ОНТОГЕНЕЗ, 2019, том 50, № 6, с. 368–382

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

УДК 575.86611.013

ОТ ИДЕИ К ЗАКОНУ: ФОРМИРОВАНИЕ ТЕОРИЙ, КОНЦЕПЦИЙ И ТЕРМИНОЛОГИИ В РАБОТАХ ЭРНСТА ГЕККЕЛЯ

© 2019 г. К. Поргес[a], И. Г. Стюарт[b, c], У. Хоссфельд[a], Г. С. Левит[d, *]

[a]*Исследовательская группа по биологическому образованию, Йенский университет им. Фридриха Шиллера, Ам Штейгер, 3 (Bienenhaus), 07743 Йена, Германия*

[b]*История науки и техники, Университет Королевского колледжа, 6350 Кобург стрит, Галифакс, NS, B3H 2A1 Канада*

[c]*Факультет классики, Университет Далхаузи, Дом искусств и социальных наук Мэрион Маккейн, Галифакс, NS, B3H 4R2 Канада*

[d]*Институт биологии, Университет Касселя, Генрих Плетт Штрассе 40, 34132 Кассель, Германия*

**e-mail: georgelevit@gmx.net*

Поступила в редакцию 29.05.2019 г.
После доработки 02.07.2019 г.
Принята к публикации 08.07.2019 г.

С тех пор как Чарльз Дарвин (1809–1882) и Эрнст Геккель (1834–1919) опубликовали свои идеи, навсегда изменившие науку, эмбриональное развитие стало обсуждаться научным сообществом в контексте эволюционной биологии. Восходящие к Геккелю концепции онтогенеза и филогенеза, актуальные и для современной биологии, вместе с ныне устаревшим биогенетическим законом и теорией гастреи, претерпели свою собственную эволюцию в работах самого Геккеля. Летопись этой эволюции позволяет понять, каким образом идеи Геккеля, прошедшие проверку временем (такие как онтогенез и филогенез), возникли в ходе сложного творческого процесса формирования концепций, теорий и терминов, многие из которых обрели свою собственную судьбу. В нашей статье процесс концептуальной и терминологической эволюции прослеживается *на страницах* "Общей морфологии организмов" (*Generelle Morphologie der Organismen*) Геккеля (Haeckel, 1866) – очень сложной для восприятия работы, оказавшей, тем не менее, большое влияние на развитие науки, а также в его более поздних работах. С помощью анализа текстов Геккеля, мы охарактеризовали частотный паттерн использования им терминов. Мы также постарались обозначить здесь некоторые проблемы, с которым столкнулся Геккель при разработке новых концепций и терминологии при написании "Общей морфологии организмов", а также обратить внимание на его усилия расширить эту дидактическую работу в последующих трудах.

Ключевые слова: Эрнст Геккель, основной биогенетический закон, теория гастреи, онтогенез, филогенез, морфология, зоология

DOI: 10.1134/S0475145019060077

ВВЕДЕНИЕ

Эрнст Геккель был, возможно, наиболее влиятельным ученым, работавшим на переднем крае развития дарвинизма в континентальной Европе конца XIX и начала XX веков (Figure 1; Richards, 2008; Hoßfeld, 2010; Rieppel, 2016; Joshi, 2018a; Watts et al., 2019; Kutschera et al., 2019; Hoßfeld et al., 2019) (рис. 1). В своей первой большой работе, двухтомной "Общей морфологии организмов", появившейся в 1866 году, Геккель впервые в истории биологии представил подробные филогенетические деревья (иначе называемые в современной литературе "генеалогическими деревьями"), которые включали и человека (Hoßfeld, Levit, 2016; Hoßfeld et al., 2017; Watts et al., 2019). Этот труд был посвящен "дорогим друзьям и коллегам": том первый – анатому Карлу Гегенбауэру (1826–1903), том второй – "основателям теории общего предка" Чарльзу Дарвину, Иоганну Вольфгангу фон Гёте (1749–1832) и Жану-Баптисту де Ламарку (1744–1829). Гёте был для Геккеля особенно важной фигурой, он ценил Гёте, как представителя немецкоязычного мира, того, кто "наиболее усердно, в тихих глубинах занимался аналогиями и тайными отношениями между существами и глубже всех вникал в действительное бытие этих отношений" (Haeckel, 1866b, с. 157; Levit and Hoßfeld, 2017).

"Общая морфология организмов" фактически дает ключ к последующим трудам Геккеля, устанавливая концептуальное содержание областей, получивших развитие в его более поздних работах, а также определяя границы этих областей

Рис. 1. Эрнст Геккель, примерно 1872 год, (из архива Уве Хоссфельда).

(Ulrich, 1967, с. 201). В этой монографии Геккель осознанно вышел далеко за пределы, установленные Дарвиным, распространив Дарвиновскую теорию эволюции на всю биологию (Olsson et al., 2017). Уже в этой работе Геккель призвал эволюционную биологию взять на себя центральную, преобразующую роль для всех биологических наук. Более того, с его точки зрения эволюционная биология должна выступать в качестве основы современного мировоззрения, ориентированного и ориентирующего других на улучшение человечества в целом, на фундаментальные аспекты естественных наук. В течение всей жизни Геккель был облечен своего рода дидактической миссией (Porges et al., 2019; Dodel, 1906). Спустя два года после выхода "Общей морфологии организмов" он выразил свои натурфилософские идеи в более популярной форме сначала в "Естественной истории мироздания" (*Natürliche Schöpfungsgeschichte*) (Haeckel, 1868), которое выдержало 9 изданий и было переведено на 12 языков, включая английское издание 1876 года и русское издание 1908 года (Kolchinsky, Levit, 2019). Этот труд, а также его "Антропогенез или эволюционная история человека" (*Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen*) (Haeckel, 1874), в отличие от "Общей морфологии организмов", были популярны и подготовили широкую, действительно международную читательскую аудиторию, для восприятия работ самого Дарвина (Nordenskiöld, 1935). Как подчеркивал Роберт Ричардс: "На рубеже веков больше людей узнали об эволюционной теории из его трудов, чем из любого другого источника, включая собственные труды Дарвина" (Richards, 2018, с. 35). Хотя после 1859 года доктрина Дарвина получили относительно широкое признание, а работы Геккеля распространились по всему миру, работы обоих авторов в разное время были запрещены в некоторых странах, включая Россию, (Kolchinsky, 2019; Kolchinsky, Levit, 2019). Ситуация только усугублялась тем, что постоянная вовлеченность Геккеля в научные исследования, его монистическое мировоззрение, тесная связь с религией и искусством придавала и придает трудам Геккеля своеобразный характер, оставляя место для противоречивых интерпретаций, критики и политико-идеологических комментариев самого разного рода. (Kleeberg, 2007; Stewart et al., 2019). "Запретный плод", однако, скорее соблазнял и притягивал читателей как в обычных школах, так и в академической среде (Hopwood, 2015, с. 189).

В рамках эволюционной биологии Геккель распространил идеи Дарвина на несколько направлений, в том числе на область эмбриологии. Хотя закономерности эмбрионального развития были известны многим исследователям до Геккеля, включая его друга Гегенбауэра, а также Фрица Мюллера (1921–1897), Геккель одним из первых сформулировал "фундаментальный закон биогенетики" (биогенетический закон) [*Biogenetisches Grundgesetz*] (Junker, Hoßfeld, 2009; Hoßfeld et al., 2016; Hoßfeld et al., 2019). Теория гастреи, как и до сих пор актуальные концепции, такие как онтогенез и филогенез, восходят к Геккелю. Дарвин и Геккель взаимно вдохновляли друг на друга и влияли друг на друга; возможно, Дарвин быстро принял теорию рекапитуляции потому, что ее поддерживал именно Геккель (Richards, 2018).

На основе всего сказанного можно сделать следующий вывод: хотя далеко идущие обобщения Геккеля не были общепринятыми, его влияние сказалось, например, в том, что эмбриология вскоре стала считаться незаменимым инструментом для распознавания неочевидных гомологий между организмами. Далее, можно сказать, что научные дебаты о биогенетическом законе иллюстрируют плодотворное взаимодействие, которое сложилось между эмбриологией и сравнительной анатомией в конце XIX века (Hoßfeld et al., 2003; Hoßfeld, Olsson, 2003a, 2003b; Hoßfeld et al., 2019). Когда понятий и терминов, введенных Геккелем, оказывалось недостаточно для ответа на появившиеся вопросы, или когда они вступали в противоречие с результатами дальнейших анатомических исследований, предпринимались попыки дополнить или заменить биогенетический закон. Именно в контексте такой критической дискуссии были заложены важные вехи в истории эволюционной биологии развития. В конечном счете биогенетический закон послужил объектом для творческой критики; идеи, все еще актуальные для современной биологии, такие как онтогенез и филогенез, были сформулированы в связи с обоснованием биогенетического закона, как и сама идея причинной связи между онтогенезом и филогенезом, которая имплицитно заложена в этом законе (Levit et al., 2015; Joshi 2018b; Watts et al., 2019).

ОСНОВНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ МОРФОЛОГИИ: ТЕКТОЛОГИЯ, ПРОМОРФОЛОГИЯ, ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ

Геккель в своих работах следовал принципам дидактики; он вел рассуждения от общего к частному и формулировал конкретные вопросы, всегда стремясь завоевать читателей, заставить их принять свои рассуждения, концепции и теории (Ulrich, 1967, c. 205; Levit et al., 2004; Olsson et al., 2006; Levit et al., 2014). Говоря о “дидактических” усилиях Геккеля, следует пояснить, что сам Геккель и его ранние читатели признавали, что массивный двухтомник “Общей морфологии организмов”, его первый опыт по преобразованию языка и концепций биологии, не был его лучшим дидактическим трудом (Haeckel, 1906). Даже самые стойкие сторонники Геккеля высказывали это мнение, ища объяснения его риторическим недостаткам в личностном контексте, поскольку работа была написана в лихорадочном темпе в течение одного года (Schmidt, 1924, I: XXII; Ulrich, 1967). Тем не менее, как отмечали те же самые читатели, Геккель стремился к монументальному реформированию мышления во всех областях биологии. Как и в случае других трансформационных моментов в истории науки, решение Геккелем сложной задачи изменения формулировок неизбежно привело к огромной проблеме смешения старых и новых понятий и языка (Levit et al., 2014). Некоторые примеры мы приводим ниже.

Первый том “Общей морфологии организмов” (названный “Общая анатомия организмов”) Геккель начинает с хорошо структурированного обзора, где он обсуждает предмет морфологии, или “учение о формах в развивающемся организме” [*Formenlehre des werdenden Organismus*]. Знакомя читателей со своей новой терминологией, Геккель использует старые термины, очевидно для того, чтобы сделать свои рассуждения как можно более понятными. Геккель разделил морфологию на две основные области: анатомию и морфогенез (рис. 2). Морфология “в самом узком смысле” [*im engsten Sinne*] была названа анатомией в попытке соединить новые концепции Геккеля с прежней “доэволюционной” анатомией, которая оперировала с “постоянными во времени” формами организмов. Фундаментальным для Геккеля является то, что формы никогда не бывают статичными в старом до-Дарвиновском смысле, но могут *рассматриваться* как таковые с определенной точки зрения, а именно на уровне индивидуума, “который в данный момент рассматривается как неизменяемое существо” (Haeckel, 1866a, c. 265).

В рамках этого подхода анатомия была разделена на тектологию и проморфологию. Первая представляет собой анализ организмов на основе их структурных компонентов, вторая – изучение “неизменных” базовых стереометрических свойств форм, (*Grundformen*), которые объединяются друг с другом при формировании организма как целого (Haeckel, 1866a, c. 46-49; Rieppel, 2016, c. 22). Во втором основном разделе (морфогенез) вводятся новые термины: онтогенез и филогенез. Это делается для того, чтобы привнести динамический аспект – рассматривать эволюционирующие организмы как в рамках их индивидуального жизненного цикла или “становления” [*werdende*] (онтогенез), так и в рамках эволюционной истории филума или “ствола” [*Stamm*] (слово греческого происхождения, которое придумал Геккель), к которому они принадлежат (филогенез) (Haeckel, 1866a, c. 29–30). Как видно из сказанного выше, “онтогенез” четко отождествляется с “эмбриологией”, а “филогенез” – с “палеонтологией” (рис. 2).

КОНЦЕПЦИИ И СЛОВА, СТАРЫЕ И НОВЫЕ

Творческое использование Геккелем старого и нового словаря является осознанной попыткой решить проблему новых концепций, облеченных в старый язык, и нового языка, который требует объяснения, а значит неизбежного использования старого словаря. Потрясающей особенностью творческого гения Геккеля, проявившейся в “Общей морфологии организмов”, является то, что он не только создавал неологизмы, но и постоянно адаптировал терминологию, используемую в устоявшихся дисциплинах, для того, чтобы разъяснить глубокие связи между областями исследования. Например, вышеупомянутое определение морфологии с позиций эпистемической перспективы, а именно обращение с индивидуумами “как если бы” они были неизменными, то, что Оливье Риппель называет “временным срезом” (Rieppel, 2016, c. 42), имеет корни в онтологическом принципе, вытекающем из более фундаментальных представлений Геккеля о природе и о том, как она должна быть познаваема. На предшествующих страницах “Общей морфоло-

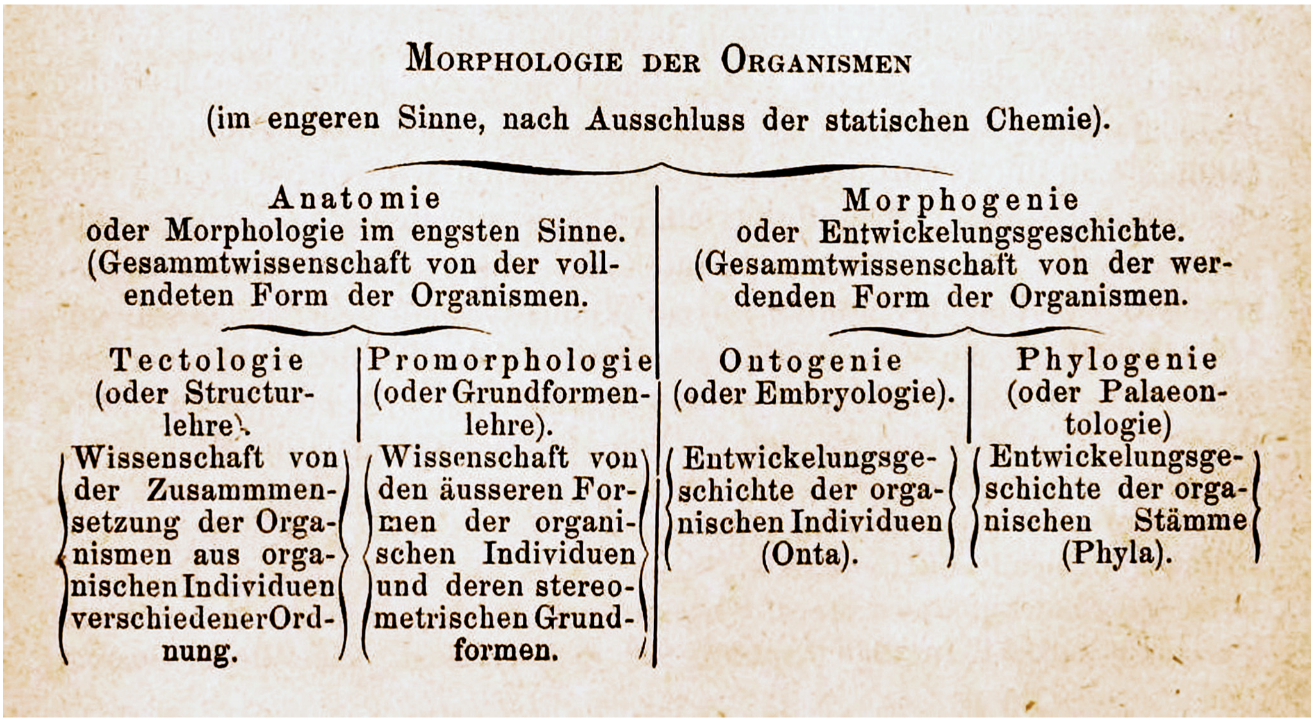

Рис. 2. Схема, иллюстрирующая структуру морфологии организмов как области науки (по: Haeckel, 1866a, с. 30).

гии организмов" Геккель стремился связать морфологию, в частности, с той частью физики, которая понималась как наука о силах [*Kräfte*]. С наиболее универсальной точки зрения вся природа есть "не что иное, как система движущих сил, из чего следует, что нигде нет такого понятия, как действительный покой, так что там, где покой как бы существует в областях материи, это всего лишь результат уравновешивающих сил..." (Haeckel, 1866a, с. 11). Поскольку морфология есть изучение формы, обнаруживаемой в организмах, каждая рассматриваемая таким образом форма есть "не что иное, как результат равновесия движущих сил в данный момент". Наука о формах, или морфология естественных тел, является, таким образом, в самом широком смысле статикой материи (Haeckel, 1866a, с. 11) или, если использовать более современную формулировку, – изучением равновесных состояний (Watts et al., 2019). Другой пример – "эмбриология". Этот термин, видимо, был введен для того, чтобы связать новый термин "онтогенез" с широко известным современникам Геккеля развитием индивидуума на определенной стадии его жизненного цикла (рис. 2). Но Геккель сразу же подчеркнул, что эмбриология – "слишком узкая область, применимая только к высшим классам животных" (Haeckel, 1866a, с. 30), и что терминология для описания эволюции как внутри, так и вне эмбриональной мембраны отсутствует. В дальнейшем Геккель определял онтогенез по-разному: как "эволюционную историю индивидуумов", как "эволюционную историю генеалогического индивидуума первого порядка" или "эволюционную историю продукта развития яйца" (Haeckel, 1866a, с. 55). Первая часть слова "онтогенез" – "onta", использовалась Геккелем как термин для обозначения развивающегося организма, чтобы избежать, как он пишет далее, использования вялого и многосложного термина "физиологический индивидуум" (Haeckel, 1866a, с. 367). "Онтов" он также называл "бионтами" – "bionts" [*Bionten*] (Haeckel, 1866a, с. 266). Какой бы термин он ни использовал (а Геккель использовал термины онта и бионт взаимозаменяемо), он понимал под ними некие конкретные тела, отличающиеся от абстракций или концептуальных тел: конкретные индивидуумы (как пространственно ограниченные единицы формы), которые в данное время являются объектом рассмотрения и исследования. Как мы увидим ниже, само понятие "индивидуум" находилось в процессе эволюции в этот период, чему немало способствовал Геккель.

Точно так же "онта" или живые индивидуумы в этом смысле противостоят "phyla" (филуму) или генеалогии индивидуумов [*Individuen-Stämmen*], под которыми мы понимаем "абстрактную совокупность всех "онта", родственных по крови" (Haeckel, 1866a, с. 55). Таким же образом, по-видимому, термин "палеонтология" был использован здесь (см. рис. 2) как наиболее приближенный к термину "филогенез". Ранее этот термин использовался в тех случаях, когда речь шла об изучении целостных коллекций родственных видов на обширных эволюционных временах, и именно такое его понимание оказывается центральным для новых терминов Геккеля: “филон” (*phylon*) (варианты *phylum* и *phyla* на латыни, *Stamm (ствол)* на немецком) и его изучение “филогенез”. Но Геккель вскоре пришел к выводу, что термин “палеонтология” перегружен тем, что для его новаторского изучения филогенеза было отвлекающими ассоциациями, связанными со “статическим” до-Дарвиновским периодом и с относительным отсутствием интереса к органической истории со стороны геологов (Haeckel, 1866a, c. 59–60). Тем не менее, как мы увидим, позднее это слово будет неоднократно использоваться в “Общей морфологии организмов” в качестве синонима термина “филогенез”. Его значение в тексте “Общей морфологии организмов” (и, в глазах Геккеля, действительно в науке в целом) будет трансформировано, поскольку новые термины и их определения регламентируют всю работу: “Филогенез и онтогенез должны, таким образом, служить взаимосогласованными ветвями морфогенеза. Филогенез представляет собой эволюционную историю абстрактного индивидуума, отягощенного некими генеалогическими отношениями; тогда как онтогенез – это эволюционная история конкретного морфологического индивидуума” (Haeckel, 1866a, c. 60).

В наиболее наглядной форме информация об использовании Геккелем различных терминов представлена в табл. 1. В ней обобщены результаты анализа отцифрованных текстов Геккеля, как научных так и популярных. Таблица позволяет получить представление сразу о трех терминологических аспектах работ Геккеля. Во-первых, о том, какие слова по отношению к какой концепции употреблялись в той или иной работе. Во-вторых, о том, как распространялись популяризованные Геккелем немецкие варианты терминов, образованные от латинских и греческих корней в “Общей морфологии”. И в-третьих, она позволяет взглянуть на эволюцию терминов, указывая, какие из них сохранились во всех работах Геккеля, а какие исчезли, говоря другими словами “вымерли”.

ПРОБЛЕМА ИНДИВИДУУМА

В каждом из четырех основных разделов книги Геккель рассматривает вопрос об индивидуации, который подвергался сомнению как морфологами, так и физиологами, в ботанике и зоологии на протяжении предшествующих десятилетий. (Rieppel, 2016, c. 41–43; Rieppel, 2019). “Проблема”, одновременно логическая и систематическая, стала еще более сложной в контексте эволюционного развития. Теперь не только индивидуум, понимаемый как зрелый, способный к воспроизведению организм, состоял из частей (здесь введено новое измерение в классическое различие частей/целого), но и каждая из этих частей, в зависимости от того, о каком организме идет речь, должна была рассматриваться в различных временных масштабах в *отношении* друг к другу и в *отношении* к гомологичным частям в пределах видов и филумов (Rieppel, 2019). В главе 8 книги III первого тома Геккель описывает ошеломляющий набор предшествующих подходов к проблеме индивидуации (Haeckel, 1866a, c. 241–268). Он пытался найти свое решение в концепции “относительной индивидуальности” (Haeckel, 1866a, c. 264), которая подразумевала отказ от самого понятия абсолютной индивидуальности, остатки которого сохранились в дебатах предыдущих десятилетий. Геккель систематизировал эту относительность, предложив шесть “порядков” индивидуальности, которые были аналогичны для протист, растений и животных, применяя термины, использованные в ходе многочисленных дискуссий между ботаниками и зоологами в предыдущие десятилетия (Rieppel, 2019): *Plastiden* или клетки, как для одноклеточных, так и для многоклеточных организмов; *Werkstücke* или органы и системы органов, состоящие из клеток; антимеры (*Antimeren)* или морфологические структуры, расположенные поперек плоскости симметрии (это могут быть органы с правой и левой частями, или системы органов в двусторонне симметричных организмах); метамеры (*Metameren*), или соответствующие части, располагающиеся вдоль оси, такие как междоузлия вегетативных стеблей, сегменты у червей или сомитов у позвоночных; особи (*Personen*); шестой и последний “порядок” – это колонии или клубнелуковицы (*Cormen oder Tierstöcke*) (Haeckel, 1866a, c. 241–68).

Каждый из этих шести “порядков” индивидуумов рассматривается с обеих “сторон” разделения “анатомия/морфогенез” на рис. 2. Так, в главе 9 книги III первого тома “Общей морфологии организмов” Геккель обсуждает “морфологическую индивидуальность организмов с точки зрения их тектологии, двигаясь вверх от клеток (1-й порядок) к колониям (6-й порядок), а затем снова рассматривает их как “физиологические индивидуумы” в главе 10 (Haeckel, 1866a, c. 269–363). Понятие “относительная индивидуальность” помогает структурировать обсуждение *Grundformen* (проморфологии) в IV книге (Haeckel, 1866a, c. 377–399, 528–539), в то время как в главе 18 книги V второго тома Геккель рассматривает “эволюционную историю морфологических индивидуумов” по тем же шести порядкам, в контексте обсуждения книги V “Общего онтогенеза”, который включал как эмбриологию, так и метаморфологию (Haeckel, 1866b, c. 110–147). Понятие индивидуума будет доработано Геккелем во II томе для

Таблица 1. Частота использования терминов в текстах Геккеля (за исключением оглавлений и индексов). В качестве цифровых источников текстов были использованы сайты https://archive.org или http://caliban.mpipz.mpg.de. В каждом случае для поиска слов использовалась поисковая система, встроенная в данные сайты; серым цветом отмечены наиболее популярные работы Геккеля; (a) – (k) – URL-адреса каждого текста

Название работы	Термины											
	Bion	Embryologie	Onta	Ontogenie	Keimesgeschichte	Paläontologie	Phylogenie	Stammesgeschichte	Gastraea	Gastraea-Theorie	Keimblätter-Theorie	Biogenetisches Grundgesetz
(a) Generelle Morphologie, Bd. 1 (1866)	109	23	5	33	0	21	23	0	0	0	0	0
(b) Generelle Morphologie, Bd. 2 (1866)	84	32	0	146	0	67	146	0	0	0	0	0
(c) Natürliche Schöpfungsgeschichte (1868)	0	17	0	61	0	21	34	5	0	0	0	0
(d) Kalkschwämme, Bd. 1 (1872)	22	4	0	53	3	2	49	4	12	0	4	17
(e) Kalkschwämme, Bd. 2 (1872)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
(f) Kalkschwämme, Bd. 3 (1872)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
(g) Anthropogenie (1874)	0	11	0	109	87	16	56	73	46	15	8	47
(h) Systematische Phylogenie, Bd. 1 (1894)	0	4	0	71	9	38	83	54	3	0	0	25
(i) Systematische Phylogenie, Bd. 2 (1896)	0	2	0	146	9	40	53	62	36	14	2	26
(j) Systematische Phylogenie, Bd. 3 (1895)	0	6	0	101	10	33	46	55	7	1	0	21
(k) Die Welträtsel (1899, Volksausgabe)	1	9	0	39	30	15	24	42	1	8	0	26

([a]) https://archive.org/details/generellemorphol01haec.
([b]) https://archive.org/details/generellemorphol02haec.
([c]) http://caliban.mpipz.mpg.de/haeckel/natuerliche/natuerliche.html.
([d]) https://archive.org/details/diekalkschwmme01haec.
([e]) https://archive.org/details/diekalkschwmme02haec.
([f]) https://archive.org/details/diekalkschwmme03haec.
([g]) https://archive.org/details/anthropogenieod05haecgoog.
([h]) https://archive.org/details/systematischephy01haec.
([i]) https://archive.org/details/systematischephy02haec.
([j]) https://archive.org/details/systematischephy03haec.
([k]) http://caliban.mpipz.mpg.de/haeckel/weltraethsel/weltraethsel.html.

того чтобы включить в него тройственную концепцию генеалогического индивидуума, также важную для его биогенетического закона, но этот момент не будет обсуждаться здесь (Haeckel, 1866b, с. 26–31; 421–422; Rinard 1981; Rieppel, 2019).

БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ “ЗАКОН” И ЕГО НАЧАЛА В “ОБЩЕЙ МОРФОЛОГИИ ОРГАНИЗМОВ”

Ключевым моментом здесь является то, что понятие “индивидуума” для Геккеля, на каком бы уровне оно ни находилось, необходимо рассматривать как с морфологических позиций, так и с физиологических, одновременно как статическое и динамическое (Olsson et al., 2010; Hoßfeld et al., 2017). Первым вариантом был “форма-индивидуум” [*Formindividuum*], чья природа зависела от единовременных взаимоотношений его элементов или частей, которые не могли быть разделены. В последующем варианте описан “индивидуум-производитель” [*Leistungsindividuum*], который рассматривался в его скоротечной жизни от рождения до смерти (Haeckel, 1866a, с. 265–268). Но для Геккеля ключевым моментом было то, что оба проявления индивидуальности взаимосвязаны. Как писал Оливье Риппель: “... высшие животные без сложных жизненных циклов последовательно, через процесс размножения и дифференциации, реализуют низшие уровни индивидуальности форм в процессе своего развития, в то время как каждый из этих низших уровней индивидуальности форм представляет собой зрелую физиологическую индивидуальность на последовательных уровнях организации растений и животных” (Rieppel, 2016: 43). Эта формулировка, по сути, является основной концепцией того, что в последующих работах будет называться “биогенетическим законом”, ясно описанным позже в “Общей морфологии организмов” как “тезис” о рекапитуляции, связывающей онтогенез и филогенез. Этот тезис мог стать более ясным только лишь после более полного обсуждения онтогенеза и филогенеза в томе II “Общей морфологии организмов”.

Таким образом, вступительные слова тома II определяют онтогенез более широко, чем в томе I: “Онтогенез, или эволюционная история органических индивидуумов, – это наиболее общая наука об изменениях формы, через которые проходят бионты, или физиологические индивидуумы, в течение своей жизни, от рождения до смерти.” Отношение онтогенеза к морфологии теперь уже более развито по сравнению с тем, что описано в томе I: “Задача онтогенеза, таким образом, состоит в восприятии и объяснении изменений у форм-индивидумов, то есть, в определении естественных законов, которым следуют изменения форм морфологических индивидуумов и через которые бионты могут быть представлены” (Haeckel, 1866b, с. 3). Филогенез также получает расширенную трактовку в книге VI, которая открывается следующим определением: “Филогенез, или эволюционная история органических филумов [*Stämme*] – это целостная наука об изменениях формы, через которые проходят филумы в течение всего их существования из-за изменений их видов или видов, включающих последовательные или сосуществующие близкородственные члены каждого филума” (Haeckel, 1866b, с. 303).

Самая длинная глава во всех двух томах (Глава 19: “Теория происхождения и отбора”) знакомит читателя с краткой историей и расширенным объяснением центральных понятий наследования и адаптации, каждое из которых следует своим эмпирически выведенным законам [*Gesetze*] (Haeckel, 1866b, с. 180–222). Только в главе 20 “Онтогенетические тезисы” содержится ключевая концепция того, что в более поздних работах будет называться “биогенетическим законом”. Она сформулирована среди в общей сложности 44 тезисов, которые являются своеобразной обзорной точкой на горной тропе, с которой хорошо видна пройденная территория и тот путь, который еще предстоит пройти в “Общей морфологии организмов”. Использование таких ревизионных “тезисов” в качестве дидактического метода, несомненно, оказало влияние на более поздние тексты по биологии, например, ученика Геккеля Ричарда Гертвига (Richard Hertwig, 1850–1937) (Ulrich 1967, с. 206).

Последние пять тезисов (40–44) касаются “причинной связи бионтической и филетической эволюции“, и “закон” лучше всего выражен словами самого Геккеля: “онтогенез ... косвенно обусловлен [*bedingt*] филогенезом... филума, к которому он принадлежит” (40); это “краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания)” (41); и “органический индивидуум повторяет [*wiederholt*] в быстром и кратком ходе своего развития важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли его предки в ходе своей долгой и медленной палеонтологической эволюции, согласно законам наследования и приспособления” (42) (Haeckel, 1866b, с. 300).

Из пяти рассматриваемых тезисов, формулировки первых трех (40–42) были принципиальным образм изменены благодаря последними, 43-му и 44-му тезисам, которые учитывают сложности, обнаруженные Геккелем в свидетельствах эволюционных изменений онтогенеза: “полная и точная рекапитуляция” “вычеркивается и сокращается” “[*verwischt und abgekürzt*], потому что “онтогенез всегда выбирает наиболее прямой путь” (43); и сама по себе рекапитуляция становится “фальсифицированной и измененной из-за вторичных адаптаций” [*gefälscht und abgeändert durch secundäre Anpassung*]” и, таким образом, рекапитуляция “является тем более точной, чем более сходными были условия существования, при которых развивались бион и его предки” (44) (Haeckel, 1866b, с. 300).

Геккель уже в “Общей морфологии организмов” проводил различие между своими “тезисами” и “законами” (Gesetze), термин, который он, как мы видели, с удовольствием использовал в отношении эмпирических закономерностей, наблюдаемых в наследовании и адаптации (Haeckel, 1866b, с. 180–225), и который он рассматривал как применимый к законам в его более позднем обсуждении “филогенетической эволюции” в главе 26 тома II. Как и в случае расширенного обсуждения “морфологических тезисов” в томе I (Haeckel, 1866a, с. 364), здесь использование слова “тезисы” было уместным, по мнению Геккеля, для описания самой науки в ее эволюционном становлении: “Такой науке, как морфология организмов, которая еще находится в колыбели [*in primis cunabilis*], надо еще пройти метаморфоз, прежде чем она сможет осмелиться декларировать для своих постулатов ранг абсолютных, безусловных законов природы.... В отношении их дальнейшего “развития до уровня законов мы должны надеяться на наших последователей”” (Haeckel, 1866b, с. 295). Геккель взял на себя это “дальнейшее развитие”.

РАЗВИТИЕ БИОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЗАКОНА И ТЕОРИИ ГАСТРЕИ В ПОЗДНИХ ТЕКСТАХ

Геккель заметно трансформирует собственную терминологию в последующих работах, предпринимая попытки сделать ключевые концепции, такие как тезис о рекапитуляции, одновременно более эпистемически надежными и более понятными для широкой аудитории (Olsson, Hoßfeld 2007; Hoßfeld, Olsson 2008; Hoßfeld et al., 2011). В его "Естественной истории мироздания" (1868), популярность и широкое распространение которой мы уже отмечали, причинная связь между развитием бионта и филетической эволюцией рассматривалась как важнейшее и неопровержимое доказательство теории происхождения (рис. 3; Haeckel, 1868, с. 227–258). Именно в 1872 году в первом томе трехтомной монографии Геккеля об известковых губках впервые появляется термин "биогенетический закон" для отражения этой связи: губки выражают своим существованием "глубокий смысл этого биогенетического основного закона [*biogenetischen Grundgesetzes*]. Ибо вся организация этих животных становится для нас ясной только через их онтогенез, через который мы непосредственно приходим к их филогенезу" (Haeckel, 1872, т. I, с. 215). Как утверждает Геккель, то, что было "тезисом" в "Общей морфологии организмов", теперь, в этом тексте, получило эмпирическое обоснование (Reynolds, Hülsmann, 2008; Reynolds, 2019). В той же работе он цитирует собственную книгу ("Общую морфологию"), проясняя свои концепции и сводя в одно центральное утверждение гипотезу о рекапитуляции, которую он разработал в "Общей морфологии организмов". Как он пишет, "основополагающий закон органической эволюции" он поставил на вершину "теории причинной связи онтогенеза и филогенеза", на которой основана вся эволюционная история (Haeckel, 1872, т. I, с. 471). В том же первом томе Геккель посвятил целую главу "филогенезу губок", употребляя синонимичные термины "филогенез", "история филума" (или история ствола) и "палеонтологическая эволюционная история" (Haeckel, 1872, I: 340). Отдельная глава, посвященная онтогенезу, вводит термин "история зародыша" [*Keimesgeschichte*] и "индивидуальная история развития" [*individuelle Entwicklungsgeschichte*] как синонимы (Haeckel, 1872, т. I, с. 328). В третьем томе монографии о известковых губках Геккель сделал свои результаты более доступными для широкого круга читателей с помощью изобразительных средств (рис. 4; Haeckel, 1872b).

В целом популярные работы Геккеля закрепили использование немецких терминов *Keimesgeschichte* и *Stammesgeschichte*, особенно в его более поздних работах: "Антропогенез или эволюционная история человека" (*Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen*) и "Загадка Вселенной" (*Welträthsel*). Как видно из таблицы 1, в трех этих книгах гораздо меньше специальных терминов, а некоторые и вовсе не используются в ряде случаев (например, "бион" и "онта"). И наоборот, термин "биогенетический фундаментальный закон" [*biogenetisches Grundgesetz*] после 1872 года все чаще появляется в популярных книгах, что существенно способствовало стабильности термина в последующие десятилетия, несмотря на неоднозначное восприятие работ Геккеля (Ulrich 1968; Joshi 2018b). Например, в "Антропогенезе" (1874), выдержавшем к 1910 году шесть изданий, Геккель стремился показать, до какой степени можно распознать в одном организме весь исторически связанный ряд его предков. В этой книге Геккель стремился в наиболее ясной форме показать эволюционную линию животных, ведущую к человеку, которую он реконструировал через историю развития отдельных органов с помощью биогенетического закона. Именно в этой работе он представил изображения эмбрионов, которые быстро стали (и до сих пор являются) знаковыми для Геккеля (Hopwood, 2015). Он начал использовать изображения эмбрионов уже в 1868 году в "Естественной истории мироздания", в главе, показательно названной "Эволюционные законы [*Entwicklungsgesetze*] органического филума [*Stämme*] и индивидуумов: филогенез и онтогенез" (рис. 3; Haeckel, 1868, с. 227–258). Примечательно, что пары иллюстраций эмбрионов для собак и людей, а также курицы и черепахи соответственно были постепенно доработаны в более поздних изданиях (1868–1909) (Hopwood, 2015). И в той же работе повторяется биогенетический закон, разработанный во II томе "Общей морфологии организмов", со ссылкой на ключевые главы "Общей морфологии организмов", такие как "Эволюционная история морфологических индивидуумов" и "Онтогенетические тезисы" (Haeckel, 1868, с. 253).

Но наиболее полное применение биогенетического закона можно найти в работах Геккеля по теории гастреи. Согласно Геккелю, гастрея – это гипотетическая базовая форма (*Urform*), из которой эволюционировали все многоклеточные животные. Она не оставила следов в палеонтологической летописи, и поэтому может быть обнаружена только как стадия гаструлы в развитии многих современных животных: "Основываясь на идентичности гаструл представителей самых разных филумов животных, от губок до позвоночных, я заключаю, согласно биогенетическому закону, что филумы животных имеют общее происхождение от одного единственного неизвестного предка, который по существу был идентичен гаструле: *Gastraea*" (Haeckel, 1872, с. 467). Геккель считал, что своей теорией гастреи он доказал монофилетическое происхождение всех многоклеточных животных. Если два первичных зародышевых листка действительно гомологичны у всех Metazoa, как постулировал Геккель, то это стало бы объяснением раннего и очень важного события в эволюции эмбрионального развития – происхождения зародышевых листков (Haeckel, 1874a, 1875; Grell 1979).

Таким образом, первый том монографии по известковым губкам (1872) был важен не только тем, что содержал формулировку "биогенетиче-

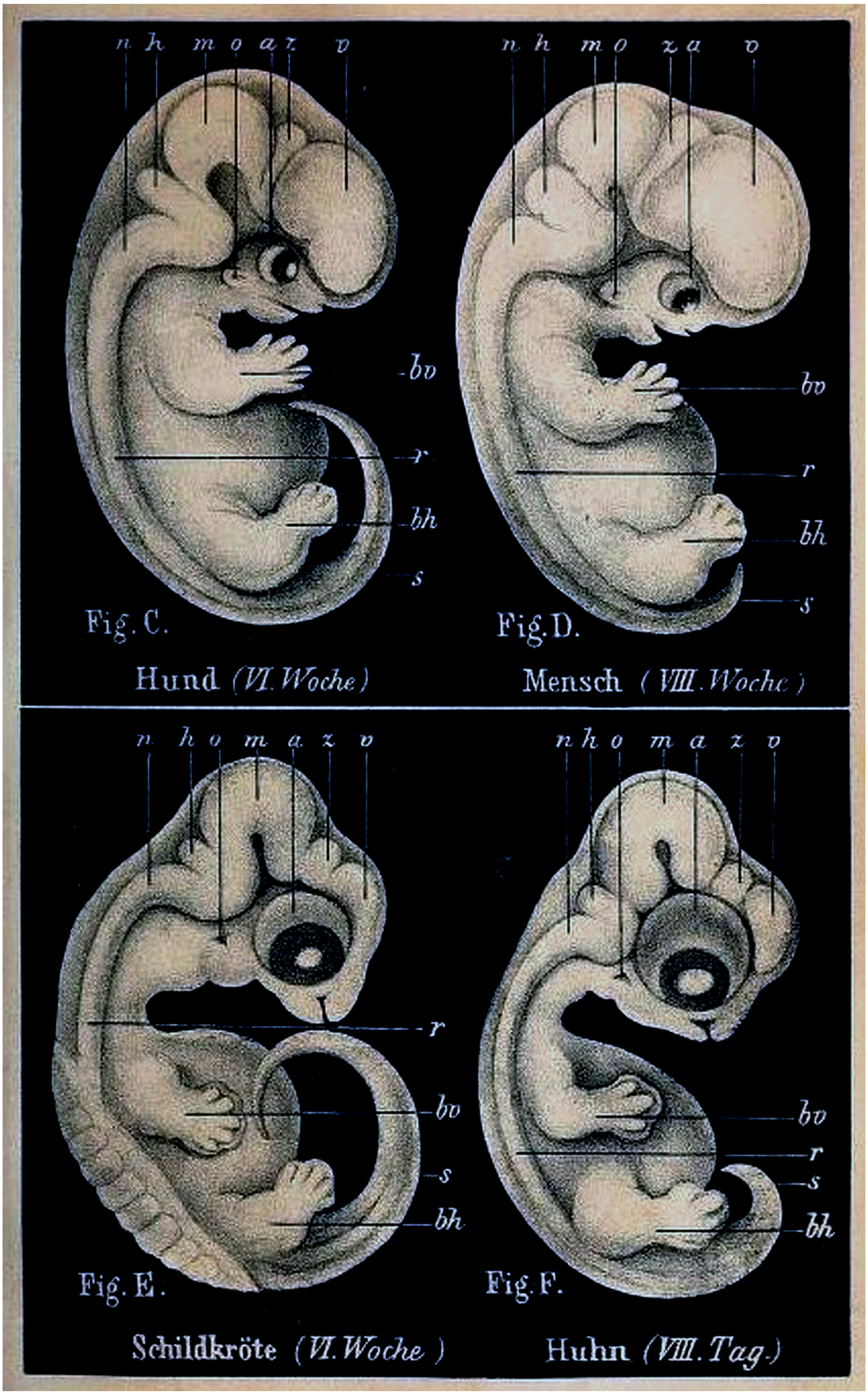

Рис. 3. Рисунки эмбрионов позвоночных животных (по: Haeckel, 1868, с. 240).

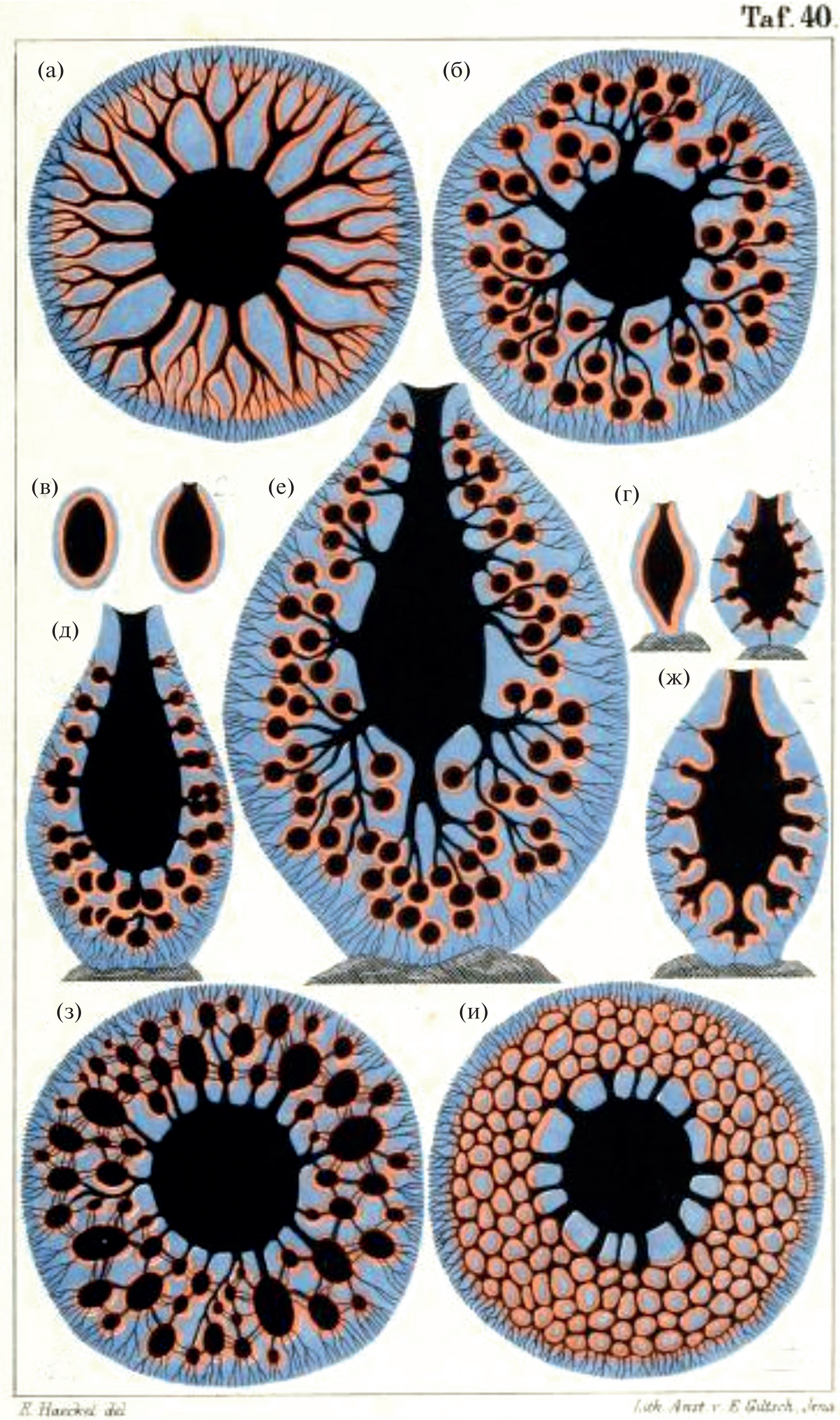

Рис. 4. Схематическое представление каналов водоносной системы губок у различных представителей Leucon: а, б, з, и – срезы, перпендикулярные апико-базальной оси губки; в–ж – срезы вдоль апико-базальной оси губок на разных стадиях развиия (по: Haeckel, 1872b, рис. 40).

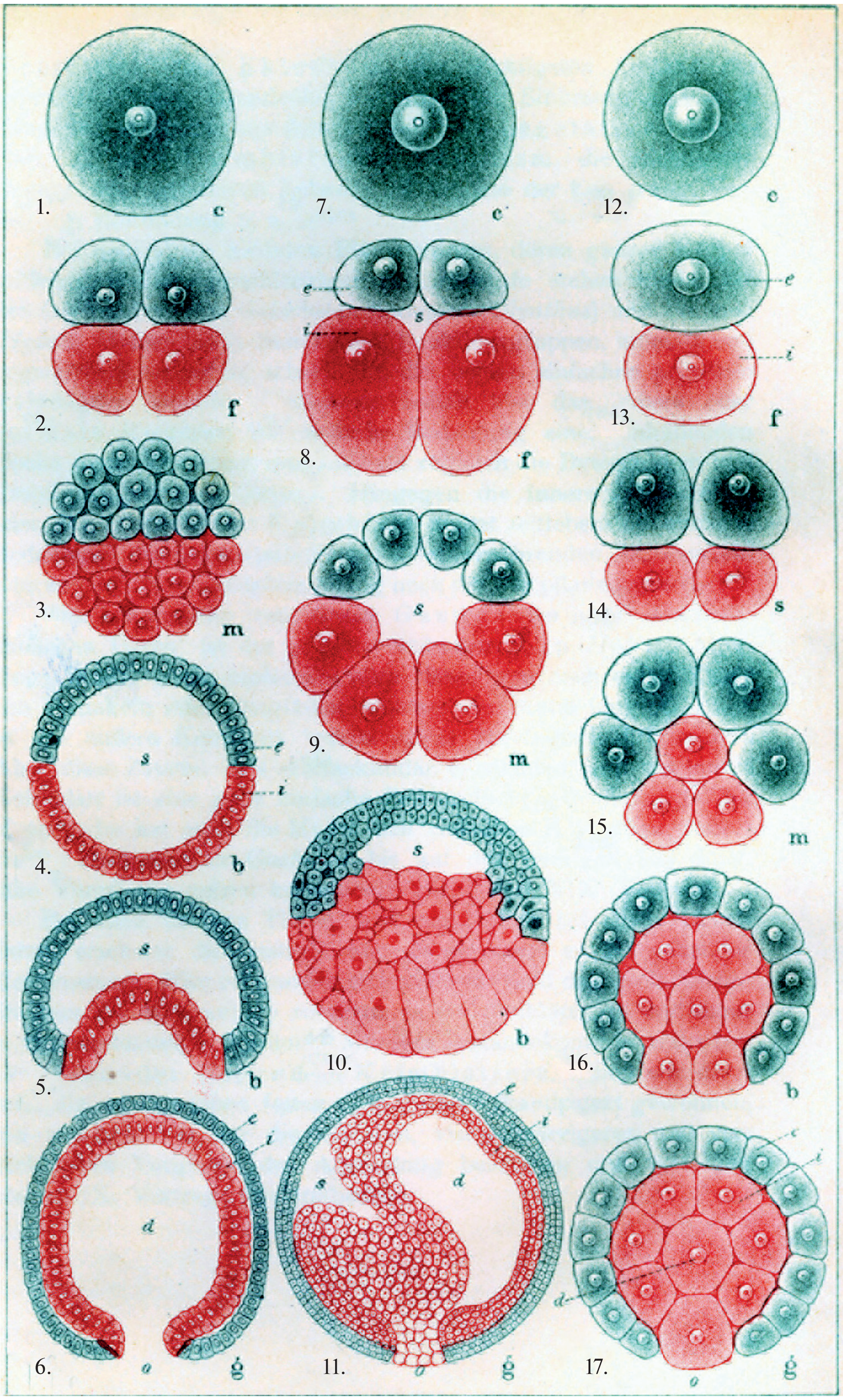

Рис. 5. Формирование гаструлы у червя (1–6), лягушки (7–11), млекопитающего (12 – 17) (по: Haeckel 1910, Plate II).

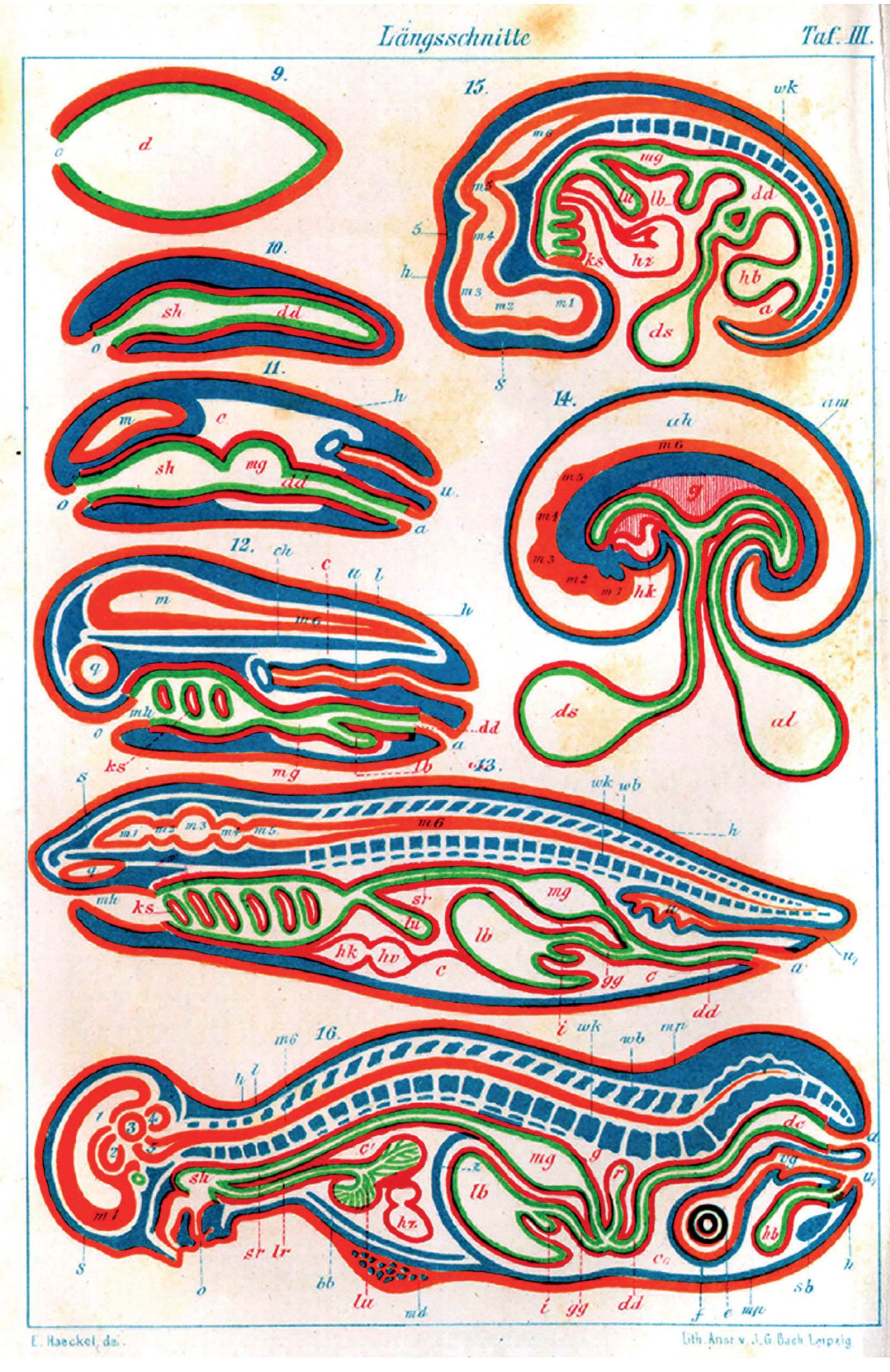

Рис. 6. Зародышевые листки различных организмов (по: Haeckel 1874a, Plate III).

ского закона"; в той же работе Геккель написал короткую (4 страницы) главу под названием "Теория зародышевых листков и филогенетическое древо животных" (Haeckel, 1872, с. 464–467). Здесь он впервые сформулировал тезис о гомологичности зародышевых листков у всех Metazoa. Уже во II томе "Общей морфологии организмов" Геккель выдвинул предположение об общем предке для всего царства животных [*Thierreich*] и его происхождении от одной филогенетической формы (Haeckel, 1866b, с. 408–417). Более того, позицию Геккеля подкреплял тот факт, что его филогенетические тезисы "Общей морфологии организмов" были вполедствии подтверждены работами Александра Онуфриевича Ковалевского (1840–1901) (Haeckel, 1872, с. 466). В последующих изданиях Геккель прояснил свою мнение о значении изучения эмбрионов, например, в третьем издании "Естественной истории мироздания" (Haeckel, 1872, рис. III, с. 499). В более поздних изданиях он использовал рисунки, чтобы визуализировать теорию гастреи (рис. 5). Он также приводил в своих работах изображения зародышевых листков различных организмов (рис. 6).

В более поздних работах Геккель развил теорию гастреи, например, в "Морфологии инфузорий" (*Zur Morphologie der Infusorien*) (Haeckel, 1883) и в "Исследованиях по теории гастреи" (*Studien zur Gastraea-Theorie*) (Haeckel, 1873, с. 77), а также в ряде других работ, например, в его статье 1874 г., опубликованной в Журнале естественных наук Йены (*Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*) (Haeckel, 1874b). В том же году он опубликовал весьма популярный "Антропогенез", в котором использовал концепцию гастреи, сделав ее доступной для гораздо более широкого круга читателей (см. табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Геккель понимал и принимал необходимость введения в научный и общественный дискурс новых терминов и концепций, а также разработки для них четких определений. Именно это стало одним из основных достижений Геккеля, начало которому было положено в его удивительной "Общей морфологии организмов". Оглядываясь назад, Геккель сам признавал несовершенства этой первой попытки (Ulrich, 1967). Он осознавал огромное количество и сложность вводимых им терминологических новшеств и изыскивал способы сократить использование "специализированных" терминов в последующих, более популярных работах. Терминология, созданная для концепций онтологенеза и филогенеза, все еще актуальна сегодня, и именно ее можно признать основной инновацией в "Общей морфологии организмов". Вскоре Геккель начал использовать другие синонимы и немецкую терминологию, особенно в своих более популярных работах. Элементы его концепций, оказавщих наибольшее влияние, а именно биогенетический закон и теория гастреи, можно найти уже в его работах раннего и самого творческого периода, когда в течение одного года были написаны два массивные тома "Общей морфологии организмов". Ни она, ни "Монография по губкам" так и не были переведены с немецкого языка и оказались доступны лишь для ограниченной немецкоязычной аудитории (Ulrich, 1967; Olsson et al., 2017). Несмотря на это, Геккель использовал и сделал более доступными свои новые концепции в более поздних работах, используя как лингвистические, так и изобразительные средства. Еще при жизни Геккеля его удивительная способность сочетать концепт, язык и изобразительное искусство была отмечена учениками и последователями (Porges et al., 2019; Godel 1906). Биогенетический закон и его применение в теории гастреи в качестве причинной связи между онтогенезом и филогенезом послужили для Геккеля лейтмотивом и в его просветительской миссии. Эта миссия, неотделимая от научных исследований, была центральной в его жизни.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Участие Ина Сюарта в данной работе оказалось возможными благодаря поддержке проекта Эразмус Плюс (тревел-грант для исследователя, стажировка в Исследовательской группе по биологическому образованию, университет Йены им. Фридриха Шиллера (Германия)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Grell K.G. Die Gastraea-Theorie // Medizinhistorisches J. 1979. V. 14. P. 275–291.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 1. Allgemeine Anatomie der Organismen. Berlin: Georg Reimer, 1866a. 574 p.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Organismen. Berlin: Georg Reimer, 1866b. 462 p.

Haeckel E. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin: Georg Reimer, 1868. 568 p.

Haeckel E. Monographie der Kalkschwämme. Bd. 1. Genereller Theil. Biologie der Kalkschwämme. Berlin: Georg Reimer, 1872a. 485 p.

Haeckel E. Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammesgeschichte. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1874a. 30 p.

Haeckel E. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter // Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. 1874b. Bd. VIII. P. 1–56.

Haeckel E. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1875. Bd. 9. P. 402–508.

Haeckel E. Morphologie der Infusorien // Jena. Zeitschr. 1883. Bd. VII. P. 560.

Haeckel E. Natürliche Schöpfungsgeschichte. 8 Auflage. Berlin: Georg Reimer, 1889. 734 p.

Haeckel E. Prinzipien der Generellen Morphologie der Organismen. Berlin: Georg Reimer, 1906. 447 p.

Hopwood N. Haeckel's embryos: Images, Evolution, and Fraud. Chicago: The University of Chicago Press, 2015. 388 p.

Hoßfeld U., Levit G.S. 'Tree of life' took root 150 years ago // Nature. 2016. V. 540. № 7631. P. 38.

Hoßfeld U., Olsson L. The History of Comparative Anatomy in Jena - An Overview // Theory in Biosciences. 2003a. V. 122. № 2/3. P. 109–126.

Hoßfeld U., Olsson L. The road from Haeckel. The Jena tradition in evolutionary morphology and the origin of "Evo-Devo" // Biology & Philosophy. 2003b. V. 18. P. 285–307.

Hoßfeld U., Olsson L. Entwicklung und Evolution – ein zeitloses Thema, Praxis der Naturwissenschaften // Biologie in der Schule. 2008. V. 57. № 4. P. 4–8.

Hoßfeld U., Watts E., Levit G.S. The first phylogenetic tree of plants was defined 150 years ago // Trends in Plant Science. 2017. V. 22. № 2. P. 99–102.

Hoßfeld U., Levit G.S., Olsson L. Haeckel reloaded: 150 Jahre "Biogenetisches Grundgesetz" // Biologie in unserer Zeit. 2016. V. 46. P. 190–195.

Hoßfeld U., Levit G.S., Kutschera U. (eds.). Ernst Haeckel (1843–1919): The German Darwin and his impact on modern biology // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. № 1. P. 1–202.

Hoßfeld U., Porges K., Levit G.S., Olsson L. Ernst Haeckel's embryology in biology textbooks in the German Democratic Republic, 1951–1988 // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. № 1. P. 31–48.

Hoßfeld U., Olsson L., Levit G.S. Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo): Evolutionsbiologie – Moderne Themen für den Unterricht, *Dreesmann D., Graf D., Witte K.*, Eds., Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. P. 151–179.

Hoßfeld U., Olsson L., Levit G.S. The 150th anniversary of Ernst Haeckel's "Biogenetic Law" // RSHU Proceedings. 2017. V. 47. P. 167–176.

Hoßfeld U., Olsson L., Breidbach O. (eds.). Carl Gegenbaur and Evolutionary Morphology // Theory in Biosciences. 2003. V. 122. № 2/3. 197 p.

Hoßfeld U. Ernst Haeckel. Biographienreihe absolute. Freiburg: Orange Press, 2010. 224 p.

Joshi A. Ernst Heinrich Phillipp August Haeckel // Resonance. 2018a. V. 23. P. 1165–1176.

Joshi A. Vignettes of Haeckel's Contributions to Biology // Resonance. 2018b. V. 23. P. 1177–1204.

Junker Th., Hoßfeld U. Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt: WBG, 2009. 272 p.

Kleeberg B. God-Nature Progressing: Natural Theology in German Monism // Science in Context. 2007. V. 20. № 3. P. 537–569.

Kolchinsky E.I. Russian editions of E. Haeckel's works and the evolution of their perception // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 49–71.

Kolchinsky E.I., Levit G.S. The reception of Haeckel in pre-revolutionary Russia and his impact on evolutionary theory // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 73–88.

Levit G.S., Hoßfeld U. Major Research Traditions in Twentieth-Century Evolutionary Biology: The Relations of Germany's Darwinism with Them: The Darwinian Tradition in Context. Delisle R., Ed. Cham: Springer Nature, 2017. P. 169–193.

Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L. The Integration of Darwinism and Evolutionary Morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936) and the Developmental Basis of Evolutionary Change // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). 2004. V. 302. № 4. P. 343–354.

Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L. The Darwinian Revolution in Germany: from evolutionary morphology to the modern synthesis // Endeavour. 2014. V. 38. № 3–4. P. 268–279.

Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L. Alexei Sewertzoff and Adolf Naef: Revising Haeckel's biogenetic law // Hist Philos Life Sci. 2015. V. 36. P. 357–370.

Nordenskiöld E. The History of Biology. A Survey. New York: Tudor, 1935. 629 p.

Olsson L., Hoßfeld U. Die Entwicklung: Die Zeit des Lebens. Ausgewählte Themen zur Geschichte der Entwicklungsbiologie: Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie, Höxtermann E., Hilger H.H., Eds. Rangsdorf: Natur & Text. 2007. P. 218–243.

Olsson L., Levit G.S., Hoßfeld U. Evolutionary Developmental Biology: Its Concepts and History with a Focus on Russian and German Contributions // Naturwissenschaften. 2010. Bd. 97. № 11. P. 951–969.

Olsson L., Levit G.S., Hoßfeld U. The ''Biogenetic Law'' in zoology: from Ernst Haeckel's formulation to current approaches // Theory in Biosciences. 2017. V. 136. P. 19–29.

Olsson L., Hoßfeld U., Breidbach O. (eds.). From Evolutionary Morphology to the Modern Synthesis and "Evo-Devo": Historical and Contemporary Perspectives // Theory in Biosciences. 2006. V. 124. № 3/4. P. 259–418.

Porges K., Hoßfeld U., Hoppe Th. (eds.). Arnold Dodel. Ernst Haeckel als Erzieher. Nachdruck mit Anmerkungen. Gera: Museum für Naturkunde, 2019. 100 p.

Rensch B. Biophilosophy. New York: Columbia University Press, 1971. 377 p.

Reynolds A., Hülsmann N. Ernst Haeckel's Discovery of Magosphaera planula: A Vestige of Metazoan Origins? // Hist. Phil. Sci. 2008. V. 30. P. 339–386.

Reynolds A. Ernst and the philosophy of sponges // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 133–146.

Richards R.J. The tragic sense of Life: Ernst Haeckel and the struggle over evolutionary thought. Chicago: University of Chicago Press. 2008. 576 p.

Richards R.J. Ernst Haeckel, a Dream Transformed: Dreamers, Visionaries, and Revolutionaries in the Life Sciences. *Harman O., Dietrich M.*, Eds. Chicago: University of Chicago Press, 2018. P. 35–50.

Rieppel O. Phylogenetic Systematics. Haeckel to Hennig. New York: CRC Press, 2016. 402 p.

Rieppel O. 2019. The concept of the organic individual in Haeckel's writings // Theory in Biosciences. V. 138. P. 147–157.

Rinard R. The problem of the organic individual: Ernst Haeckel and the development of the biogenetic law // J. Hist. Bio. 1981. V. 14. № 2. P. 249–275.

Schmidt H. (ed.). Ernst Haeckel. Gemeinverständliche Werke. Bd. 1–6. Leipzig: Alfred Kröner, 1924.

Stewart I.G., Hoßfeld U., Levit G.S. Evolutionary ethics and Haeckelian Monism: the case of Heinrich Schmidt's Harmonie (1931) // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 189–202.

Ulrich K., Levit G.S., Hoßfeld U. Ernst Haeckel (1843–1919): The German Darwin and his impact on modern biology // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. № 1. P. 1–7.

Ulrich W. Ernst Haeckel: "Generelle Morphologie", 1866 // Zoologische Beiträge N F. 1967. Bd. 13. P. 165–212.

Ulrich W. Ernst Haeckel: Generelle Morphologie, 1866 (Fortsetzung und Schluß) // Zooligische Beiträge N F. 1968. Bd. 14. P. 213–311.

Uschmann G. 100 Jahre Generelle Morphologie // Biologische Rundschau. 1966. P. 241–252.

Watts E., Hoßfeld U., Levit G.S. Ecology and Evolution – Haeckel's Darwinian paradigm // Trends in Ecology and Evolution. 2019. (in press) https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.04.003

From Idea to Law: Theory, Concept and Terminological Formation in Ernst Haeckel's Works

Karl Porges[1], Ian G. Stewart[2, 3], Uwe Hoßfeld[1], and Georgy S. Levit[4, *]

[1]*Research Group for Biology Education, Friedrich Schiller University Jena, Am Steiger 3 (Bienenhaus), 07743 Jena, Germany*

[2]*History of Science and Technology, University of King's College, 6350 Coburg Road, Halifax, NS, B3H 2A1 Canada*

[3]*Department of Classics, Dalhousie University, Marion McCain Arts and Social Sciences Building, Halifax, NS, B3H 4R2 Canada*

[4]*Institute of Biology, University of Kassel, Heinrich-Plett-Straße 40, 34132 Kassel, Germany 2 Biology*

**e-mail: georgelevit@gmx.net*

Received May 29, 2019; revised July 2, 2019; accepted July 8, 2019

Since Charles Darwin (1809–1882) and Ernst Haeckel (1834–1919) published their trailblazing ideas, the scientific community's discussion of evolutionary biology has included the topic of embryological development. The concepts of ontogeny and phylogeny, still current in contemporary biology, together with the now obsolete biogenetic law and his Gastraea theory, which trace back to Haeckel, all underwent an evolution of their own in Haeckel's works. The record of this evolution makes clear how the features of his thinking that proved durable, such as ontogeny and phylogeny, were established as such through a difficult creative process of formation of concepts, theories, and terminology that themselves enjoyed varying fortunes. Beginning with Haeckel's *Generelle Morphologie der Organismen* [*General Morphology of Organisms*] (1866), this paper traces aspects of the conceptual and terminological evolution that takes place both *within* the pages of this highly complex but seminal work and then chronologically in later works. We include the use of text data mining of his works to establish and analyze word frequency patterns. We seek to indicate here some of the challenges Haeckel faced in establishing new concepts and terminology in the *General Morphology*, and we draw attention to his efforts in later works to extend this didactic work.

Keywords: Ernst Haeckel, Biogenetic Law, Gastraea Theory, Ontogeny, Phylogeny, Morphology, Zoology