прямолинейного сравнения их друг с другом. Умаление научных заслуг Геккеля отнюдь не приводит к увеличению славы Ковалевского; его образ не нуждается в искусственном темном фоне. Противопоставление Геккелю снижает значение Ковалевского как теоретика, всю жизнь активно отстаивавшего принципы эволюционного учения, принципы дарвинизма. На эту недооценку неоднократно справедливо обращал внимание А. Д. Некрасов, протестовавший против утверждения, будто Ковалевский только распространил

теорию зародышевых листков Бэра с позвоночных на беспозвоночных. Ковалевский, по словам Некрасова, помимо этого, «обогастил эмбриологию поистине революционными фактами... о начальных стадиях развития и о происхождении зародышевых листков» (1951, стр. 551). В цитированной статье Некрасов возражает далее против мнения, что Ковалевский будто бы интересовался только морфологическими закономерностями эмбрионального развития²⁰; Некрасов совершенно обоснованно называет Ковалевского подлинным создателем эволюционной сравнительной эмбриологии (стр. 611), так как он впервые разрушил перегородки между типами Кювье, показав, что изолированных типов развития, принимавшихся Бэром, на самом деле не существует. Вместе с тем, Некрасов горячо протестует против той фальсификации истории науки, которую допускали зарубежные историки биологии, писавшие, что Ковалевский «работал в духе Геккеля», опираясь на сформулированный последним биогенетический закон и теорию гастрей (Норденшильд), или, что работы Ковалевского «вышли из лаборатории Геккеля» (Сингер). Эти утверждения, обличающие в лучшем случае неосведомленность их авторов, Некрасов великолепно парировал в статье, опубликованной по случаю столетия со дня рождения Ковалевского. Он писал, что работы Ковалевского «вышли не из лаборатории Геккеля, а из рассеянных всюду лабораторий Ковалевского и не только из лабораторий Петербурга, Казани, Киева и Одессы, но и из походных лабораторий в комнате на Санта-Лючия в Неаполе, на судне алжирских коральеров, из лаборатории в арабской палатке на Красном море, из лаборатории на основанной им Севастопольской станции, из временной лаборатории на Принцевых островах. Наоборот, правильнее было бы сказать, что теория гастрей выросла из фактов, добытых в „лабораториях“ Ковалевского, и без них не могла бы возникнуть» (1940, стр. 551).

Легенда, будто Ковалевский не интересовался теоретическими вопросами, в частности проблемой эволюции, должна быть похоронена навсегда; с нею несовместимы суждения самого Ковалевского, рассеянные во всех его важнейших работах. Осторожность и лаконичность этих суждений свидетельствуют не о стремлении уклониться от постановки и решения общих вопросов, а о гениальной научной осмотрительности Ковалевского, не желавшего укладывать многообразие явлений развития в прокрустово ложе схем, лишь на первый взгляд импонирующих своей простотой и наглядностью. В его распоряжении был весь материал, который из его работ сделался известным Геккелю, и, кроме того, масса других неопубликованных наблюдений. Ковалевский стремился не к схематизации, а к детальному изучению конкретных явлений онтогенеза, изменяющихся в ходе исторического развития органического мира. Объяснение этих изменений с самого начала и до конца своей научной деятельности Ковалевский, как и Геккель, находил в теории Дарвина. Однако в противоположность Геккелю, он не увлекался схематическими построениями.

Уже в магистерской диссертации, посвященной развитию ланцетника, Ковалевский выступает убежденным защитником дарвиновского учения, отстаивая его от антиэволюциониста Катрфажа и антидарвиниста Келликера. Основной вывод Ковалевского из его исследований по эмбриологии

²⁰ Следует, впрочем, согласиться с Ю.И. Полянским, который в статье, предпосланной книге „Письма А.О. Ковалевского к И.И. Мечникову“, возражает против резкой критики А.Д. Некрасовым статьи П.П. Иванова „А.О. Ковалевский и значение его эмбриологических работ“ (1940). Иванов отметил большое значение работ Ковалевского для установления общих закономерностей эмбрионального развития. „Подчеркивая дарвинистическую направленность работ А.О. Ковалевского, — пишет Полянский, — не следует упускать из виду и вторую сторону его деятельности как эмбриолога, раскрывающего на эволюционной основе ряд важнейших, специально эмбриологических закономерностей. В этом направлении работа Иванова о Ковалевском представляется очень важной“ (стр. 8).

ланцетника сводится по сути дела к тому, что в онтогенезе этого «низшего позвоночного» сочетаются особенности развития беспозвоночных и позвоночных, чем стирается грань между этими, казалось бы, совершенно обособленными разделами животного царства. Тот же вывод следует из работы Ковалевского, опубликованной годом позже — «Анатомия *Balanoglossus delle Chiaje*»²¹; у баланоглосса Ковалевский констатировал как признаки, присущие червям (мерцательный эпителий покровов, общее строение тела), так и признаки, свойственные позвоночным (жаберные щели, открывающиеся в передний участок кишки).

Рассматривая сравнительную эмбриологию как источник доказательств единого происхождения всех многоклеточных животных, Ковалевский в своей докторской диссертации, трактующей развитие фороид, наметил ту основную задачу, решение которой позволит заложить основы этой новой науки. Именно, он считал, что для всех животных прежде всего должен быть выяснен способ образования главных органов — пищеварительного канала, полости тела и нервной системы. Задачи, столь проникательно намеченные Ковалевским еще в 1867 г. и на долгие годы занявшие умы эмбриологов, — это проблема энтодермы, т. е. вопрос об источнике образования средней кишки, проблема вторичной полости тела и связанная с нею проблема мезодермы и, наконец, вопрос об источнике образования центральной и периферической нервной системы.

Во втором сообщении о развитии ланцетника, опубликованном одновременно с докторской диссертацией, Ковалевский ставит вопрос об основах будущей сравнительной эмбриологии. Он констатирует, что двуслойная личинка ланцетника на первых порах сходна с соответствующими стадиями развития таких далеких от позвоночных и резко отличающихся друг от друга форм, как фороиды, брюхоногие и головоногие моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, оболочники и гребневники. Различия между зародышами разных типов животных — наличие или отсутствие ресничек на поверхности — Ковалевский считает несущественными и не препятствующими представлению об общем плане их зародышевого развития.

К вопросу о способе обособления зародышевых листков, в частности энтодермы и мезодермы, Ковалевский в своих работах возвращался неоднократно. Описав явление обособления энтодермы путем инвагинации и установив широкое распространение этого способа гастрюляции, Ковалевский в противоположность Геккелю не сделал из этих наблюдений вывода о том, что этот способ является первичным, так как ему были известны для низших беспозвоночных (кишечнополостных) и другие пути обособления первичных зародышевых листков, например, отделение клеток от внутренней поверхности стенки сегментационной полости. Отметив эти два способа образования энтодермы у кишечнополостных в большой работе «Наблюдения над развитием *Coelenterata*» (1874 б), Ковалевский не предпринимает того, какой из этих способов является более древним, полагая, во всяком случае «что оба рассматриваемых процесса гомологичны и что различие между ними только количественное». Необходимость осторожности в выводах о первичной форме гастрюляции стала особенно ясной впоследствии, когда Мечников, детально исследовавший развитие кишечнополостных, пришел к весьма вероятному выводу, что первичным способом гастрюляции является не впячивание части стенки бластулы, а вселение отдельных клеток из ее стенки в полость дробления.

Стремление сделать теорию зародышевых листков универсальным обобщением сравнительной эмбриологии привело Ковалевского к изучению развития кольчатых червей, щетинкочелюстных и насекомых, для которых

²¹ А. О. Ковалевский. Anatomie des *Balanoglossus delle Chiaje*. Mém. Acad. Sc. St.-Petersb. VII, 10, 1866, S. 1—18 in 4°.

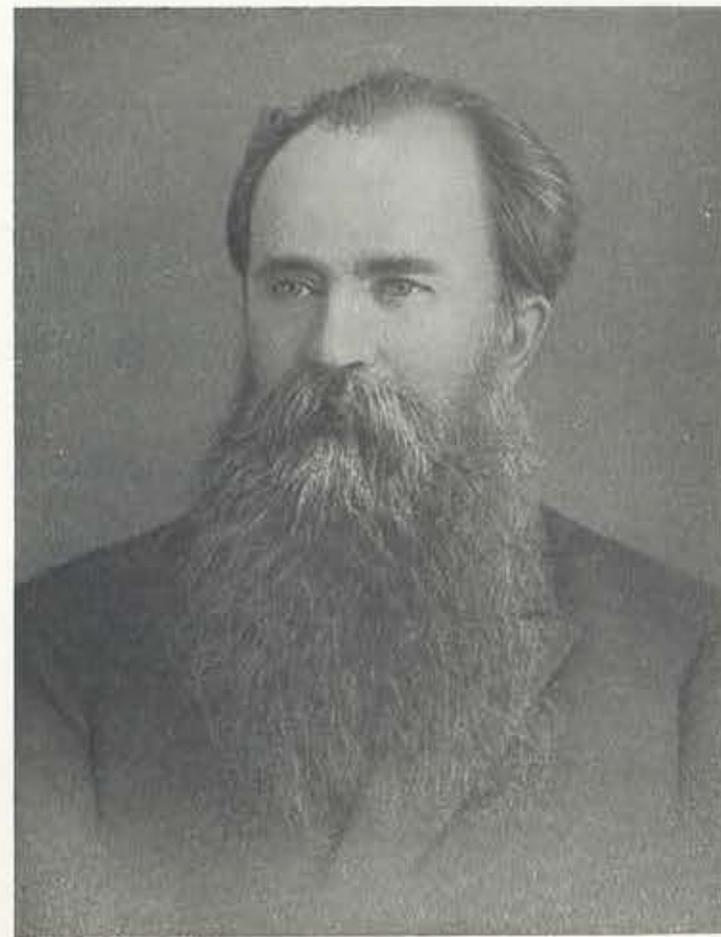
применимость идеи зародышевых листков была до того по меньшей мере сомнительной. Во введении и в заключительных замечаниях к своей самой обширной работе «Эмбриологические исследования червей и членистоногих» (1871 а), Ковалевский с предельной ясностью формулирует принципы теории зародышевых листков как образований, о гомологии которых следует говорить не только применительно к представителям одного типа животных, но и при сравнении между собой животных, относящихся к разным типам. Гомология зародышевых листков, по словам Ковалевского, говорит «о родстве типов, для которого мы находим у беспозвоночных доказательства на каждом шагу» (стр. 210).

Большое значение имеют данные Ковалевского, касающиеся способов обособления мезодермы и образования полости тела у различных животных, хотя его суждения на эту тему и не облечены в форму схематического построения, вроде позднейшей «теории целома» братьев Оскара и Рихарда Гертвиг; это обстоятельство не снижает их исторической ценности; наоборот, они, вследствие этого, охватывают большее количество фактов, чем любая из предложенных в дальнейшем схем. Сопоставление наблюдений Ковалевского над развитием сагитты, плеченогих и ланцетника позволяет прийти к выводу, что для всех этих форм, ныне объединяемых под именем вторичноротых, он с полной определенностью установил энтероцельное образование мезодермы. Наоборот, для кольчатых червей, по данным Ковалевского, характерен телобластический способ образования мезодермы; об этом открытии Ковалевского его биографы или забывают, или говорят вскользь, тогда как значение такого открытия чрезвычайно велико; от него ведет начало длинный ряд важных исследований эмбриологов, шедших по стопам Ковалевского.

Сделав теорию зародышевых листков широчайшим обобщением, справедливым для всех многоклеточных животных и тем самым являющимся основой монофилетического представления о происхождении животного мира, Ковалевский, вместе с тем, не смотрел на зародышевые листки, как на нечто застывшее. Эволюционное представление о зародышевых листках с особенной ясностью отражено в пространной (вопреки обыкновению)²² теоретической части работы по эмбриологии коралловых полипов, выполненной Ковалевским совместно с его другом марсельским профессором Марионом (1883). Эта часть статьи озаглавлена «Общие соображения о листках бластодермы у кишечнополостных и о природе мезодермы». В предварительном сообщении, напечатанном на четыре года ранее, Ковалевский высказал мысль, что покровный эпителий альционид и подстилающая его «мезодерма» являются просто эктодермой. Это мнение оспаривали О. и Р. Гертвиг²³, считавшие, что альциониды обладают всеми тремя зародышевыми листками. Опираясь на сравнительно-анатомические данные, Ковалевский возражает против точки зрения братьев Гертвиг и утверждает, что у кишечнополостных, по крайней мере у гидромедуз, а также у одиночных и колониальных сцифополипов слой, залегающий между экто- и энтодермой, нельзя отождествлять с мезодермой целомических животных. «Мы настаиваем,— говорится в работе Ковалевского и Мариона,— на своем утверждении, что кишечнополостные не обладают мезодермой в собственном смысле слова, гомологичной мезодерме вторичнополостных.... На наш взгляд, области, называемые у кишечнополостных «мезодермой»,... являются

²² Характерными для литературного стиля Ковалевского являются заключительные слова к работе, посвященной эмбриологии хитонов (1885): «Я заканчиваю этим изложение своих наблюдений над эмбриологией хитонов. Главные моменты можно легко уловить, и я полагаю, что могу избавить себя от того, чтобы специально подчеркивать общие соображения».

²³ О. и Р. Hertwig. Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. 1879, 224 S.



Александр Онуфриевич Ковалевский



Рис. 1. Плакета, выпущенная Петербургским обществом естествоиспытателей в 10-ю годовщину смерти А. О. Ковалевского (фотография с бронзового оригинала, хранящегося в Монетном отделе Эрмитажа; слева — лицевая сторона, справа — обратная).

дифференцировками вторичного порядка, производящими разного рода соединительные ткани, мышцы и нервы; они представляют только усложнение... двух первичных листков, эктодермы и энтодермы, и ... с точки зрения эмбриогенеза не соответствуют... истинному зародышевому клеточному листку, ... появление которого влечет за собой новые процессы формообразования» (стр. 43). Эти представления соответствуют точке зрения большинства современных зоологов и эмбриологов.

В своих работах Ковалевский, как правило, не строит филогенетических гипотез и касается вопросов филогении, отмечая только большую или меньшую близость изучаемой формы с другими. Так поступил он в классической работе 1883 г., излагающей наблюдения над развитием лопатоногого моллюска *Dentalium*.

В заключении к этой работе Ковалевский устанавливает сходство по типу дробления между лопатоногими моллюсками, с одной стороны, и пластинчатожаберными — с другой, а по характеру закладки нервной системы — сходство *Dentalium* также и с брюхоногими моллюсками. Далее он отмечает, что по признакам личиночных стадий *Dentalium*, вопреки мнению Лаказ-Дютье, не сходен с кольчатыми червями. Подобные сопоставления не только в настоящее время, но и читателями-современниками Ковалевского могли расцениваться в одном лишь смысле: большее или меньшее сходство признаков эмбрионального развития сравниваемых животных есть свидетельство большей или меньшей степени их филогенетического родства.

Таким образом, и это уже неоднократно отмечалось выше, А. О. Ковалевский в своих работах неуклонно и последовательно проводил эволюционный принцип.

В. В. Заленский в речи на XI съезде русских естествоиспытателей и врачей, посвященной памяти А. О. Ковалевского, указал «на эволюционную теорию как на главный импульс всей его деятельности. Это не было одним увлечением теорией, это было сознательное и ясное представление о великом