

Manoilenko K.V. (2005) *Ivan Parfen'evich Borodin* [Ivan Parfenievich Borodin], Moscow: Nauka.

Pautov A.A., Bubyreva V.A. (2013) "Kafedral'nye hroniki" [Department chronicles], *Vestnik SPbGU*, vol. 3, no. 3, pp. 4–28.

Richter Ya.A., Richter T.Ya. (2017) "Istoriia ukhoda akademika Rikhtera iz Instituta fiziologii rastenii AN SSSR" [The History of academician A.A. Richter ousting from the Plant Physiology Institute USSR AS], *Istoriko-biologicheskie issledovaniia*, vol. 9, no. 4, pp. 27–47.

DOI: 10.24411/2076-8176-2018-11976

М.М. Завадовский и динамика развития организма, или Об одной забытой программе изучения индивидуального развития

О.П. БЕЛОЗЕРОВ

Институт истории естествознания и техники РАН, Москва, Россия; o.belozеров@inbox.ru

Видный советский биолог Михаил Михайлович Завадовский получил известность прежде всего как автор работ по эндокринологической тематике; среди других его научных достижений были работы по физико-химической биологии, паразитологии, витаминологии и создание в 1920–1940-х гг. оригинальной исследовательской программы — динамики развития организма. Её целью было в первую очередь изучение индивидуального развития организма, но также изучение развития в живой природе в широком смысле — как «цикла превращений, начиная от яйцеклетки и до зрелого организма и от последнего до иначе построенного организма» — путём синтеза подходов физиологии, механики развития, генетики и науки об эволюции. В частности, Завадовский развивал представления о гормонах как механизмах наследственного осуществления, с помощью которых наследственная информация преобразуется в реальные признаки организма.

Идеи Завадовского, касающиеся динамики развития, парадоксальным образом не получили адекватных освещения и оценки в специальной литературе, хотя именно они были стержнем всей его деятельности. В силу ряда объективных и субъективных причин история биологии развития в СССР обычно выводится из деятельности группы учёных, которые были приверженцами механики развития — научной программы исследования индивидуального развития, предложенной В. Ру в 90-х гг. XIX в. Это в первую очередь Д.П. Филатов, а также Л.В. Полежаев, Н.А. Мануйлова, В.В. Попов, Т.А. Детлаф, Г.В. Лопашов, Г.А. Шмидт, И.И. Шмальгаузен, Б.И. Балинский, Н.И. Драгомиров и др. В этом ракурсе единственным истоком биологии развития в СССР предстаёт механика развития, а Завадовский в лучшем случае является автором частных исследований влияния гормонов на онтогенез. Такая точка зрения, на взгляд автора данной статьи, серьёзно искажает историческую правду, которая заключается в том, что динамика развития была полноценной научной программой, официально признанной в СССР в качестве научной дисциплины, которая существовала и эволюционировала параллельно с механикой развития и должна рассматриваться как ещё один исток биологии развития в Советском Союзе. Задача настоящей статьи, таким образом, — вернуть динамике развития её заслуженное место в истории биологии, проанализировав историю её возникновения, развития и причины её заката.

Ключевые слова: М.М. Завадовский, В. Ру, Д.П. Филатов, динамика развития организма, механика развития организма, морфогенетика, научная программа.

The Road to the Future: the History of "The Little Botanists" Society

Ya.A. RICHTER¹, M.P. GLEBOV², T.Ya. RICHTER³

¹ Saratov State University, Saratov, Russia; errato19@gmail.com

² independent researcher, St. Petersburg, Russia

³ independent researcher, Philadelphia, USA

Historically, the term "Little Botanists" used to designate a community of the young people who had just started their scientific careers after graduation from the St. Petersburg University in the late XIX — early XX centuries. The society emerged amidst robust development of the botanical science in Russia. At that time V.V. Dokuchaev and A.N. Beketov initiated extensive soil geographic and geobotanical prospecting in various regions of European Russia. The society meetings had been unofficial and informal, unlike meetings of their senior colleagues — professors of the Imperial St. Petersburg University, members of the Botanical section of the Imperial St. Petersburg Society of Naturalists and the Imperial Academy of Sciences. Many of them made their first steps there and later on became prominent scientists. The most famous were A.N. Krasnov, G.I. Tanfiliev, S.G. Navashin, V.L. Komarov, S.P. Kostychev, A.A. Richter, N.A. Maximov, B.L. Isachenko, V.N. Sukachev, D.I. Ivanovsky, M.S. Tsvet, to name a few. Their association had been functioning for almost two decades and involved several generations of scientists. Thanks to them, new directions were established and developed in Russian biology, including experimental studies of live processes in plants and microorganisms. These new scientific approaches determined to a large extent the advances in botany and plant physiology in Russia for many decades.

Keywords: "Little Botanists", floristics, geobotany, biochemistry, plant physiology, A.S. Famintsyn, I.P. Borodin, D.I. Ivanovsky, M.S. Tsvet, V.L. Komarov, A.A. Richter.

Введение

Михаил Михайлович Завадовский (1891–1957) вошёл в историю биологии в первую очередь как автор работ по эндокринологической тематике, из которых важнейшими были исследования закономерностей формирования половых признаков

у птиц и млекопитающих под воздействием половых желез, разработка метода искусственного многоплодия сельскохозяйственных животных и формулирование применительно к эндокринологии принципа обратных связей. Среди других его научных достижений были работы по физико-химической биологии, паразитологии, витаминологии и создание в 1920–1940-х гг. оригинальной исследовательской программы — динамики развития организма. Её целью было в первую очередь изучение индивидуального развития организма, но также изучение развития в живой природе в широком смысле этого слова — как «цикла превращений, начиная от яйцеклетки и до зрелого организма и от последнего до иначе построенного организма» (Завадовский, 1931, с. 4) — путём синтеза подходов физиологии, механики развития, генетики и науки об эволюции. В частности, Завадовский развивал представления о гормонах как механизмах наследственного осуществления, с помощью которых наследственная информация преобразуется в реальные признаки организма.

Идеи Завадовского, касающиеся динамики развития, парадоксальным образом не получили адекватных освещения и оценки в скудной литературе по истории биологии развития в СССР, хотя именно они были стержнем всей его научной деятельности. В силу ряда объективных и субъективных причин в соответствующих историко-научных работах основное внимание уделяется деятельности группы учёных, работавших в парадигме механики развития — научной программы исследования индивидуального развития, предложенной В. Ру в 90-х гг. XIX в. Это в первую очередь Д.П. Филатов, чья работа 1916 г. (Филатов, 1916) считается первой российской работой по механике развития, а также Л.В. Полежаев, Н.А. Мануйлова, В.В. Попов, Т.А. Детлаф, Г.В. Лопашов, Г.А. Шмидт, И.И. Шмальгаузен, Б.И. Балинский, Н.И. Драгомиров и др. Работы же Завадовского по динамике развития упоминаются вскользь, как нечто довольно туманное; при этом остаются совершенно непонятны суть этого направления и мотивы, руководившие Завадовским при его создании. Вот два примера:

С именем М.М. (Завадовского. — *О.Б.*) связано создание у нас в стране экспериментального направления в биологии, посвященного причинному изучению закономерностей индивидуального развития, в особенности в постэмбриональный период (динамика развития). Он не только пропагандировал значение причинного изучения онтогенеза, внёс в него большой личный вклад, но и создал школу учеников, которые разрабатывали разные аспекты динамики развития. После организации им в стенах Московского университета кафедры динамики развития началась систематическая подготовка кадров в этой области (Крушинский, 1981, с. 5).

К концу 30-х годов у М.М. Завадовского возникла потребность объединить различные подходы и многообразные материалы, получаемые при причинном изучении развития животных, в единую науку; эту науку он назвал динамикой развития организма. Михаил Михайлович писал, что ведущей проблемой, организующей весь многообразный материал, можно считать раскрытие движущих сил развития организмов, изучение роли и удельного веса внешних и внутренних факторов этого развития и использование их на нужды человека и народного хозяйства <...> В 1930 г. М.М. Завадовский организовал в Московском университете кафедру, которой дал название «Кафедра динамики развития организма». На ней началась систематическая подготовка студентов по этой специальности (Детлаф, Саченко-Завадовская, 1991, с. 433).

И хотя те же авторы отмечают, что «не вызывает сомнений, что это направление науки (динамика развития. — *О.Б.*), развившееся на стыке экспериментальной эмбриологии, гене-

тики и физиологии, является одним из предшественников современной биологии развития и входит в нее как составная часть» (там же, с. 433), всё же гораздо чаще родословие биологии развития в СССР ведётся от механики развития, а Завадовский в лучшем случае предстает как автор частных исследований влияния гормонов на онтогенез¹. Такая точка зрения, на взгляд автора данной статьи, серьёзно искажает историческую правду, которая заключается в том, что динамика развития была полноценной научной программой, официально признанной в СССР в качестве научной дисциплины, которая существовала и эволюционировала параллельно с механикой развития и действительно должна рассматриваться как ещё один исток биологии развития в Советском Союзе. При этом механику развития и динамику развития отнюдь не разделяла пропасть — в чём-то они дополняли друг друга, между исповедовавшими их сообществами существовала циркуляция людей и идей, но во всяком случае это были две чётко разграниченные программы с разным генезисом, манифестами, исследовательскими подходами и институциональной базой.

Задача настоящей статьи, таким образом, — вернуть динамике развития её заслуженное место в истории биологии, проанализировав историю её возникновения, развития и причины её заката. История этого направления вскользь уже затрагивалась на страницах «Историко-биологических исследований» в работе автора данной статьи (Белозеров, 2012), посвящённой истории развития морфогенетики, которую можно рассматривать как промежуточную стадию в формировании динамики развития, и очень кратко — в докладе на одной из конференций (Belozerov, 2016). Теперь пришёл черёд более полного и тщательного исследования.

Становление динамики развития

Интерес к проблемам индивидуального развития пробудился у Завадовского во второй половине 1910-х гг. До того он, сначала студент, а потом сотрудник Н.К. Кольцова, работал в парадигме молодой тогда физико-химической биологии, занимаясь изучением физико-химических свойств скорлупы яиц *Ascaris megalcephala*. Как он отмечал, в это время (имеется в виду вторая половина 1910-х гг.)

в моих научных интересах стал обнаруживаться заметный перелом, я стал отходить от работы с яйцами аскариды, внимание мое было увлечено переопределением пола (я работал на коловратках), и все острее становилась для меня проблема отыскания причин индивидуального развития.

¹ Вот, например, резюме вклада Завадовского в биологию, сделанное Л.Я. Бляхером в очерке истории исследований индивидуального развития в СССР за 50 лет его существования: «Изучал значение эндокринных желез для постэмбрионального морфогенеза, особенно роль половых гормонов в развитии вторичных половых признаков у птиц и млекопитающих. Использовал влияние гормона гипофиза на процесс овуляции и разработал практически ценный метод гормональной стимуляции многоплодия у овец инъекцией препарата, содержащего стимулирующий овуляцию гормон <...> Разработал теорию гуморального взаимодействия органов — принцип взаимно противоречивого, или плюс — минус взаимодействия» (Бляхер, 1967, с. 475, подпись под портретом). О динамике развития — ни слова, хотя Бляхер, как один из ближайших учеников Завадовского, был прекрасно осведомлён о его работах.

Огромное впечатление произвела на меня работа (автора, к сожалению, уже не помню), которая показала, что метаморфоз у амфибий осуществляется под воздействием щитовидной железы. Я стал усиленно обдумывать проблемы индивидуального развития животных, все более и более убеждаясь, что эта широкая проблема является по существу основной в биологии (Завадовский, 1991, с. 117).

Первым серьёзным вкладом Завадовского в новую для себя область стали работы по изучению закономерностей формирования пола под воздействием эндокринных желез, проведённые им в 1919–1921 гг. в заповеднике «Аскания-Нова» и Крыму. Излагая позднее результаты этих работ, он особо подчёркивает контекст, в котором они проводились:

...к проблеме о происхождении признаков пола необходимо подходить с морфогенетической точки зрения, в широком смысле этого понятия. Это проблема механики развития, или физиологии формообразования. Практиковавшийся до сего времени чисто физиологический подход к анализу проблемы не исчерпывает полноты ее (Завадовский, 1922b, с. 12).

То есть к изучению формирования половых признаков Завадовский подошёл не как физиолог, а как, говоря современным языком, специалист в области биологии развития. Именно исследования Завадовского 1919–1921 гг. стали отправной точкой для формирования динамики развития. Первые наметки этой новой науки прослеживаются уже в его печатных работах 1922–1924 гг. (Завадовский, 1922a, 1922b, 1923a, 1923b, 1923c, 1923d, 1924), в которых даётся изложение результатов исследований в «Аскании-Нова» и Крыму; более-менее зрелая версия динамики развития сложилась к началу 1930-х гг. и была подвергнута ревизии в 1935–1936 гг.

Экспериментальная часть его работы в «Аскании-Нова» и Крыму состояла в изучении закономерностей влияния половых желез на образование половых признаков. Объектом исследования были главным образом птицы (преимущественно куры, в меньшей степени фазаны и утки) и в меньшей степени некоторые представители млекопитающих (нильгау, «оленокосы» (гарны), быки серой украинской породы). Методы, применявшиеся Завадовским, включали кастрацию самцов и самок, гомотрансплантации (пересадки предварительно кастрированным животным половым желез того же пола в пределах одного вида), гетеротрансплантации (пересадки предварительно кастрированным животным половых желез противоположного пола в пределах одного вида), получение искусственных гермафродитов (самцов с дополнительными яичниками и самок с семенниками), пересадку половых желез одного вида особям другого вида.

Опыты, проведённые на курах, показали, что при полной кастрации в их организме происходят значительные изменения. У петухов, не достигших половой зрелости, гребень, бородачки и сережки сохраняют ювенильную бледность и малый размер, у половозрелых особей гребень, бородачки и сережки постепенно уменьшаются в размере, пока не достигнут размеров головного убора петухов, кастрированных в неполовозрелом состоянии. Корпус кастратов имеет более горизонтальное по сравнению с нормой положение, петух не выпячивает грудь, хвост занимает горизонтальное положение, окраска и форма пера в целом остаются петушьими. Изменения в скелете выражаются в сужении груди, уменьшении черепной коробки и удлинении трубчатых костей конечностей, для внутренних органов характерна редукция семяпроводов и недоразвитие половых сосочков в клоаке. Радикально изменяется поведение — кастрат не пре-

следует и не топчет кур, практически не поёт, не предупреждает об опасности. Куры же в результате кастрации при очередной линьке надевают петушиный наряд как по форме пера, так и по его окраске. На ногах у них вырастают петушьи шпоры. Таким образом, «результаты кастрации петухов и кур приводят нас к выводу, что кастрат-самец до деталей подобен кастрату-самке» (Завадовский, 1922b, с. 43).

Односторонние кастрации не оказывали никакого эффекта на вид и поведение петухов, в случае их неполных кастраций (когда после проведённой операции через некоторое время семенники регенерировали) половые признаки восстанавливались по мере регенерации семенника. Опыт гомотрансплантации у одного из петухов показал, что в этом случае половые признаки развиваются нормально.

Результаты опытов, проведённых на фазанах и утках, в целом соответствовали результатам опытов на курах: самцы сохраняли своё оперение, но теряли половой инстинкт, а самки после линьки надевали самцовое перо.

У млекопитающих же картина была прямо противоположной:

Результаты кастрации самцов нильгау, гарна и украинского быка вполне отчетливо говорят нам, что покров самки в потенции присущ и самцу. Покров нормального самца формируется под воздействием семенника.

Покров самки формируется без участия полового гормона и носит внеполовый характер.

Результат этот обратен тем данным, которые я установил для птиц. У последних внеполовым является наряд самца (там же, с. 166).

Из своих наблюдений над оперированными животными Завадовский сделал вывод, что все вторично-половые признаки можно разделить на «независимые» (формирующиеся без участия половой железы, хотя под влиянием последней их развитие может быть остановлено или модифицировано) и «зависимые», или истинно вторично-половые, признаки, формирующиеся только под воздействием половой железы. У кур примером первых являются шпоры, тип пигментации и форма пера, вторых — головной убор, пение, поведение. Для объяснения этого феномена Завадовский сперва предположил, что семенники вырабатывают особый «мужской» гормон *маскулинизин*, а яичник — «женский» гормон *феминизин*. В первом случае у самцов гормон стимулирует развитие «зависимых» вторично-половых признаков (например, мощного гребня), во втором — тормозит рост шпор и петушиного пера. Схематично эту мысль Завадовский выразил в виде формулы $X + Y \rightarrow A$, где X — реагирующая ткань, Y — раздражитель, A — сформировавшийся признак. В дальнейшем, однако, оказалось, что картина сложнее: в экспериментах по гетеротрансплантациям и при наблюдении регенерации яичников у куриц-кастратов были получены данные, что

половая железа курицы может отделять как начало, определяющее развитие куриных признаков, так и начало, определяющее развитие петушьих признаков <...> Курица бисексуальна и гетеросексуальна в смысле потенциального содержания мужского и женского половых гормонов (там же, с. 71)².

² Согласно современным представлениям, семенники и яичники птиц вырабатывают довольно большое число различных гормонов, из которых только некоторые являются половыми. Так, за формирование мужских половых признаков ответственны андрогены (и в первую очередь тестостерон), производимый семенниками, за формирование женских — эстрогены (прежде всего эстрадиол) и прогестерон, вырабатываемые яичниками, однако последние вырабатывают

Так, если в случае пересадки кастрированной курице семенников она приобрела в целом облик петуха, то при пересадке кастрированному петуху яичника у оперированного животного проявлялись и женские (тип оперения, головной убор, посадка корпуса, костяк), и некоторые мужские (в слабой форме самцовый инстинкт и пение) признаки. При длительном же наблюдении за кастрированными курицами у некоторых из них можно было наблюдать одновременное восстановление и куриных (оперение), и петушиных (головной убор, поведение, пение) признаков. Проведённое Завадовским вскрытие показало, что у таких кур либо начинает функционировать правый яичник, в норме остающийся неразвитым, либо регенерирует левый, что наводит на мысль, что яичник является источником гормонов обоих типов.

Относительно природы половых гормонов в тот момент Завадовский ничего определённого сказать не мог, но обсудил некоторые из возможных вариантов³.

Как уже говорилось выше, формирование половых признаков было для Завадовского лишь своего рода модельным объектом для изучения механизмов индивидуального развития в целом. Как же он интерпретировал полученные результаты в этом контексте?

Завадовский выстраивает следующую логическую схему, которой описывает формирование половых признаков в ходе онтогенеза. Из данных эмбриологии, говорит он, известно, что обычно каждый бластомер дробящегося зародыша имеет определённую судьбу, формирует определённую ткань, таким образом, по положению бластомера можно предсказать его судьбу. В этом смысле, пользуясь терминологией Г. Дриша, каждый бластомер имеет своё *проспективное значение*. Однако также известно, что в некоторых случаях бластомеры могут менять своё *проспективное значение* и, например, давать начало целому организму, а не только какой-то ткани или органу, как в норме. В этом смысле их *проспективная потенция* шире, чем их *проспективное значение*. Эта закономерность выполняется и для целых тканей, когда, например, в ходе регенерации ткани одного органа могут сформировать другой орган.

Применительно к рассматриваемому Завадовским случаю *проспективная потенция* соматических тканей самца и самки одинакова, эти ткани *эквивалентны*, а их *проспективное значение* определяется воздействием маскулинизина и феминизина. Таким образом, «проблема происхождения пола в нашем представлении сводится к проблеме дифференцировки клеточных элементов, производящих половые гормоны» (там же, с. 108).

На какой же стадии и благодаря каким «клеточным элементам» начинается секреция половых гормонов?

С одной стороны, Завадовский был «готов думать», что «дифференциация ткани половой железы <...> сама является продуктом дифференцированного воздействия полового гормона» (там же, с. 108). По его мнению, «тонкий цитологический анализ дает довольно убедительные доводы в пользу того, что самец отличается от самки уже на стадии нераздробившейся оплодотворенной яйцеклетки (количеством, иногда и формой хромосом)» (там же, с. 108)⁴, и он делает

и определённое количество андрогенов, так что предположение Завадовского о «бисексуальности» курицы оказалось справедливым. Подробнее о современном состоянии репродуктивной эндокринологии птиц см.: *Hormones and Reproduction of Vertebrates...* (главы 2 и 3).

³ Более подробно об этом см.: Белозеров, 2012, с. 13–14.

⁴ Под «тонким цитологическим анализом» в данном случае Завадовский подразумевает накопленные к началу 1920-х гг. данные о том, что самцы и самки различных видов могут отличаться своими хромосомными наборами. Например, самцы могут иметь на одну хромосому меньше, как у некоторых насекомых, или иметь кроме аутосом половые хромосомы X и Y в противоположность двум X у самок.

вывод, что «нет ничего неприемлемого в допущении, что специфическая половая секреция начинается уже с момента закладки дифференцированной зародышевой клетки» (там же, с. 108), хотя и оговаривается, что «в настоящее время трудно сказать, служит ли “половая” хромосома лишь показателем пола, или в хромосоме мы находим тот субстрат, который определяет своим присутствием образование полового гормона» (там же, с. 109). В таком случае половые гормоны оказываются не продуктами половых желез, регулирующими функции организма на том уровне организации живого, которым занимается физиология, а механизмом реализации наследственной информации: нечто, являющееся носителем наследственных свойств, каким-то образом влияет на образование гормонов, начиная со стадии зиготы, а уже те управляют развитием организма. В книге, вышедшей годом позже, для обозначения подобных гормонов, не просто регулирующих физиологические функции организма, но «обуславливающих развитие формы животных», Завадовский ввёл термин «морфогормоны» (Завадовский, 1923b, с. 19). Функции половых желез, роль скоро от них не зависит развитие половых признаков, в такой схеме остаются непонятными.

С другой стороны,

наше допущение дифференциальной секреции уже на первых стадиях дробления можно себе представить или в той форме, что уже на этой ранней стадии развития отделяется маскулинизин и феминизин со всеми их свойствами; или, при допущении, что половой гормон представляет собою сумму компонентов, мы можем себе мыслить, что на ранних стадиях функционируют одни, на последующих — другие компоненты (Завадовский, 1922b, с. 109).

Сам Завадовский склонялся ко второму предположению, отмечая, что «на основании материалов, которыми я располагаю в настоящее время, более приемлемо допущение, что последовательность в развитии определяется в значительной мере последовательностью в формировании секреторных тканей и их гормонов» (там же, с. 110), или, то же иными словами: «на первых стадиях дробления возможно существование дифференциальных половых гормонов, но они, следует думать, не те, что маскулинизин и феминизин постэмбрионального возраста» (там же, с. 111).

Половым железам в этой схеме, судя по всему, и отводилась роль источника маскулинизина и феминизина «постэмбрионального возраста» (напрямую об этом Завадовский не пишет), вероятно, именно так нужно интерпретировать его слова о том, что «проспективное значение бластомеров и тканей определяется отчасти при посредстве гормонов, отделяемых или соседними клетками, или особыми центрами, — железами» (там же, с. 115). И — общий вывод: «В гормонах мы находим ответственное формативное начало, а в нашей “формуле”: $X + Y \rightarrow A$ или $a, b, c... + Y_a, Y_b, Y_c... \rightarrow A, B, C...$ мы видим выражение процесса морфогенеза» (там же, с. 115). Хотя, конечно, Завадовский не думает, что

весь морфогенез может быть исчерпан путем анализа взаимодействия химических факторов — гормонов — и реагирующих клеток. Многие физико-химические и физические факторы внутренней и внешней природы, несомненно, принимают ответственное участие в дифференцировке тканей зародыша, помимо гормонов (там же, с. 115).

Формулируя свою концепцию гормональной природы механизма реализации наследственности, Завадовский не знал, что в этом вопросе у него был как минимум один предшественник — видный французский эндокринолог Эжен Глей⁵.

⁵ Эжен Глей (*Marcel Eugène Émile Gley*, 1857–1930) — французский медик и биолог, один из отцов-основателей эндокринологии. Образование получил на Медицинском факультете

Глей среди «внутренних секретов» организма, отделяемых разными тканями и органами, наряду с гормонами, которые регулируют физиологические функции организма, выделял особые морфогенетические вещества *гармозоны* (*harmosones*, от греч. ἄρμόζω — управляю, руковожу). Железы, их продуцирующие, таким образом, образовывали группу желез морфогенетического действия, т. е. оказывающих влияние на формирование структур организма; в неё, по мнению Глея, входили внутрисекреторная часть семенников, жёлтое тело яичников, щитовидная железа, гипофиз, тимус⁶.

Однако если Завадовский не знал идей Глея во время работы в «Аскании-Нова» и Крыму, к моменту написания книги «Пол животных и его превращение (механика развития пола)» он уже был о них осведомлён и признал их сходство со своими, отметив, что «французский исследователь Глей называет гормоны, вызывающие изменение формы, гармозонами (такое написание в тексте. — О.Б.). Я сохраняю предложенный мною термин — морфогормон, введенный до знакомства с работами Глея, опубликованными в последние годы войны» (Завадовский, 1923b, с. 53, сноски).

Характерной особенностью подхода Завадовского к изучению механизмов морфогенеза является понимание им важности привлечения для объяснения явлений индивидуального развития данных генетики («гибридологии»). Из осознания необходимости взаимосвязанного изучения развития и наследственности, а позднее и эволюции, для понимания живых процессов и управления ими, как нам представляется, и берёт начало его динамика развития. Синтез науки об индивидуальном развитии и генетики Завадовский предлагал осуществить в виде нового научного направления, для которого он предложил название *морфогенетика*. Её задачей, в поздней редакции, было

вскрыть причинный ряд явления, ведущий от гена (части хромосомы) к фенотипическому его выражению в форме признака <...> [и] выяснить форму осуществления признака и участия в этом процессе гена, чтобы тем самым вскрыть природу последнего (Завадовский, 1929, с. 105)⁷.

Словосочетание «динамика развития организма» в печати впервые мелькает в книге Завадовского 1923 года, где ему, судя по контексту, не придаётся никакого концептуального содержания⁸, и в следующий раз появляется в работе «Проблемы динамики развития», представляющей собой изложение речи Завадовского на коллоквиуме («коллоквиум») Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка в декабре 1926 г. (Завадовский, 1927). В этой статье Завадовский использует его ещё не как имя собственное (название новой дисциплины), а как обозначение процесса развития организма. Так, говоря о предпосылках успешного развития биотехники — науки об управлении развитием организма — он считает, что для этого

в Нанси, работал на Медицинском факультете в Париже, там же в Музее естественной истории и в Коллеж де Франс (подробнее о нём см.: Белозеров, 2014).

⁶ Подробнее о концепции Глея см.: Белозеров, 2014.

⁷ Содержание термина «морфогенетика» в работах Завадовского претерпело определённую эволюцию, подробнее об этом и о морфогенетике в целом см.: Белозеров, 2012.

⁸ Фраза звучит так: «Взаимодействие между атомами создает химические реакции. Взаимоотношение между генами создает, очевидно, динамику развития организма — реакцию развития» (Завадовский, 1923b, с. 98). В ряде своих предыдущих работ я упустил это упоминание динамики развития и писал, что впервые этот термин употреблен в работе Завадовского 1927 г.

в срочном порядке необходимо построить *теорию динамики организма* (выделено мной. — О.Б.), необходимо дать руководящие принципы анализа, выяснить центры формообразовательной индукции (организаторы, морфогормоны), установить степени потенции тканей, законы взаимодействия ткани и раздражителя и т. д. (Завадовский, 1927, с. 276).

Как видно из процитированного фрагмента, здесь «динамика развития» (процесс) фигурирует как предмет науки — «теории динамики развития».

Однако уже год спустя в его докладе на III Съезде зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде в декабре 1927 г. появляется и понимание «динамики развития» как новой науки. Здесь же Завадовский впервые очертил круг задач последней:

Задача динамики развития состоит в том, чтобы настойчивым и последовательным анализом вскрыть постепенно осложняющийся ряд формообразовательных агентов, выяснить те относительно немногие действующие элементы, с которых начинается волна онтогенетических реакций (Завадовский, 1928a, с. 167).

Эти две интерпретации термина — как процесса и как дисциплины — некоторое время сосуществовали в работах Завадовского, подчас буквально в одной фразе:

Взаимодействие между генами создает, есть основание думать, динамику развития (процесс. — О.Б.) организма. Динамику развития (науку. — О.Б.) должно интересоваться прежде всего не то, как распределяются гены по зародышевым клеткам и каковы закономерности этого распределения, а то, какова механика участия генов в развитии органов и признаков индивида (Завадовский, 1928b, с. 138).

Как видно из двух последних цитат, в 1927–1928 гг. динамика развития — это ещё синоним морфогенетики, но мысль Завадовского не стоит на месте, и скоро синонимия пропадает. В своей книге 1931 г. «Динамика развития организма», в которой он систематизировал свои научные идеи, Завадовский ставит перед динамикой развития новые, гораздо более амбициозные задачи. По его мнению, в биологии накопилось огромное количество экспериментальных данных, нуждающихся в систематизации. Последнее, в свою очередь, достижимо, только если будет найдена основная идея, которая могла бы «служить осью всего идейного содержания» (Завадовский, 1931, с. 3). Такой идеей, по его мнению, должна была стать «идея развития», идея о том, что

всякое наблюдаемое в данный момент явление, и в том числе форма и организация животного, которая служила главным объектом исследования зоолога, представляет собою лишь этап на пути бесконечного непрерывного процесса.

Любой признак животного, которым интересуется зоолог, образуется в процессе развития и существует во всех своих деталях лишь малое время. Образовавшись из ему предшествующего признака, он тотчас же превращается в свое производное. Любой признак любого индивидуума является звеном в цикле индивидуального развития; любой признак, характеризующий вид, является звеном в процессе развития вида.

Индивидуальное и видовое развитие связывается воедино цепью явлений наследования; последние маскируют наличие двух самостоятельных движений в общем клубке процессов жизни (там же, с. 3–4).

Завадовский полагал, что накопление биологических знаний происходит по шести основным направлениям-наукам:

1. Анатомия с гистологией — учение о структуре организма.
2. Физиология — учение о функциях организма.
3. Эмбриология — учение об изменениях в структуре на протяжении жизни индивидуума.
4. Механика развития — учение о причинах индивидуального развития.
5. Генетика —
 - а) учение о распределении признаков в потомстве (менделизм),
 - б) учение о механике наследования (морганизм).
6. Учение об эволюции —
 - а) палеонтология,
 - б) учение о механике происхождения видов животных и растений.

Их, по его мнению, можно разделить на «динамические» и «статические». «Динамические» науки — физиология, механика развития, генетика⁹ и учение об эволюции — пользуются экспериментальными методами и изучают причины изменения живого, «статические» — анатомия и эмбриология — имеют своей целью изучение формы живого и пользуются описательными методами. Завадовский считал, что три «динамические» науки — механика развития, генетика и эволюционное учение — настолько взаимосвязаны благодаря тому, что делают акцент на изменении, текучести живого, что для его более успешного познания их необходимо объединить в одну междисциплинарную отрасль знания, которая и получила название динамики развития организма. Говоря его словами:

Нам мыслится, что механика развития, генетика и учение об эволюции объединятся в единое целое, если жизненную форму и функцию данного момента рассматривать как звено непрерывной цепи явлений, если на форму и функцию взглянуть не со статической, а с динамической точки зрения.

Всякий организм непрерывно изменяется. Условия развития в пределах индивидуума, от яйцеклетки до зрелого организма и вплоть до смерти, анализирует механика развития (здесь и далее разрядка в оригинале. — *О.Б.*).

Но смертью непрерывный ряд процессов не заканчивается. Организм способен дать начало новому организму, который совершает тот же цикл превращений почти с фотографической точностью. Условия сходства в развитии отдельных звеньев (механику наследования) изучает генетика наряду с механикой развития. Генетика является прямым продолжением механики развития на путях изучения цикла превращений.

Условия, которые определяют отклонения от нормы развития и создают новые наследственные формы его, изучает наука об эволюции наряду с механикой развития и генетикой.

Изучение цикла превращений, начиная от яйцеклетки и до зрелого организма и от последнего до иначе построенного организма, захватывает ряд этапов и по праву называется нами в целом учением о динамике развития (там же, с. 4–5).

Как видно, Завадовский обосновывает необходимость создания динамики развития в весьма расплывчатых выражениях и без достаточной аргументации, поэтому неудивительно, что его идеи встретили непонимание и критику его коллег. Она будет

⁹ Поначалу Завадовский отнес генетику к статистическим наукам, об этом см. ниже.

рассмотрена ниже; также мы попытаемся проанализировать истоки динамики развития, её характерные черты и причины, побудившие Завадовского сформулировать программу динамики развития и отстаивать её право на существование, несмотря на критику.

Восприятие динамики развития советским биологическим сообществом

Восприятие идей Завадовского, которые легли в основу динамики развития организма, советским биологическим сообществом с самого начала было непростым. Сначала подверглось критике положение динамики развития о разделении наук на динамические и статические. Впервые оно было артикулировано в 1927 г. в докладе Завадовского «Гены и их участие в осуществлении признака», состоявшемся в Коммунистической академии¹⁰. Тогда, полагая, что «центр внимания биологов сосредотачивается за последнее время на двух основных главах биологии: одна из них — механика развития, другая — генетика» (Завадовский, 1929, с. 100), он попытался

с методологической точки зрения продифференцировать те основные проблемы, которые интересуют механику развития и генетику, и определить специфические черты каждой из этих двух дисциплин и на конкретной проблеме показать сферу их работы и взаимоотношение (там же, с. 100).

Проводя далее демаркационную линию между генетикой и механикой развития по трём критериям — постановка проблемы, метод, которым пользуется наука, и объект исследования — Завадовский утверждал, что «механика развития интересуется причинами или условиями индивидуального развития», а «генетика... изучает, говоря в самой общей форме, законы наследования» (там же, с. 101); главными методами механики развития являются экстирпация, трансплантация и изучение регенерации, а у генетики главный метод — скрещивание; объекты исследования — животные и растения — у обеих наук совпадают, «но этого мало, мы думаем, что можно детализировать этот вопрос и отметить одну довольно характерную черточку, которая отличает механику развития от генетики». И далее звучит идея о разделении наук на динамические и статические, причем генетика, в отличие от механики развития, относится к статическим наукам поскольку, «объектом исследования механики развития является динамика явления», а «современная генетика интересуется статикой. Она интересуется признаком в законченных его чертах, его выявлением от поколения к поколению» (там же, с. 101).

Утверждение о «статичности» генетики встретило твердый отпор присутствовавших на докладе генетиков. С. Г. Левит¹¹, например, дал целый мини-анализ этой проблемы:

Неверно утверждать, будто объектом генетики является статика. Возьмем мутационный процесс. Разве это статика? Вряд ли вы будете это утверждать. А ведь изучением процесса

¹⁰ Доклад опубликован в 1929 г.: Завадовский, 1929. О том, что он сделан в 1927 г., имеется указание в: Завадовский, 1931, с. 385, сноска.

¹¹ Соломон Григорьевич Левит (1894–1938) — основоположник советской медицинской генетики, директор Медико-биологического института (1930–1937).

становления генов, процесса их образования, наследственной изменчивости вообще, не занимается никакая другая наука, кроме генетики: учение же о мутациях лежит в основе современной эволюционной теории. Наконец, генетика занимается не только индивидуальным организмом: ее предметом является также учение о популяции, законы, существующие в популяции. Вряд ли вы, однако, будете утверждать, что последняя — это статика. Неправильно вообще методологически абсолютно противопоставлять статику динамике, ибо статика есть не что иное, как частный случай динамики, ибо абсолютной «статики» мы не знаем (там же, с. 123).

Ему вторят М.М. Местергази и Н.П. Дубинин¹²: первый полагает, что «сводить генетику к изучению комбинаций в то время, когда в центре нашего внимания стоит проблема природы трансгенаций, разумеется, нельзя» (там же, с. 127), а второй отмечает, что

глубоко неправ М.М., утверждая, что генетика только статику и изучает, а процессами динамики занимается механика развития. В генофонде протекают неустанные процессы изменений, возникают новые гены, положительный или отрицательный отбор изменяет концентрацию генов, вслед за чем идет смена фенотипов, потоки мигрирующих организмов уносят с собой известные наборы генов и делаются центром их диффузии в новых ареалах обитания и т.д. Беспереывным процессам изменения подвержена и наследственная структура отдельного организма, идущий мутационный процесс (понимаемый нами в широком смысле этого термина) изменяет лицо хромосомного комплекса организма, данная форма которого представляет собой продукт длительной истории. И все эти процессы динамики изучаются генетикой. Но вместе с тем совершенно ясно, что динамические процессы, изучаемые генетикой, коренным образом отличаются от процессов, подлежащих изучению механики развития. Генетика изучает динамику изменений наследственной структуры организмов, передачей которой от родителей к детям (через яйцо и спермий) обеспечивается наследственная преэминентность поколений, а изменение этой структуры составляет материал для процесса эволюции. Динамические процессы, изучаемые механикой развития, — это процессы реализации генотипа, т.е. процессы, которые от оплодотворенной яйцеклетки ведут с очень большой предопределенностью (при неизменной среде) к вполне развившемуся организму. Другими словами, там, где кончается генетика (начало развития организма), там начинается механика развития, и нет сомнения, что обе эти столь близкие дисциплины очень много сумеют сказать друг другу (там же, с. 132).

Эта критика была услышана, и когда мы вновь встречаем рассуждения Завадовского о «динамических» и «статических» науках в его труде «Динамика развития организма», генетика уже числится среди наук «динамических». Впрочем, как мы увидим ниже, биологическое сообщество было против не только именованная генетики «статической» наукой, но и вообще разделения наук на «динамические» и «статические».

В 1930–1931 гг. другим объектом для критики стали представления Завадовского о морфогенетических процессах как процессах «реактивных», т.е. «имеющих своим основным реакцией какой-либо ткани, группы тканей на тот или иной раздражитель, в результате чего образуется определенный признак» (Токин, 1931, с. 129), причём главными его оппонен-

¹² Михаил Михайлович Местергази (1884–1954) — советский генетик, работавший в ряде московских вузов и в годы Великой Отечественной войны — в Томском государственном университете. Николай Петрович Дубинин (1906–1998) — советский генетик, заведующий отделом генетики (с 1938 г. — лаборатория цитогенетики) Института экспериментальной биологии (1932–1948), организатор Института цитологии и генетики СО АН СССР (1957) и Института общей генетики АН СССР (1966). Член-корреспондент (1946), академик (1966) АН СССР.

тами стали его собственные сотрудники Б.П. Токин и М.С. Мицкевич¹³. Имея отчётливый идеологический подтекст, их критика, первоначально атаковавшая «принцип реактивности» процессов развития, трансформировалась в обвинения Завадовского в «механицизме» — серьёзное «прегрешение» для того времени (об этом ниже).

Первый ход сделал Токин: в начале 1931 г. появилась его статья «Формообразовательный процесс и формула $X + Y \rightarrow A$ (критические замечания по поводу работ М. Завадовского и сотрудников руководимой им Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка)», в которой он подверг анализу «морфогенетическую формулу» $X + Y \rightarrow A$, с помощью которой Завадовский изначально описывал формирование вторично-половых признаков (напомним, что в ней X — реагирующая ткань, Y — раздражитель (например, половой гормон), A — вторично-половой признак (Завадовский, 1922b, с. 53). Но постепенно, как отмечает Токин,

в работах Завадовского и большинства других работ формула $X + Y \rightarrow A$ приобретает универсальную значимость (разрядка в оригинале. — О.Б.). Она применяется к самым разнообразным группам формообразовательных явлений. В большинстве основных работ как самого М. Завадовского, так и сотрудников лаборатории¹⁴ дается обоснование той мысли, что вообще всякий формообразовательный процесс, всякое вообще биологическое явление можно изучать, отыскивая и исследуя раздражитель, изучая ткань, или орган, или организм как объект реакции и выясняя взаимодействия X и Y , изучать появляющийся новый признак A (Токин, 1931a, с. 131).

Все это, по мнению Токина, позволяет говорить о том, что

М. Завадовский и ряд его сотрудников стоят на грубо механистических позициях в вопросах динамики развития. Формулой $X + Y \rightarrow A$ отнюдь не вскрываются специфические особенности формообразовательного процесса. Формообразовательный процесс ни в коем случае не может рассматриваться как процесс реактивный, т.е. по аналогии с химией, а тем более физикой (механикой). Динамике развития присущи свои особые закономерности, не сводящиеся к физико-химическим законам (Токин, 1931a, с. 134–135).

Кроме идеологической ереси он видит в формуле Завадовского и несоответствие некоторым наблюдаемым фактам. Так, отмечает он, Завадовским и его сотрудниками широко используется понятие «инерция ткани», которое заключается в том, что некий

¹³ Борис Петрович Токин (1900–1984) — советский биолог, в 1929–1931 гг. — старший научный сотрудник Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка, возглавлявшейся Завадовским. Работал в Биологическом институте им. К.А. Тимирязева (1931–1935), Институте эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова (1935–1938), Томском государственном университете (1936–1947, в 1936–1937 гг. — ректор), Ленинградском государственном университете (1949–1984). Михаил Семенович Мицкевич (1903–1995) — советский биолог, старший научный сотрудник Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка (1928–1931). Работал в Биологическом институте им. К.А. Тимирязева (1931–1936), Институте эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова (1936–1937 и после 1945 г.), с 1948 г. — в Институте морфологии животных им. А.Н. Северцова, возникшего при реорганизации ИЭМа (в 1963–1967 гг. — в качестве директора).

¹⁴ Любопытно, что, говоря в статье 1931 г. о заблуждающихся вместе с Завадовским учениках последнего, Токин имеет в виду и своего соратника по идеологической борьбе Мицкевича (см.: Токин, 1931, с. 131).

процесс в ткани, инициированный гормональным воздействием, продолжается даже в том случае, когда это воздействие прекращается. Например, если кастрировать оленей до формирования у них шишек, дающих рога, то последние не развиваются. Если же сделать это уже после формирования шишек, то рост рогов продолжается несколько лет (Завадовский, 1926, с. 28). Отсюда встаёт остающийся в статье Токина без ответа вопрос:

...как согласовать явление «инерции» с формулой $X + Y \rightarrow A$. Если эта формула есть универсальная формула формообразовательного процесса, то как мыслить себе развитие признака по инерции? Формула предполагает, что и здесь в любой данный момент развития действует «извне» или «изнутри» <...> какой-то агент. Однако понятие инерции говорит о том, что здесь действительно имеется какая-то «инерция», происходит развитие без данного агента, по каким-то законам развития, внутренне присущим данной клетке, ткани, органу. Получается противоречие (Токин, 1931а, с. 134).

Эти свои тезисы Токин повторил на общем собрании Общества биологов-материалистов, которое состоялось в марте 1931 г. и стало важным этапом развертывания Культурной революции в области биологии¹⁵, и осенью того же года — в отдельном докладе (Токин, 1932). Здесь он предъявил Завадовскому ещё одну претензию, состоящую в том, что тот «проблему образования видов, проблему эволюции предлагает разрешать способами механики развития особи. И уж конечно с применением “единственно научного способа” — “каузально-аналитического”» (Токин, 1932, с. 28). По мнению Токина, здесь «мы имеем невежественное смешение проблемы индивидуального развития и эволюции организмов. Наглядный пример обычного механистического сведения» (Токин, 1932, с. 29) (подробнее о подходах Завадовского к изучению эволюции см. ниже).

Судя по всему, под влиянием этой критики Завадовский подкорректировал многие свои утверждения, изложив их в «Динамике развития организма» в более обтекаемой форме. Усилия Завадовского были замечены, но сочтены недостаточными — об этом говорит уже само название рецензии Мицкевича на этот труд: «Новые слова, старые ошибки». Кроме того, в ней содержатся и новые критические замечания. Так, говоря о декларированных задачах, Мицкевич отмечает, что Завадовский

включает в свою «динамику развития» ни больше, ни меньше как почти всю биологию. «Нам мыслится, — пишет он, — что механика развития, генетика и учение об эволюции объединяются в единое целое» (стр. 4) — это целое и есть «динамика развития». Если к этому прибавить, что целый ряд областей, которыми занимается физиология, например, эндокринология, учение о витаминах и т. д., он также включает в «динамику развития», то «империалистические» тенденции Завадовского захватить большую часть биологии и включить ее в свою «динамику развития» станут еще более ясными.

Руководящим принципом в построении курса «динамики развития» у него служит идея развития, «подход к конкретному объекту изучения зоолога как этапу развития», который он определяет как «динамический подход». «Весь же объем знания, который может быть использован для анализа превращений (развития) в животном мире, нам казалось возможным назвать динамикой развития» (стр. 5) (здесь и далее разрядка в оригинале. — О. Б.).

¹⁵ [Токин Б. П.], 1931b. О Культурной революции в биологии подробней см.: Колчинский, 1999, 2003.

Здесь отчетливо стремление свалить в одну кучу различные области знания, каждая из которых имеет свой объект исследования на том лишь основании, что они связаны единым принципом — «идеей развития». Интересно, что мог бы ответить Завадовский на вопрос: что же не «связано» этой идеей?

Ясно, что ни одна биологическая наука, которая попыталась бы защитить положение, что можно изучать явления органического мира, игнорируя идею развития, не могла бы претендовать называться наукой. В природе все связано, все взаимодействует, однако нужно же понимать, что это отнюдь не означает необходимости все свалить в одну кучу и вместо различных биологических наук, изучающих разные стороны, явления органической природы, создать одну науку.

Поэтому попытки М. Завадовского смешать вместе и науку об индивидуальном развитии, и науку о наследственности, и науку об эволюции ничего, кроме путаницы, дать не могут (Мицкевич, 1932, с. 53).

Также, подобно Токину, Мицкевич отрицательно относится к идее, что «проблемы образования видов, проблемы эволюции... будут решены на путях механики развития и, разумеется, с помощью единственно научного способа — “каузально-аналитического”» (там же, с. 55). В книге 1931 г. он видит попытки сгладить остроту этих формулировок, с сохранением, впрочем, их сути.

Критически он оценивает и введение Завадовским нового понятия «морфогормоны». Мицкевич не без иронии отмечает, что

просто гормоны, «регулирующие деятельность организма»... если следовать М. Завадовскому... нужно было назвать «функциогормоны», с другой стороны, есть гормоны, обуславливающие изменение формы, т. е. морфогормоны.

Но ведь против этого говорит весь огромный фактический материал, которым располагают современная эндокринология и «механика развития». Нет ни одного из известных гормонов, который бы, оказывая влияние только на функцию, не изменял бы вместе с тем формы и наоборот. В природе вообще нет ни «морфо»- ни «функцио»-гормонов в смысле М. Завадовского (там же, с. 57).

Более спокойной была оценка «Динамики развития организма» П. Г. Светловым¹⁶, который в своей рецензии на этот труд отметил важность появления первой на русском языке книги, «которая ставит себе целью осветить вопросы развития во всем их объеме и представляет собою книгу типа руководства для высшей школы» (Светлов, 1931, стб. 1141–1142).

В основу изложения, — указывает Светлов, — автор положил уже много раз высказываемую им раньше мысль о тесной связи между механикой развития, генетикой и эволюционным учением. Синтез этих дисциплин (преимущественно первых двух) и является содержанием его «Динамики развития». В этом аспекте он стремится изложить все главные проблемы экспериментальной биологии, которая представляет собою, по его мнению, «большой конгломератный материал», настойчиво требующий систематизации (Светлов, 1931, стб. 1142).

¹⁶ Павел Григорьевич Светлов (1892–1976) — советский биолог, специалист в области сравнительной и экспериментальной эмбриологии. Работал в Ленинградском университете (в 1944–1948 гг. возглавлял кафедру генетики животных и лабораторию эмбриологии), с конца 1940-х гг. — во Всесоюзном институте экспериментальной медицины. Член-корреспондент АМН СССР (1946).

«Оставив в стороне критику научных взглядов автора, так как это завело бы нас слишком далеко», Светлов сделал «все же некоторые критические замечания» в адрес Завадовского (там же, стб. 1142). Отметив чисто композиционные недостатки книги и недостаточные знания её автора по ряду затронутых в книге частных вопросов, он указал на то, что Завадовскому так и не удалось решить главную декларированную задачу динамики развития — увязать весь имеющийся экспериментальный материал воедино с помощью центральной идеи — идеи развития — и книга (читай: «и динамика развития в целом») в значительной степени осталась конгломератом различных тем, при том что тема, которой занимается сам Завадовский, — проблема определения пола — представлена в совершенно гипертрофированном виде. Не удалось Завадовскому, по мнению Светлова, и убедительно интерпретировать явления развития как реакцию на гормональные воздействия кроме случаев, касающихся формирования половых признаков:

Напр., открытые Шпеманом явления индукции без всякой особой мотивировки ставятся в один ряд с действием щитовидной железы на метаморфоз амфибий и действием на развитие других гормонов. Кстати, учение Шпемана изложено очень кратко, а понятие организатора определено неверно (стр. 105). В дальнейшем (стр. 404) организатор понимается как синоним морфогормона и опять без всякой мотивировки, хотя это из работ Шпемана (да и вообще ниоткуда) не вытекает (там же, стб. 1142–1143).

Отмечает Светлов и то, что совершенно сознательно воздерживаясь от использования стандартной терминологии механики развития, «имея целью отмежеваться от Ру и его продолжателей», Завадовский использует собственную терминологию, которая, однако, «подчас мало вразумительна» (там же, стб. 1144).

Однако настоящий момент истины для Завадовского, похоже, наступил на Первом межлабораторном морфогенетическом совещании, которое состоялось 14–16 июня 1935 г. в Москве¹⁷. Официальными инициаторами созыва этого форума стали перебравшийся в Советский Союз после прихода в Германии к власти Гитлера немецкий биолог Ю. Шаксель, известный своими левыми взглядами, и Р.И. Белкин¹⁸, директор Института экспериментального морфогенеза Наркомпроса РСФСР, но, судя по всему, ведущую роль в этом дуэте играл Шаксель — в частности, именно он возглавил оргкомитет совещания. В начале 1935 г. Шаксель переехал из Ленинграда в Москву, где для него АН СССР была организована Лаборатория механики развития животных организмов, и, возможно, хотел для себя лично получить общее представление об исследованиях индивидуального развития в СССР. По крайней мере в отчёте о работе лаборатории за 1935 г. было указано, что «основной задачей... совещания была попытка просмотреть проблематику родственных лабораторий и институтов и подытожить положение морфогенетических наук в Союзе»¹⁹.

¹⁷ Подробнее об истории организации морфогенетических совещаний в СССР во второй половине 1930-х гг. см.: Белозеров, 2017.

¹⁸ Юлиус Кристоф Эреготт Шаксель (*Julius Christoph Ehregott Schaxel*, 1887–1943) — немецкий биолог, ученик Э. Геккеля, получивший докторскую степень в Йенском университете (1909) и работавший там же до 1933 г. Исповедуя левые убеждения, после прихода к власти в Германии фашистов он переехал в СССР, где работал в Лаборатории механики развития животных организмов АН СССР (подробнее о нём см.: Reiß, Hofffeld, Olsson, Levit, Lemuth, 2008; Музрукова, 2013). Рафаил Исаакович Белкин (1894–1964) — доктор биологических наук, профессор, специалист в области биологии развития.

¹⁹ Архив Российской академии наук (РАН). Ф. 382. Оп. 1. Д. 3а. Л. 3–4.

В контексте нашего повествования интересна уже сама подготовка этого совещания. 10 марта 1935 г. Шаксель и Белкин посылают неперемому секретарю АН СССР В.П. Волгину письмо²⁰, в котором просят разрешить созыв совещания в конце мая того же года и сопровождают его ориентировочным списком докладчиков²¹. В этом списке по проблеме «Эндокринные факторы развития» предлагаются два докладчика (академик АН УССР и СССР) А.А. Богомолец и сотрудник Института экспериментального морфогенеза В.Ф. Ларионов. Присутствие в этом списке бывшего сотрудника Завадовского Ларионова вполне понятно — он был руководителем отделения эндокринных факторов развития института и приглашался *ex officio*, но отсутствие самого Завадовского — ведущего советского теоретика именно в этой области — было нелогичным. И только после того как Богомолец согласился присутствовать на совещании, но от выступления отказался²², в программе появляется имя Завадовского — с докладом «Динамика развития животных как наука». В связи с этим возникает вопрос (к сожалению, в силу отсутствия нужных источников риторический): почему Завадовский сразу не был приглашён принять участие в совещании? Возможная причина этого — в его непростых личных отношениях с некоторыми своими бывшими сотрудниками и учениками, включая организаторов и участников совещания Белкина, Бляхера и Ларионова (подробнее об этом см.: Белозеров, 2009, с. 46–47).

Стенограмма совещания пока не найдена, если она вообще сохранилась, но, судя по ряду косвенных источников, на нем концепция Завадовского подверглась жёсткой критике. Так, по его итогам были опубликованы несколько информационных материалов, написанных участниками совещания (Бляхер, 1935; Залкинд, 1935; Балінський, 1936), и если С.Я. Залкинд только излагает вкратце содержание доклада Завадовского и констатирует, что последний, «как и следовало ожидать, вызвал оживленные прения» (Залкинд, 1935, с. 81), то Балінський хотя бы отчасти проливает свет на характер этих прений:

По докладу проф. Завадовского развернулась живая дискуссия, в которой приняли участие ак. И.И. Шмальгаузен, проф. Н.К. Кольцов, проф. Ю.Ю. Шаксель, проф. М.Л. Левин, научн. сотр. Б.И. Балінський, научн. сотр. Н.И. Драгомиров и др. Не возражая против того, что механика развития имеет уже характер самостоятельной дисциплины, большинство ораторов не соглашалось с произвольным и отчасти искусственным определением сферы исследования этой науки. *Особенно острое* (курсив мой. — О.Б.) возражение вызвала попытка проф. Завадовского ограничить предмет науки только динамикой и утверждение о возможности существования наряду с нею чисто «статических» наук. Не встретило сочувствия и предложение переименовать механику развития, в свое время основанную Вильгельмом Ру, в «динамику развития» (Балінський, 1936, стб. 108–109).

О том, что дискуссия была жёсткой и некомплементарной Завадовскому, говорит и его последняя теоретическая работа, посвящённая динамике развития, — «Динамика развития как наука» (Завадовский, 1936). Она, судя по всему, стала своеобразным продолжением той дискуссии — расширенным и систематизированным заочным ответом

²⁰ АРАН. Ф. 2. Оп. 1 (1935). Д. 30. Л. 146–147.

²¹ Там же. Л. 147.

²² Архив РАН. Ф. 280. Оп. 1 (1935). Д. 51а. Л. 1. Для приглашения к участию в совещании ряда киевских учёных, включая Богомольца, в Киев ездил Л.Я. Бляхер.

Завадовского своим оппонентам²³. На первой же её странице виден отблеск тех эмоций, которые, вероятно, бушевали на совещании — Завадовский извиняется за то, что его «речь... не будет строго академичной»:

Она будет содержать в себе элементы спокойных академических рассуждений, но вместе с тем, я извиняюсь заранее, если позволю себе и полемический задор. Слишком недавно мы были свидетелями нападков по адресу нашего предмета; слишком свежо это впечатление, чтобы мы могли совершенно спокойно и только в академических тонах говорить об этом (Завадовский, 1936, с. 3).

В этой краткой работе Завадовский попытался ещё раз дать формулировку своей концепции (де-факто с некоторыми изменениями по сравнению с формулировкой 1931 г.) и представить свое видение тех причин, по которым динамика развития встретила недружелюбный приём со стороны биологов различного профиля.

Динамика развития как «физиологическая» программа изучения индивидуального развития

Почему же Завадовский упорствовал в использовании раздражающего и вызывающего критику термина «динамика развития», хотя в 1920-х гг. часто использовал динамику развития и механику развития как синонимы? Один, формальный, ответ лежит на поверхности: к 1930-м гг. для Завадовского динамика развития выдвинулась как нечто большее, чем механика развития, последняя была лишь разделом первой. Однако даже если мы ограничимся лишь проблематикой индивидуального развития, следует признать, что между механикой развития и динамикой развития, или, если угодно, механикой развития и разделом динамики развития, посвящённым исследованию индивидуального развития, были и более глубокие различия, берущие начало, на взгляд автора данной статьи, в разных корнях этих двух научных направлений и в разных подходах к реализации в общем-то идентичных замыслов.

Отказываясь от использования термина «механика развития», Завадовский в 1931 г. приводил в пользу этого следующее обоснование:

1. В изложении (в книге «Динамика развития организма». — *О.Б.*) слишком слаб отпечаток идей и терминологии Ру, с именем и идеями которого тесно связано представление о содержании механики развития, ввиду чего заглавный термин мог бы ввести читателя в заблуждение о содержании книги <...>

2. С ныне широко распространенным, по крайней мере в СССР, пониманием механики развития (правда, уже изживаемым) связано представление об анализе лишь ранних стадий развития, которыми занимался сам Ру, наше же изложение захватывает не только все этапы эмбрионального процесса, но все стадии постэмбрионального процесса.

²³ В пользу этого говорит, среди прочего, то, что эта работа представляла собой доклад, подготовленный по поручению оргкомитета по созыву Всесоюзного съезда зоологов СССР (Завадовский, 1936, с. 1, сноска 1), а Шаксель и Белкин в качестве одного из обоснований необходимости созыва морфогенетического совещания указывали «выработку предложений предстоящему Всесоюзному зоологическому съезду» (Архив РАН. Ф. 2. Оп. 1 (1935). Д. 30. Л. 146).

3. Проблема осуществления признака в процессе индивидуального развития (морфогенез), как она нами трактуется, опираясь на представления современной генетики, требует особых синтетических методов, которые выходят далеко за пределы методов Ру и неизбежно должны оформиться в особую дисциплину — морфогенетику.

4. В своей книге мы трактуем не только проблемы собственно механики развития, но помимо того останавливаемся на элементах наследования и развития видов.

5. Наша руководящая мысль лучше определяется принятым в этой книге термином, чем термином Ру (Завадовский, 1931, с. 5).

Позднее Завадовский добавил ещё одно объяснение неиспользования термина «механика развития», который «может быть не очень серьезного характера, но на известном уровне нашей жизни он сыграл некоторую роль»:

...под механикой развития часто понимали механистическое понимание явлений. Собственно, Ру под механикой явления разумел то содержание, которое было предложено Кантом. В кантовском понимании изучение механики явления означает изучение причин явления. В таком разрезе трактовался этот термин и Ру. Но у нас подобная терминология была в значительной мере рискованна, ибо в нее вкладывалось другое содержание, суженное и не совсем правильное (Завадовский, 1936, с. 25–26).

Речь здесь идёт о политизированных обвинениях в «механи(ци)зме», которые в 1930-е гг. испортили немало крови учёным-естественникам и которых не избежал и Завадовский (об этом см. ниже).

В первую очередь здесь заслуживает внимания пункт о слабой связи идей и терминологии Ру и Завадовского. Ру, как известно, предложил новаторскую для своего времени программу изучения индивидуального развития, суть которой, в самых общих чертах, заключалась в переходе от описания онтогенеза, характерного для сравнительно-эволюционного подхода, сформированного Э. Геккелем, к изучению непосредственных причин развития. Для достижения этой цели предлагалось использовать особый метод — каузально-аналитический эксперимент. Воспользуемся далее удачным кратким изложением сути механики развития, сделанным Л.Я. Бляхером:

Применение этого метода (каузально-аналитического эксперимента. — *О.Б.*) к явлениям индивидуального развития заключается в том, что сложная организованная система (развивающийся организм) и условия окружающей среды, необходимые для течения процессов развития, расчленяются на отдельные компоненты. Принимая, что компоненты живой системы и окружающей ее среды влияют на процесс развития всего зародыша, Ру называет эти компоненты факторами, или причинами, изучаемого процесса развития. Экспериментальное расчленение живой системы и окружающих ее внешних условий на отдельные компоненты, или факторы, позволяют, по мнению Ру, выяснить характер участия каждого из этих компонентов в процессе развития и в осуществлении определенного результата этого процесса. Выключение того или иного фактора из развивающейся системы посредством оперативного удаления какой-либо ее части или искусственным устранением действия какого-либо фактора внешней среды позволяет выяснить, зависит ли от данного фактора направление процесса развития. Обратный опыт — включение в систему того или иного внешнего или внутреннего фактора — дает возможность проверить результаты первого опыта. Ру считал, что подобные аналитические эксперименты позволяют установить различия между участвующими в развитии факторами и разделить их на две группы — определяющих, или детерминирующих,

факторов, с одной стороны, и реализующих факторов — с другой. Согласно представлениям Ру, детерминирующими факторами являются такие компоненты организма или окружающей его среды, от которых зависит направление развития, качественно-специфические особенности его результата, а реализующими факторами — такие компоненты, которые могут быть необходимыми для течения процессов развития, но не определяют их направление и исход.

Одной из важных задач науки, которую Ру назвал каузальной морфологией, или механикой развития, является, по его мысли, выяснение вопроса о локализации определяющего фактора. Если каузально-аналитический эксперимент показывает, что фактор, от которого зависит направление развития всего зародыша или его части, локализован в самой живой системе (в развивающемся зародыше или в данной его части), то развитие такого рода должно быть названо автономным дифференцированием, или самодифференцированием. Если же, наоборот, обнаруживается, что детерминирующий фактор находится вне системы, т. е. во внешней среде по отношению ко всему зародышу, а по отношению к его части — или вне организма, или внутри него, но в другой его части, то такое развитие следует назвать зависимым дифференцированием.

По отношению к детерминирующим факторам, по мысли Ру, может быть поставлен вопрос не только о месте (т. е. о локализации их внутри развивающейся системы или вне ее), но и о времени начала действия фактора, о длительности его действия, о его интенсивности, а также о свойствах определяющих факторов, т. е. о способах их действия на детерминируемый процесс развития. Ру считал, что на современном уровне биологической науки задача механики развития заключается в обнаружении специфических для жизненных явлений комплексных факторов, разложение которых на простые факторы, идентичные с элементарными факторами неорганического мира, преждевременно, и задача сведения биологических закономерностей к законам химии и физики может рассматриваться только как отдаленная, но реальная перспектива дальнейшей работы (Бляхер, 1962, с. 194–195)²⁴.

Примером каузально-аналитического подхода стал классический эксперимент Ру по умерщвлению одного из первых двух бластомеров, в результате чего формировался половинный зародыш.

Задачи, которые Завадовский ставил перед динамикой развития, в значительной степени были идентичны задачам механики развития — речь также шла о причинном изучении онтогенеза в противовес описательным подходам. Как он писал,

динамика же развития интересуется не описанием последовательных изменений. Динамике развития организма необходимы эти элементы, но не как самостоятельные, не как самодовлеющие, а как приводящие и необходимые в процессе изучения индивидуального развития. Центр тяжести нашей науки — в изучении причин (разрядка в оригинале. — О.Б.) этих изменений, а не в констатации последовательных изменений (Завадовский, 1936, с. 14).

Были похожи и методы экспериментальной работы — экстирпация и пересадки частей организма. Разница была в глубине исполнения программ: для Ру установление истинной причинности, того, что он называл «причинностью действия» (*Wirkungskausalität*), открыть которую можно было, установив конкретные физико-механические механизмы, лежащие между воздействием и следствием этого воздействия, осталось, по сути, декларацией, заделом на будущее; он и его последователи не сумели подняться выше установления «причинности отношений» (*Beziehungskausalität*), демон-

²⁴ Подробнее о механике развития см.: Мосек, 1998.

страции влияния в ходе онтогенеза одной части организма на другую; *их результат — это лишь более изоциренная форма описательного подхода — описание искусственно нарушенного хода развития*²⁵. В то же время Завадовский, изначально сделавший акцент на изучение физико-химических факторов развития и игнорировавший описательные подходы к изучению онтогенеза, сумел добиться в этой области развития определённых успехов, прежде всего предложив интерпретацию гормонов не просто как веществ, регулирующих физиологические функции, а как механизмов индивидуального развития, и весьма продвинувшись в изучении закономерностей действия гормонов в ходе развития. В свете вышесказанного реально применявшиеся подходы механики развития можно условно назвать «морфологическими», поскольку констатация влияния одних частей организма на другие достигалась путем применения анатомических («морфологических») методов, а подходы динамики развития — «физиологическими», так как Завадовский перенёс на изучение индивидуального развития подходы и методы физиологии.

В пользу правомочности подобного разграничения приведём мнение лидера советской механики развития 1920-х — первой половины 1940-х гг. Филатова, который в 1930-х гг. выделял в механике развития *морфологическое (сравнительно-морфологическое) направление* и попытался дать его развернутую характеристику. Как он отмечал, «морфологическим, или сравнительно-морфологическим, это направление может быть названо потому, что в относящихся к нему исследованиях изучение результатов опыта велось исключительно по изменению морфологических признаков» (Филатов, 1939, с. 3). Он полагал, что границы каждого направления, в том числе сравнительно-морфологического, определяются целью исследования, методом исследования и предметом исследования, который Филатов называет исследуемой единицей. Последняя определяется по результатам *основного опыта*, который «стремится установить <...> может ли быть <...> установлен источник формативного действия и источник, реагирующий на это действие формообразованием» (там же, с. 17). В случае сравнительно-морфологического направления основной опыт заключается в «во-первых, в нарушении типичного соотношения изучаемых частей и, во-вторых, в создании атипичных соотношений этих частей с другими частями», что

дает нам возможность определить основные элементы формообразовательного аппарата, т. е. источник формативного действия и источник формообразовательной реакции.

Соотношение этих источников в момент или в период осуществления указанных свойств, т. е. во время действия формообразовательного аппарата, и есть основной объект исследования, названный выше «исследуемой единицей» <...>

Общее содержание исследуемой единицы есть известный добытый исследованием вывод, известное общее положение, которое составляет основу нашего метода и сообщает ему его специфичность, — вывод о формативном влиянии одной части на другую (курсив мой. — О.Б.) (там же, с. 18).

При этом задачи сравнительно-морфологического направления *принципиально* ограничиваются установлением и изучением влияния одной части организма на другую:

Мы довольствуемся установлением факта формативного действия, т. е. установлением того, что в известный момент одна часть зародыша вызывает развитие другой, и в наших наиболее широких сравнениях пока оставляем в стороне вопросы, как и почему это происходит (там же, с. 21).

²⁵ О двух видах причинности, согласно Ру, см.: Roux, 1912, S. 72.

Объясняя, «почему мы остановились на выбранном нами моменте развития, а не попытались разложить явления дальше, стараясь выяснить их физико-химическую основу и вступить таким образом на путь, который также предстоит механике развития» (там же, с. 20), он указывает, что, во-первых,

метод и объект, в данном случае исследуемая единица, взаимно обуславливают друг друга, но еще в большей степени исследуемая единица обуславливает особенности выводов. По всей вероятности, выводы работы с данной единицей нельзя получить при работе с другой единицей (там же, с. 20),

а во-вторых,

анализировать можно без конца, можно все разложить на самые последние элементы, но что с ними делать? При сравнительном методе мы заинтересованы в том, чтобы сравниваемое по возможности больше отражало специфичность целого. Мы стараемся не доводить нашего анализа до того предела, где исчезает формообразование, где исчезает целостность организованного явления. Такому требованию к анализу лучше всего удовлетворяют опыты, где исследуемая часть содержит наибольшее количество признаков целого, например, опыт с двумя или вообще с небольшим количеством бластомеров, который затрагивает почти всю совокупность признаков зародыша, или, на более поздних стадиях, опыты с органами и их закладками (там же, с. 21–22).

Таким образом, Филатов по сути выделяет в механике развития морфологическое (сравнительно-морфологическое) направление, разработка которого, по его мнению, уже сейчас может дать конкретные результаты, и «физико-химическое» («физиологическое») направление, проблематика которого важна, но время для разработки которой ещё не пришло, потому что нет подходящих методов работы. Завадовскому, как мы видели, подобное самоограничение было чуждо (возможно, потому, что как физиолог по образованию и адепт физико-химической биологии по первоначальным научным интересам, он видел возможности для физико-химических исследований развития, которые не видел Филатов), и, смело вступив в эту новую неизведанную область, он достиг здесь определённых результатов.

В Советском Союзе 1920–1940-х гг. оба подхода — и «морфологический», и «физиологический» — имели своих адептов (хотя принадлежность некоторых исследователей определить непросто, об этом см. ниже). В «морфологической» парадигме, как уже говорилось выше, работала большая группа исследователей, наиболее видными представителями которой были, кроме уже упомянутого Филатова, Л.В. Полежаев, Н.А. Мануйлова, В.В. Попов, Т.А. Детлаф, Г.В. Лопашов, Г.А. Шмидт, И.И. Шмальгаузен, Б.И. Балинский, Н.И. Драгомиров и др. Институциональными базами этого течения в советской науке об индивидуальном развитии были отделение механики развития Института экспериментальной биологии, Институт экспериментального морфогенеза, кафедра эмбриологии МГУ (все в Москве), лаборатория механики развития Института зоологии и биологии АН УССР (Киев)²⁶.

²⁶ Наиболее полной работой по истории этого направления является кандидатская диссертация М.А. Помеловой (Помелова, 2012). См. также: Музрукова, Помелова, 2004; Помелова, 2009; Балинский, 1938.

«Физиологическую» парадигму представляли прежде всего Завадовский и его ученики, но очень близкие взгляды выражал, например, и Шаксель, некоторые высказывания которого можно принять за описания динамики развития Завадовского. Вот, например, выдержки из его текста «Лаборатория механики развития животных организмов Академии наук СССР», который является гибридом отчёта лаборатории и описанием её будущих задач:

Германский анатом В. Ру (W. Roux) (подчеркивание здесь и далее в оригинале. — О.Б.) с 1878 года стал изучать «причинную морфологию» и — после целого ряда весьма плодотворных работ — составил следующую программу механики развития животных организмов: «Механика развития животных организмов, или причинная морфология, есть наука о причинах, о факторах образования животных организмов, а также о способах и степенях влияния этих факторов». С тех пор экспериментальным путем было установлено не только *великое множество фактов* {значительное количество данных} (здесь и далее слова, выделенные курсивом, зачеркнуты, слова в фигурных скобках — вставлены. — О.Б.), касающихся факторов индивидуального развития животных организмов, но и вся биология в целом за этот период времени подверглась весьма значительным методологическим и теоретическим изменениям <...>

Механика развития животных организмов в отношении специфического определения развития ссылаясь на зародышевую плазму. Наука о наследственности становится, таким образом, центром всеобщего интереса и внимания, широко развертываясь под видом генетики.

В виде открытых в последнее время опытным путем мутантов генетика восстанавливает утерянную в течение некоторого времени связь с исторически природоведением. В то же время необходимость точного изучения влияния условий жизни на развитие индивидуальной наследственности требует привлечения к делу фенотипетики. И там, где Дарвин принужден был ограничиваться догадками, ныне наука оперирует конкретным материалом.

Учение о внутренней секреции, о взаимодействии различных секретов {животного} организма ставит на место атомистического механизма клеточной {го} ткани {государства} динамические соображения.

Морфология и физиология перестают быть параллельными науками об одном и том же объекте. Они почерпают (так в оригинале. — О.Б.) в биохимии одни и те же предпосылки и неразрывно действуют сообща в области физиологии развития. С возрождением исторической концепции жизни возникают зачатки эволюционной физиологии²⁷.

Красноречивым свидетельством оформления двух течений в советской науке о развитии стало официальное признание динамики развития в качестве новой научной дисциплины²⁸ и одновременное существование на протяжении некоторого времени на биологическом факультете Московского университета двух кафедр по практически

²⁷ АРАН. Ф. 382. Оп. 1. Д. 3а. Д. 17–18.

²⁸ В 1933 г. особой комиссией при Главном учёном совете в номенклатуру биологических специальностей была введена специальность «динамика развития животных» с примечанием: «В отношении специальности “динамика развития животных” рекомендовать президиуму ГУСа сохранить эту специальность только в МГУ. Признавая желательным, чтобы работа по данной специальности велась и в других университетах, но учитывая неподготовленность их к этой работе, в типовой план эту специальность не вводить» (ГАРФ. Ф. А-298. Оп. 1. Д. 10. Л. 50). Тем не менее в 1930–1940-х гг. кафедры динамики развития существовали в Саратовском государственном университете (основана сотрудником Завадовского Я.М. Кабаком в 1936 г., с 1938 г. возглавлялась другим его бывшим сотрудником П.А. Вундером (см.: Саратовский университет..., 1959, с. 221–222) и Томском

идентичной тематике — кафедр динамики развития организма (1930–1948)²⁹ и эмбриологии (с 1940 г.)³⁰. Случай, вообще говоря, беспрецедентный, учитывая, что в то время в вузах СССР кафедр, где занимались изучением индивидуального развития, вообще было очень немного. А тут такое явное излишество — две кафедры по практически идентичной тематике в рамках одного вуза. Отметим, однако, ещё раз, что между двумя направлениями не лежала какая-то пропасть, речь, скорее, идёт о разных акцентах при изучении развития. Между двумя сообществами происходила циркуляция людей и идей, по крайней мере в 1930-х гг. часть практикума кафедры динамики развития проводил Филатов (см.: Завадовский, 1940, с. 162), многие советские специалисты в области биологии развития (Л.Я. Бляхер, М.А. Воронцова, В.Ф. Ларионов, Т.А. Детлаф, Г.В. Лопашов, Л.В. Полежаев и др.) сначала учились или работали под руководством Завадовского, а потом стали работать в парадигме механики развития, часто непосредственно у Филатова, в то же время представление о гормональных факторах развития и о важности их изучения для понимания онтогенеза, пропагандируемое Завадовским, было воспринято «морфологами» и в Институте экспериментального морфогенеза, например, существовало отделение гормональных факторов развития, которое возглавлял ученик Завадовского Ларионов.

Динамика развития как синтетическая программа

Другим важным отличием механики развития от динамики развития, как уже говорилось, является то, что последняя включала в круг своих задач изучение не только индивидуального развития, но и проблемы наследственности и эволюции, будучи, таким образом, *синтетической* научной программой; механика развития же, в противоположность, была программой *аналитической*.

Противостояние синтетической и аналитической программ в биологии имело к тому времени уже более чем вековую историю. Начало XIX в. характеризовалось господством синтетических программ, в рамках которых сводились воедино данные и подходы различных научных направлений. Сначала это была берущая начало в XVIII в. натурфилософия, потом её сменила физиология, имевшая кроме узкого значения — наука о функциях живого организма — и широкое — совокупность доктрин о природе живого в целом (см.: Nyhart, 1995, p. 52). Во второй половине XIX в. начинается внедрение в биологию экспериментального метода, а ближе к его концу и в начала XX в. оформляются и аналитические программы изучения живого — механика развития и менделизм, — делающие акцент на расчленении жизненных процессов на отдельные стадии и их изучение независимо друг от друга. Динамика развития Завадовского была ярко выраженной синтетической программой, которая возрождала синтетические подходы прошлого.

Здесь, правда, нужно сделать одну оговорку, что в некоторых своих работах Ру декларировал весьма широкое понимание термина «механика развития», которое никак нельзя назвать «аналитическим», например:

государственном университете (возглавлялась учеником Завадовского Б.П. Токиным (см.: Фоминых, Степнов, 2015).

²⁹ См.: Завадовский, 1940.

³⁰ См.: Кафедра эмбриологии..., 2005.

Механика развития в самом широком смысле, или каузальная морфология организмов, состоит из трех областей каузально-аналитического исследования: учения об индивидуальном развитии, учения о происхождении видов (*Umbildungslehre*) и учения о наследственности (Roux, 1912, S. III).

На это же указывал и ведущий исследователь творчества Ру Р. Моцек (Мосек, 1998, S. 253–255). В то же время Г. Аллен ему прямо возражает: «Хотя Рейнхард Моцек <...> доказывает иное, я рассматриваю программу Ру как преимущественно механистическую и редуционистскую по своему характеру» (Allen, 2007, p. 138), кроме того, в той версии механики развития, которая развивалась последователями Ру в СССР и от которой дистанцировался Завадовский, подобная неоднозначность исчезла и для неё определение «аналитическая» вполне корректно.

То, что Завадовский стал автором синтетической программы, достаточно любопытно — это противоречило и духу времени, и его собственным ранним научным интересам и опыту. Сформировавшийся как исследователь под влиянием Кольцова, свои первые шаги в науке Завадовский сделал как раз в русле аналитического подхода в науке, причем в радикальной для того времени форме, исследуя яйца аскариды физико-химическими методами, сводя живые процессы к физико-химическим. Однако — выскажем предположение — Завадовский столкнулся с ситуацией, когда сам имеющийся экспериментальный материал подталкивал его к мысли, что полнота понимания какого-либо явления — в случае Завадовского закономерности и механизмы формирования половых признаков — может быть достигнута только при его исследовании методами различных направлений или наук и синтезе полученных результатов. Недаром в его труде 1923 г. (Завадовский, 1923b) появилась глава «Проблема развития признаков пола в синтетическом свете науки о развитии (морфогении), науки о наследственности (гибридологии) и науки о строении клеток (цитологии)», в которой данные перечисленных наук, как пазл, складывались в единую взаимосогласованную картину.

По схожим причинам в динамику развития была включена и наука об эволюции. Отдавая должное учению Дарвина, в своем труде 1923 г. Завадовский полагал, что применительно к эволюции половых признаков

намеченный Дарвином путь (объяснение эволюции с помощью принципов естественного и полового отбора. — *О.Б.*) носит формальный характер и не может нас подвести к решению проблемы уже в силу угла зрения и направления анализа.

Путем анализа полового отбора, как и естественного отбора, мы можем достигнуть понимания лишь того, почему подобные формы сохранились (разрядка в оригинале. — *О.Б.*) среди многих умирающих. На вопрос же, какие условия создали этот признак, теория отборов по логическому своему существу ответить бессильна. Она дает ответ лишь на вопрос, почему существа с этими признаками не вымерли (Завадовский, 1923b, с. 127).

Таким образом, для понимания механизмов эволюции необходимо установить механизмы появления новых признаков, а поскольку «образуются <...> признаки у реально существующего индивида, а не отвлеченного понятия "вид" <...> правильный путь к познанию истории жизни в каузальной постановке лежит через механику развития и учение о наследовании» (Завадовский, 1923b, с. 127–128), т.е. опять-таки объяснение эволюции возможно только через синтез подходов механики развития, генетики и собственно теории эволюции.

Отметим, что эти идеи перекликаются с идеями получившей развитие позднее эволюционной биологии развития, эво-дево. Эволюционную биологию развития чаще всего понимают как дисциплину, призванную объединить подходы биологии развития и эволюционной биологии с тем, чтобы через изучение онтогенезов различных организмов понять родственные отношения между ними, а также изучить изменения онтогенетических процессов в ходе эволюции. Однако есть и более широкое понимание задач этой дисциплины как «синтетической парадигмы, или исследовательской программы, в рамках которой биология развития сочетается некоторым образом и с генетикой, и с теорией эволюции» (Allen, 2007, p. 123). Именно это значение вкладывалось в динамику развития Завадовским:

Нам мыслится, что механика развития, генетика и учение об эволюции объединятся в единое целое, если жизненную форму и функцию данного момента рассматривать как звено непрерывной цепи явлений, если на форму и функцию взглянуть не со статической, а с динамической точки зрения (Завадовский, 1931, с. 4).

И хотя, как уже говорилось выше, собственно синтезом подходов биологии развития и эволюционной биологии Завадовский даже не пытался заниматься, лишь теоретизируя на данные темы, и нет оснований представлять динамику развития как некую раннюю форму эво-дево, определенное идейное родство между ними всё же стоит отметить³¹.

Другой характерной чертой, которая роднила включённые в динамику частные биологические дисциплины и подталкивала их, в глазах Завадовского, к более тесному взаимодействию, была восприимчивость к тому, что вслед за Ф. Поли можно назвать инженерным подходом в биологии (см.: Pauly, 1987). По-настоящему изучить какое-либо биологическое явление для Завадовского значило не просто его описать и установить закономерности и механизмы его функционирования, но и научиться им управлять. Для него биология в идеале должна была быть *биотехнией* (*биотехникой*), и в динамику развития он включил дисциплины, в которых инженерный подход был возможен: с помощью механики развития потенциально возможно управлять ходом онтогенеза, в генетике — наследственностью организма, в науке об эволюции — ходом эволюции с помощью методов генетики. Лично Завадовский до определённой степени преуспел в управлении развитием, разработав метод искусственного многоплодия сельскохозяйственных животных (см.: Белозеров, 2016).

Заключение

Дальнейшая судьба механики развития и динамики развития в СССР была различной. Первая продолжила своё развитие, эволюционируя в современную биологию развития, а вторая сошла со сцены. Причины этого были как собственно научные, так и политические и личные.

Завадовский предлагал свой синтез наук о развитии, наследственности и эволюции в то время, когда для этого ещё не созрели условия, когда в биологии превалировали процессы дифференцировки и оформления новых научных направлений, которые делили между собой научную проблематику. Так, например, к 1930-м гг. генетика считала своими проблемы морфогенетики Завадовского, проблемы наследственного

осуществления, а физиологи полагали, что эндокринологическая тематика динамики развития — это их область, о чем Завадовскому и было заявлено. Как он сам писал,

появились новые тенденции, новые голоса, которые я определяю в лаконичной форме так: «Ну, конечно же, никто не сомневался, что такая наука существует и что она имеет право на существование. Это все мы знали, это мы всегда прекрасно понимали. Но только... едва ли есть смысл существования этой науки потому, что тем предметом, которым собирается заниматься эта наука, занимаемся мы».

Появляются, таким образом, «друзья» более опасные, однако, чем те недруги, которые заявляли, что нашего предмета не существует. Борьба с недругами, которые отрицают право на существование того, что возникает в силу естественного хода вещей, относительно проста, и одолеть этих недругов сравнительно легко. Гораздо сложнее продифференцировать и одолеть тех «друзей», которые предлагают свои услуги и своими услугами и неправильными установками стирают специфику предмета <...>

Как ни странно, но мы столкнулись с таким положением дела, когда, с одной стороны, генетики подвергали сомнению целесообразность существования нашего предмета, признав проблематику, но считая, что это проблематика их, а, с другой стороны, физиологи полагали, что наша проблематика законна, но незаконно существование предмета, ибо это проблематика физиологов (Завадовский, 1936, с. 10–11).

Из-за этого идея динамики развития не получила поддержки коллег из смежных областей биологии.

С другой стороны, из-за того, что динамика развития претендовала на проблематику генетики и науки об эволюции, на неё стала падать тень неблагонадёжности по мере того, как генетические и эволюционные дискуссии в связи со становлением и усилением лысенкоизма стали приобретать политическую окраску. Ситуацию усугубило и то, что лично Завадовский принимал активное участие в генетических дискуссиях 1930–1940-х гг. (см.: Белозеров, 2009, с. 53–57). Все это привело к тому, что после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. динамика развития была запрещена как научная и учебная дисциплина. Пострадал и потенциальный союзник Завадовского Шаксель, который был репрессирован в 1938 г., и хотя вскоре вышел на свободу, умер в 1943 г. Морфологического же направления в науке о развитии все эти пертурбации не коснулись, его развитие продолжалось, и со временем оно стало считаться единственным истоком современной биологии развития в СССР и позднее в России и постсоветских странах. Вклад же Завадовского в изучение индивидуального развития и значение динамики развития для формирования биологии развития в СССР были преданы забвению, хотя его работы в других областях (особенно по зоотехнической эндокринологии) продолжали пользоваться широкой известностью.

Литература

Балінський Б.І. Перша міжлабораторна морфогенетична нарада // Вісті Української академії наук. 1936. № 1–2. Стб. 99–110.

Балинский Б.И. Работы лаборатории механики развития зоолого-биологического института Академии наук за 15 лет (1922–1937) // Успехи современной биологии. 1938. Т. 8. Вып. 2. С. 291–302.

³¹ Подробнее об истории развития эво-дево см.: From Embryology to Evo-Devo... 2007.

- Белозеров О.П. Научная школа в социокультурном контексте: от идеальной модели к реальному объекту // Вопросы истории естествознания и техники. 2009. № 4. С. 27–57.
- Белозеров О.П. Наследственность и индивидуальное развитие: попытки синтеза в работах М.М. Завадовского // Историко-биологические исследования. 2012. Т. 4. № 2. С. 7–22.
- Белозеров О.П. Эжен Глей и концепция гармозона: проблема механики развития в контексте эндокринологии // Вопросы истории естествознания и техники. 2014. № 4. С. 129–137.
- Белозеров О.П. Теория, ставшая практикой: М.М. Завадовский и разработка метода искусственного многоплодия сельскохозяйственных животных // Вопросы истории естествознания и техники. 2016. Т. 37. № 3. С. 433–478.
- Белозеров О.П. Дебют без продолжения: история морфогенетических совещаний в СССР в 1930-е гг. // Вопросы истории естествознания и техники. 2017. Т. 38. № 3. С. 573–582.
- Бляхер Л.Я. Первое межлабораторное морфогенетическое совещание // Вестник Академии наук СССР. 1935. № 7–8. Стб. 83–86.
- Бляхер Л.Я. Учение об онтогенезе // Развитие биологии в СССР, 1917–1967 / Гл. ред. Б.Е. Быховский. М.: Наука, 1967. С. 464–481.
- Детлаф Т.А., Саченко-Завадовская М.М. Михаил Михайлович Завадовский // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 4. С. 431–435.
- Завадовский М.М. Проблемы пола // Жизнь. Ежемесячный литературно-художественный и научно-популярный журнал. 1922а. № 1. С. 115–136.
- Завадовский М.М. Пол и развитие его признаков. К анализу формообразования у животных. М.: Госиздат, 1922б. 255 с.
- Завадовский М.М. К анализу формообразования у животных. Признаки пола и их формирование // Биологические известия, издаваемые при Государственном биологическом научно-исследовательском институте имени К.А. Тимирязева. 1923а. Вып. 1. С. 118–138.
- Завадовский М.М. Пол животных и его превращение (механика развития пола). М.; Пг.: Госиздат, 1923б. 132 с.
- Завадовский М.М. К анализу формообразования у животных (пол и развитие его признаков) // Труды Первого всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15–21/ХІІ 1922 г. Пг.: Типография Российского гидрологического института, 1923с. С. 148–150.
- Завадовский М.М. Морфогенетический анализ ограниченного полом наследования // Труды Первого всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15–21/ХІІ 1922 г. Пг.: Типография Российского гидрологического института, 1923д. С. 150–151.
- Завадовский М.М. Экспериментальные исследования 1919–1920 гг. в зоопарке «Аскания-Нова» // «Аскания-Нова». Степной заповедник Украины / Ред. М.М. Завадовский, Б.К. Фортунатов. М.: Госиздат, 1924. С. 261–302.
- Завадовский М.М. Полная и односторонняя кастрация и пересадка половых желез у оленей // Труды Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка. 1926. Т. 1. С. 18–48.
- Завадовский М.М. Проблемы динамики развития // Труды Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка. 1927. Т. 3. С. 239–276.
- Завадовский М.М. Элементы динамики развития // Успехи экспериментальной биологии. 1928а. Т. 7. Вып. 2. С. 144–167.
- Завадовский М.М. Внешние и внутренние факторы развития. Этюд по динамике развития. М.; Л.: Госиздат, 1928б. 232 с.
- Завадовский М.М. Гены и их участие в осуществлении признака. Механика развития и генетика // Естествознание и марксизм. 1929. № 3. С. 100–143.
- Завадовский М.М. Динамика развития организма. М.: Медгиз, 1931. 475 с.
- Завадовский М.М. Динамика развития организма как наука. М.; Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1936. 32 с.
- Завадовский М.М. История кафедры динамики развития организма // Ученые записки МГУ. Юбилейная серия. 1940. Вып. 54 (Биология). С. 157–166.
- Завадовский М.М. Страницы жизни. М.: Изд-во МГУ, 1991. 336 с.

- Залкинд С.Я. Первое межлабораторное морфогенетическое совещание // Природа. 1935. № 8. С. 78–80.
- Кафедра эмбриологии // Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова / Ред. А.Х. Тамбиев. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 209–212.
- Колчинский Э.И. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х — начале 30-х гг. СПб.: Дмитрий Буланин, 1999. 274 с.
- Колчинский Э.И. «Культурная революция» и становление советской науки (1928–1932) // Наука и кризисы. Историко-сравнительные очерки / Ред.-сост. Э.И. Колчинский. СПб.: Дмитрий Буланин, 2003. С. 577–664.
- Крушинский Л.В. Биография М.М. Завадовского (1891–1957) // Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза / Отв. ред. М.С. Мицкевич. М.: Наука, 1981. 332 с.
- Мицкевич М.С. Новые слова, старые ошибки // За марксистско-ленинское естествознание. 1932. № 2. С. 52–67.
- Музрукова Е.Б., Помелова М.А. Возникновение экспериментальной эмбриологии в России // История социокультурных проблем науки и техники. Сб. трудов. М.: ИИЕТ РАН, 2004. Вып. 3. С. 114–125.
- Музрукова Е.Б. Юлиус Шаксель. Жизнь и судьба // Историко-биологические исследования. 2013. Т. 5. № 3. С. 72–80.
- 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.
- Помелова М.А. Развитие отечественной экспериментальной эмбриологии в первой половине XX века: дис. ... канд. биол. наук. М., 2012.
- Саратовский университет, 1909–1959 / Авт. Т. М. Акимова и др. Саратов: [б. и.], 1959. 291 с.
- Светлов П.Г. М. Завадовский. Динамика развития организма, стр. 475. Гос. мед. изд., 1931. Ц. 7 р. // Природа. 1931. № 11. Стб. 1141–1144.
- [Токин Б.П.] Доклад Б. Токина // Против механистического материализма и меньшевистствующего идеализма в биологии / Ред. П.П. Бондаренко, В.С. Брандгендлер, М.С. Мицкевич, Б.П. Токин. М.; Л.: Медгиз, 1931а. С. 8–34.
- Токин Б.П. Формообразовательный процесс и формула $X + Y \rightarrow A$ (критические замечания по поводу работ М. Завадовского и сотрудников руководимой им Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка) // За марксистско-ленинское естествознание. 1931б. № 1. С. 129–135.
- Токин Б.П. Современные проблемы индивидуального развития организма. Доклад, прочитанный 10 октября 1931 года на тему «Наши задачи в науке о развитии особи». М.: Медгиз, 1932. 56 с.
- Филатов Д.П. Удаление и пересадка слухового пузырька у зародышей *Bufo* (корреляция при закладке частей хрящевого скелета) // Русский зоологический журнал. 1916. Т. 1. С. 27–54.
- Филатов Д.П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути (пять лекций, прочитанных в Институте экспериментального морфогенеза в 1936 г.). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 120 с.
- Фоминых С.Ф., Степнов А.О. Томский период жизни профессора Б.П. Токина // Вестник Томского государственного университета. 2015. № 391. С. 148–154.
- Allen G.E. A Century of Evo-Devo: The Dialectics of Analysis and Synthesis in Twentieth-Century Life Science // From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution / M.D. Laubichler, J. Maienschein (eds.). Cambridge, MA; London: The MIT Press, 2007. P. 123–167.
- Belozеров O.P. A Forgotten Root of the Soviet Developmental Biology: Mikhail Zavadvovskii and the Developmental Dynamics of the Organism // Biologie et médecine en France et en Russie. Histoires croisées (fin XVIII^e — XX^e siècle). Biology and Medicine in France and in Russia. Entangled histories (late 18th — 20th Century) / J.-C. Dupont, J.-G. Barbara, E. Kolchinsky, M. Loskutova (eds.). Paris: Hermann, 2016. P. 71–76.
- From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution / M.D. Laubichler, J. Maienschein (eds.). Cambridge, MA; London: The MIT Press, 2007. 569 p.

Hormones and Reproduction of Vertebrates. Vol. 4: Birds / D.O. Norris, K.H. Lopez (eds.). London: Academic Press, 2010. 286 p.

Mocek R. Die werdende Form. Marburg an der Lahn: Basiliken-Press, 1998. 579 S.

Nyhart L.K. Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800–1900. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1995. 414 p.

Pauly Ph.J. Controlling Life. Jacques Loeb and the Engineering Ideal in Biology. New York; Oxford: Oxford University Press, 1987. 252 p.

Reiß Ch., Hoßfeld U., Olsson L., Levit G.S., Lemuth O. Das autobiographische Manuskript des Entwicklungsbiologen Julius Schaxel (1887–1943) vom 24. Juli 1938 — Versuch einer Kontextualisierung // Annals of the History and Philosophy of Biology. 2008. Vol. 13. P. 3–51.

Roux W. Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1912. 466 S.

References

Akimova T.M., et al. (1959) *Saratovskii universitet*, 1909–1959 [Saratov University, 1909–1959], Saratov: n/a.

Allen G.E. (2007) “A century of evo-devo: The dialectics of analysis and synthesis in twentieth-century life science”, in: Laubichler M.D., Maienschein J. (eds.) *From embryology to evo-devo: A history of developmental evolution*, Cambridge, MA; London: The MIT Press.

Balins'kyi B.I. (1936) “Persha mizhlaboratorna morfohenetichna narada” [The First Inter-Laboratory Morphogenetic Meeting], *Visti Ukraïns'koï akademii nauk*, no. 1–2, col. 99–110.

Balinskii B.I. (1938) “Raboty laboratorii mekhaniki razvitiia zoologo-biologicheskogo instituta Akademii nauk za 15 let (1922–1937)” [Works of the Laboratory of Developmental Mechanics of the Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences for 15 years (1922–1937)], *Uspekhi sovremennoi biologii*, vol. 8, no. 2, pp. 291–302.

Belozеров O.P. (2012) “Nasledstvennost' i individual'noe razvitie: popytki sinteza v rabotakh M.M. Zavadovskogo” [Heredity and development: Attempts of synthesis in the works of M. M. Zavadovskii], *Istoriko-biologicheskie issledovaniia*, vol. 4, no. 2, pp. 7–22.

Belozеров O.P. (2014) “Ezhen Glei i kontsepsiia garmozona: problema mekhaniki razvitiia v kontekste endokrinologii” [Eugène Gley and the harmozone concept: A problem of developmental mechanics in the context of endocrinology], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, no. 4, pp. 129–137.

Belozеров O.P. (2016) “A forgotten root of the Soviet developmental biology: Mikhail Zavadovskii and the developmental dynamics of the organism”, in: Dupont J.-C., Barbara J.-G., Kolchinsky E., Loskutova M. (eds.) *Biologie et médecine en France et en Russie. Histoires croisées (fin XVIII^e — XX^e siècle). Biology and medicine in France and in Russia. Entangled histories (late 18th — 20th century)*, Paris: Hermann, pp. 71–76.

Belozеров O.P. (2016) “Teoriia, stavshaia praktikoi: M.M. Zavadovskii i razrabotka metoda iskusstvennogo mnogoploidiia sel'skokhoziaistvennykh zhivotnykh” [Theory turned into practice: M.M. Zavadovskii and the development of a method for artificial superfecundity in livestock], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, vol. 37, no. 3, pp. 433–478.

Belozеров O.P. (2017) “Debit bez prodolzheniia: istoriia morfogeneticheskikh soveshchaniï v SSSR v 1930-e gg.” [A debut without continuation: The history of morphogenetic meetings in the USSR in the 1930s], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, vol. 38, no. 3, pp. 573–582.

Belozеров O.P. (2009) “Nauchnaia shkola v sotsiokul'turnom kontekste: ot ideal'noi modeli k real'nomu ob'ektu” [Scientific school in sociocultural context: From an ideal model to a real object], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, no. 4, pp. 27–57.

Bliakher L.Ia. (1935) “Pervoe mezhlaboratornoe morfogeneticheskoe soveshchanie” [The First Inter-Laboratory Morphogenetic Meeting], *Vestnik Akademii nauk SSSR*, no. 7–8, col. 83–86.

Bliakher L.Ia. (1967) “Uchenie ob ontogeneze” [The doctrine of ontogenesis], in: Bykhovskii D.E. (ed.) *Razvitie biologii v SSSR, 1917–1967* [The development of biology in the USSR, 1917–1967], Moscow: Nauka.

Detlaf T.A., Sachenko-Zavadovskaia M.M. (1991) “Mikhail Mikhailovich Zavadovskii”, *Ontogenez*, vol. 22, no. 4, pp. 431–435.

“Doklad B. Tokina” [The report of B. Tokin] (1931), in: Bondarenko P.P., Brandgendler V.S., Mitskevich M.S., Tokin B.P. (eds.) *Protiv mekhanisticheskogo materializma i men'shevstvuiushchego idealizma v biologii* [Against mechanical materialism and menshevizing idealism in biology], Moscow, Leningrad: Medgiz, pp. 8–34.

Filatov D.P. (1916) “Udalenie i peresadka slukhovogo puzyr'ka u zarodyshei *Bufo* (korreliatsiia pri zakladke chastei khriashchevogo skeleta)” [Extirpation and transplantation of the otic vesicle in *Bufo* embryos], *Russkii zoologicheskii zhurnal*, vol. 1, pp. 27–54.

Filatov D.P. (1939) *Sravnitel'no-morfologicheskoe napravlenie v mekhanike razvitiia, ego ob'ekt, tseli i puti (piat' lektsii, pročitannykh v Institute eksperimental'nogo morfogeneza v 1936 g.)* [Comparative-morphological approach in developmental mechanics, its object, goals, and paths (five lectures delivered in the Institute of Experimental Morphogenesis in 1936)], Moscow, Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR.

Fominykh S.F., Stepnov A.O. (2015) “Tomskii period zhizni professora B.P. Tokina” [Tomsk period in the life of professor B.P. Tokin], *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, no. 391, pp. 148–154.

“Kafedra embriologii” (2005), in: Tambiev A.Kh. (ed.) *Biologicheskii fakul'tet MGU im. M.V. Lomonosova* [The Faculty of Biology of M.V. Lomonosov Moscow State University], Moscow: Tovarichestvo nauchnykh izdaniï KMK, pp. 209–212.

Kolchinskii E.I. (1999) *V poiskakh sovetskogo “soiuz” filosofii i biologii (diskussii i repressii v 20-kh — nachale 30-kh gg.)* [A quest for the Soviet synthesis of philosophy and biology (Discussions and repressions in the 1920s and early 1930s)], St. Petersburg: Dmitrii Bulanin.

Kolchinskii E.I. (2003) “Kul'turnaia revoliutsiia i stanovlenie sovetskoi nauki (1928–1932)” [“The Cultural Revolution” and the emergence of Soviet science (1928–1932)], in: Kolchinskii E.I. (ed.) *Nauka i krizisy. Istoriko-sravnitel'nye ocherki* [Science and crises. Historico-comparative essays], St. Petersburg: Dmitrii Bulanin, pp. 577–664.

Krushinskii L.V. (1981) “Biografiia M.M. Zavadovskogo (1891–1957)” [Biography of M. M. Zavadovskii], in: Mitskevich M.S. (ed.) *Mekhanizmy gormonal'nykh reguliatsii i rol' obratnykh svyazei v iavleniakh razvitiia i gomeostaza* [Mechanisms of hormonal regulation and the role of feedback in development and homeostasis], Moscow: Nauka, pp. 5–16.

Laubichler M.D., Maienschein J. (eds.) (2007) *From embryology to evo-devo: A history of developmental evolution*, Cambridge, MA, London: The MIT Press.

Mitskevich M.S. (1932) “Novye slova, starye oshibki” [New words, old mistakes], *Za marksistsko-leninskoe estestvoznanie*, no. 2, pp. 52–67.

Mocek R. (1998) *Die werdende Form*, Marburg an der Lahn: Basiliken-Press.

Muzrukova E.B., Pomelova M.A. (2004) “Vozniknovenie eksperimental'noi embriologii v Rossii” [The Emergence of Experimental Embryology in Russia], *Istoriia sotsiokul'turnykh problem nauki i tekhniki. Sb. trudov. Vyp. 3* [The history of socio-cultural problems of science and technology. Collection of works. No. 3], Moscow: IIET RAN, pp. 114–125.

Muzrukova E.B. (2013) “Iulius Shaxsel'. Zhizn' i sud'ba” [Julius Schaxel. Life and Fate], *Istoriko-biologicheskie issledovaniia*, vol. 5, no. 3, pp. 72–80.

Norris D.O., Lopez K.H. (eds.) (2010) *Hormones and reproduction of vertebrates. Vol. 4: Birds*, London: Academic Press.

Nyhart L.K. (1995) *Biology takes form: Animal morphology and the German universities, 1800–1900*, Chicago, London: The University of Chicago Press.

Pauly Ph.J. (1987) *Controlling life. Jacques Loeb and the engineering ideal in biology*, New York, Oxford: Oxford University Press.

Pomelova M.A. (2009) “Iz istorii otechestvennoi embriologii: zhizn' i tvorchestvo D.P. Filatova (1876–1943)” [From the history of Russian embryology: The life and work of D.P. Filatov (1876–1943)], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, no. 1, pp. 105–119.

Pomelova M.A. (2012) *Razvitie otechestvennoi eksperimental'noi embriologii v pervoi polovine XX veka: dis. ... kand. biol. nauk* [The development of the Russian experimental embryology in the first half of the 20th century. Thesis for the Candidate of Historical Sciences Degree], Moscow: n/a.

Reiß Ch., Hoßfeld U., Olsson L., Levit G.S., Lemuth O. (2008) “Das autobiographische Manuskript des Entwicklungsbiologen Julius Schaxel (1887–1943) vom 24. Juli 1938 — Versuch einer Kontextualisierung”, *Annals of the History and Philosophy of Biology*, vol. 13, pp. 3–51.

Roux W. (1912) *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*, Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.

Svetlov P.G. (1931) “M. Zavadovskii. Dinamika razvitiia organizma, str. 475. Gos. med. izd., 1931. Ts. 7 r.” [M. Zavadovskii. Developmental dynamics of the organism. 475 p. State Medical Publishing House, 1931. Price: 7 roubles], *Priroda*, no. 11, col. 1141–1144.

Tokin B.P. (1931) “Formoobrazovatel’nyi protsess i formula $X + Y \rightarrow A$ (kriticheskie zamechaniia po povodu rabot M. Zavadovskogo i sotrudnikov rukovodimoi im laboratorii eksperimental’noi biologii Moskovskogo zooparka)” [The morphogenetic process and the formula $X + Y \rightarrow A$ (critical remarks on the works of M. Zavadovskii and workers of his Laboratory of Experimental Biology of the Moscow Zoo), *Za marksistsko-leninskoe estestvoznaniie*, no. 1, pp. 129–135.

Tokin B.P. (1932) *Sovremennye problemy individual’nogo razvitiia organizma. Doklad, pročitannyi 10 oktiabria 1931 goda na temu “Nashi zadachi v nauke o razvitiit’ osobi”* [Current problems of individual development of the organism. The report delivered on October 10, 1931 on the theme “Our tasks in the science of individual development”], Moscow: Medgiz.

Zalkind S.Ia. (1935) “Pervoe mezhlaboratornoe morfogeneticheskoe soveshchanie” [The First Inter-Laboratory Morphogenetic Meeting], *Priroda*, no. 8, pp. 78–80.

Zavadovskii M.M. (1922) *Pol i razvitie ego priznakov. Kanaliz formoobrazovaniia u zhivotnykh* [Sex and the development of its characters. Towards the analysis of morphogenesis in animals], Moscow: Gosizdat.

Zavadovskii M.M. (1922) “Problemy pola” [The problems of sex], *Zhizn’. Ezhemesiachnyi literaturno-khudozhestvennyi i nauchno-populiarnyi zhurnal*, no. 1, pp. 115–136.

Zavadovskii M.M. (1923) “K analizu formoobrazovaniia u zhivotnykh. Priznaki pola i ikh formirovanie” [Towards the analysis of morphogenesis in animals. Sexual characters and their formation], *Biologicheskie izvestiia, izdavaemye pri Gosudarstvennom biologicheskom nauchno-issledovatel’skom institute imeni K.A. Timiriazeva*, no. 1, pp. 118–138.

Zavadovskii M.M. (1923) “K analizu formoobrazovaniia u zhivotnykh (pol i razvitie ego priznakov)” [Towards the analysis of morphogenesis in animals (sex and the development of its characters)], in: *Trudy Pervogo vserossiiskogo s’ezda zoologov, anatomov i gistologov v Petrograde 15–21/XII 1922 g.* [Transactions of the First All-Russian Congress of Zoologists, Anatomists, and Histologists in Petrograd, December 15–21, 1922], Petrograd: Tipografiia Rossiiskogo gidrologicheskogo instituta, pp. 148–150.

Zavadovskii M.M. (1923) “Morfogeneticheskii analiz ogranichenogo polom nasledovaniia” [Morphogenetic analysis of sex-limited inheritance], in: *Trudy Pervogo vserossiiskogo s’ezda zoologov, anatomov i gistologov v Petrograde 15–21/XII 1922 g.* [Transactions of the First All-Russian Congress of Zoologists, Anatomists, and Histologists in Petrograd, December 15–21, 1922], Petrograd: Tipografiia Rossiiskogo gidrologicheskogo instituta, 1923, pp. 150–151.

Zavadovskii M.M. (1923) *Pol zhivotnykh i ego prevrashchenie (mekhanika razvitiia pola)* [Sex of animals and its transformation (developmental mechanics of sex)], Moscow, Petrograd: Gosizdat.

Zavadovskii M.M. (1924) “Eksperimental’nye issledovaniia 1919–1920 gg. v zooparke Askaniia-Nova” [Experimental Studies in 1919–1920 in the Askania-Nova Zoo], in: Zavadovskii M.M., Fortunatov B.K. (eds.) *Askaniia-Nova. Stepnoi zapovednik Ukrainy* [Askania-Nova. A steppe reserve of Ukraine], Moscow: Gosizdat, pp. 261–302.

Zavadovskii M.M. (1926) “Polnaia i odносторонniaia kastratsiia i peresadka polovykh zhelez u olenei” [Full and unilateral castration and transplantation of gonads in deers], *Trudy Laboratorii eksperimental’noi biologii Moskovskogo zooparka*, vol. 1, pp. 18–48.

Zavadovskii M.M. (1927) “Problemy dinamiki razvitiia” [Problems of developmental dynamics], *Trudy Laboratorii eksperimental’noi biologii Moskovskogo zooparka*, vol. 3, pp. 239–276.

Zavadovskii M.M. (1928) “Elementy dinamiki razvitiia” [Elements of developmental dynamics], *Uspekhi eksperimental’noi biologii*, vol. 7, no. 2, pp. 144–167.

Zavadovskii M.M. (1928) *Vneshnie i vnutrennie faktory razvitiia. Etiud po dinamike razvitiia* [External and internal factors of development. An etude on developmental dynamics], Moscow, Leningrad: Gosizdat.

Zavadovskii M.M. (1929) “Geny i ikh uchastie v osushchestvlenii priznaka. Mekhanika razvitiia i genetika” [Genes and their role in the realization of the character], *Estestvoznaniie i marksizm*, no. 3, pp. 100–143.

Zavadovskii M.M. (1931) *Dinamika razvitiia organizma* [Developmental dynamics of the organism], Moscow: Medgiz.

Zavadovskii M.M. (1936) *Dinamika razvitiia organizma kak nauka* [Developmental dynamics of the organism as a science], Moscow, Leningrad: Izdatel’stvo VASKhNIL.

Zavadovskii M.M. (1940) “Istoriia kafedry dinamiki razvitiia organizma” [The history of the Department of Developmental Dynamics of the Organism], *Uchenye zapiski MGU. Iubileinaia seriia*, no. 54 (Biologiya), pp. 157–166.

Zavadovskii M.M. (1991) *Stranitsy zhizni* [Pages of life], Moscow: Izdatel’stvo MGU.

M.M. Zavadovskii and Developmental Dynamics of the Organism, Or on One Forgotten Program of the Study of Individual Development

OLEG P. BELOZEROV

S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Science, Moscow, Russia; o.belozarov@inbox.ru

The Soviet biologist Mikhail Mikhailovich Zavadovskii gained prominence first of all as an author of works on endocrinology; among his other achievements were works on physico-chemical biology, parasitology, vitaminology, and creation in 1920s–1940s the original research program named developmental dynamics of the organism. It was aimed first of all at the study of individual development but also at the study of development in the living nature in a broad sense, as “a cycle of transformations from the ovum to the mature organism and from the latter to the otherwise built organism”, through the synthesis of the approaches of physiology, developmental mechanics, genetics, and the science of evolution. Inter alia, Zavadovskii considered hormones as the mechanism through which hereditary information materialized into real characters of the organism.

Zavadovskii’s ideas on developmental dynamics were curiously neglected in the special literature, though they were the core of all his scholarly activities. Due to some objective and subjective reasons, the history of developmental biology in the USSR is derived as a rule from the activities of the informal group of researchers who were adherents of developmental mechanics, a research program proposed by Wilhelm Roux in the late XIX century. D.P. Filatov was the most prominent representative of the group; it also included L.V. Polezhaev, N.A. Manuilova, V.V. Popov, T.A. Detlaf, G.V. Lopashov, G.A. Schmidt, I.I. Schmalhausen, B.I. Balinsky, N.I. Dragomirov etc. Within this framework developmental mechanics appears as the sole root of the Soviet developmental biology and Zavadovskii turns out to be an author of special investigations on the influence of hormones on ontogenesis. My opinion is that this point of view is a serious historical distortion and in fact developmental dynamics was a full-fledged research program, officially recognized in the USSR as a scholarly discipline. It existed and evolved simultaneously with developmental mechanics and should be considered as another root of the Soviet developmental biology. Therefore, task of this paper is to restore developmental dynamics to its deserved position in the history of biology, having analyzed the history of its emergence and development and the causes of its decline.

Keywords: M.M. Zavadovskii, W. Roux, developmental dynamics of the organism, developmental mechanics of the organism, morphogenetics, research program.