



ИСТОРИЧЕСКИЕ ХРОНИКИ

ПРОФЕССОР АВГУСТ ПЮТТЕР. СУДЬБА ТЕОРИИ.



В 2009 г. исполняется 100 лет со дня выхода книги, в которой была обоснована теория о питании водных животных растворёнными в воде органическими веществами [29]. Автором книги был немецкий физиолог

Август Пюттер. В этом же году исполняется 130 лет со дня рождения учёного и 80 лет со дня его смерти.

Имя Августа Пюттера большинству биологов неизвестно, редко даже кто из гидробиологов имеет о нём информацию, в том числе и у него на родине в Германии. Если кто и слышал об этом учёном, то знают, что он является автором теории «осмотического питания». При этом совершенно не представляют, что А. Пюттер был талантливым педагогом и эрудированным, разносторонним исследователем, прекрасным экспериментатором, смело выдвигающим новые идеи. В Интернете, в том числе на поисковых сайтах Германии, практически нет полных сведений о жизни и научной деятельности А. Пюттера. Представленную в этих заметках информацию пришлось собирать и восстанавливать по отдельным фрагментам (фотокопию портрета любезно предоставил автору главный библиотекарь Гейдельбергского университета д-р Густав Эвальд (Dr. Gustav Ewald) в 1973 г.).

А. Пюттер (von Pütter August Franz Robert, Professor, Dr. phil., Dr. med.; 06.04.1879 – 11.03.1929) родился в г. Штральзунде (Stralsund). Его отец Эрнст Август Фердинанд Пюттер (Ernst August Ferdinand Pütter, 1836 – 1913) был судьёй, а затем председателем совета Берлинского апелляционного суда, старшим тайным советником юстиции. Мать (Marianne Karoline Charlotte Mathilde Munchmeyer, 1846 – 1913) управляла домашним хозяйством. В 1888 – 1898 гг. Август обучался в гуманитарных гимназиях городов Нейссе и Мариенверде. После сдачи экзаменов на аттестат зрелости, он приступает к изучению медицины и естествознания в уни-

верситетах Бреслау и Йены. Значительное внимание А. Пюттер уделял изучению зоологии и физиологии, сохранив верность этим наукам на всю жизнь. Способности к научной работе и талант исследователя проявились ещё в студенческие годы. В этот период профессором сравнительной анатомии и зоологии, а также директором Зоологического музея в университете Бреслау был Вилли Кюкенталь*. Пюттер выполнил исследования Alcyoniidae из собранной В. Кюкенталем коллекции, которая хранилась в музее. Полученные результаты первой научной работы он опубликовал в 1900 г. [17]. Это студенческое исследование обогатило наши знания о фауне южных морей новым видом, - *Eleutherobia japonica* Pütter, 1900 [55]. В этом же году он переходит к исследованию физиологии органов чувств, начиная с тигмотаксиса простейших [18] и зрения водных млекопитающих [19]. Его работы были связаны поиском сходства и различий физиологических реакций. 27 июля 1901 г. в университете Бреслау он защитил диссертацию «Глаз водных млекопитающих» [19] по специальности «зоология» на учёную степень доктора философии. Здесь же в Бреслау, 5 мая 1903 г. Пюттер сдаёт государственный экзамен по медицине.

Следующим этапом в жизни Пюттера стала работа в университете Гёттингена (1903 – 1911). Первоначально он приступает к работе под руководством профессора Макса Ферворна** в должности ассистента физиологического института Гёттингенского университета. В ноябре 1903 г. Пюттер защищает диссертацию на соискание учёной степени доктора медицины. Тема работы связана с влиянием кислорода на живое вещество [20]. После защиты он получает *venia legendi* – право чтения лекций по физиологии. В декабре 1904 г. Пюттер занимает должность доцента по общей биологии и физиологии на медицинском факультете. Его первая лекция была посвящена физиологии зрения. В 1905 – 1909 гг. он работает в должности приват-доцента по физиологии, а в 1909 г. ему присвоено звание профессора.

В 1911 г. по приглашению М. Ферворна он переезжает в Бонн и получает должность ординар-

ного профессора, а с 1912 г. состоит также в должности ассистента в Институте физиологии университета. В Бонне он читает курсы лекций по общей биологии, физиологии и специальной сравнительной физиологии.

В 1913 г. он сочетался браком с Гизелой Цительманн (Elisabeth Ida Valerie Gisela Zitelmann – 1881 – 1959), дочерью известного профессора юриспруденции Боннского университета. В результате этого брака родились два сына и две дочери. Об их судьбе информации нет.

Весь период Мировой войны 1914 – 1918 гг. Пюттер находится на военной службе в качестве врача одного из полевых подразделений, а по окончании войны возвращается к научной и преподавательской деятельности в университет Бонна. Первая послевоенная научная работа опубликована им в 1917 г. [41]. К сожалению, о периоде жизни Пюттера с 1911 по 1922 гг. в Интернете практически нет информации. Все приведённые здесь сведения по-черпнуты из некролога [56]. Единственным местом, где мне отказали в предоставлении материалов, был Боннский университет в лице заведующей библиотекой (Mme Judith Schaarschmidt).

В 1922 г. Пюттер занимает должность приглашённого внешнего профессора в университете Килия. В этом же году медицинский факультет Кильского университета назначил проф. Пюттера директором института физиологической химии (ныне биохимический институт). Это произошло незадолго до объявления Нобелевской премии работавшему в институте биохимику Отто Мейергофу, который и претендовал на место. Напомним, что нобелевский лауреат в области медицины 1922 г. О. Мейергоф работал в Киле с 1912 г. и заложил своими исследованиями краеугольный камень для современной биохимии. В Киле Пюттер работал недолго и в 1923 г. занимает должность профессора физиологии Гейдельбергского университета, а в 1924 г. его избирают членом академии наук университета Гейдельберга. В августе 1925 г. он получил стипендию общества взаимопомощи Немецкой науки для проведения многомесячной исследовательской экспедиции на Teneriff [46].

Осенью 1927 г. он тяжело заболел. Лечение дало только временное облегчение. В 1928 г. Пюттер становится преемником Альбрехта Косселя*** на посту директора физиологического института. Незадолго до Рождества 1928 г. произошло обострение заболевания и, в надежде на освобождение от страданий, которые мешали его работоспособности, он соглашается на операцию [56]. Преждевременная смерть забрала А. Пюттера 11 марта 1929 г.

Пюттер был учёным с широким кругозором и огромной научной интуицией, о чём свидетельст-

вует библиографический список его исследований. Этот список собран впервые и публикуется здесь воедино. Некоторые работы А. Пюттера нам не удалось найти в оригинале (или в копии), поэтому приводим их неполное библиографическое описание, в надежде, что заинтересованные в указанных исследованиях смогут иметь отправную точку для дальнейших поисков.

В период сбора материалов о научной жизни Пюттера меня длительное время преследовало ощущение о возможном существовании однофамильцев, работающих в разных направлениях. Например, только в 1911 – 1914 гг. Пюттер опубликовал:

- ✓ в справочнике физиологических методик главу по методам исследования протист [33];
- ✓ книгу «Справочник по сравнительной физиологии» [32];
- ✓ книгу «Сравнительная физиология» [34];
- ✓ статью о питании водных животных растворёнными органическими веществами [35];
- ✓ статью об использовании солнечной радиации через зелёные растения [36];
- ✓ статью об обмене веществ у губок [37];
- ✓ три статьи по энергозатратам птиц при полёте [38 – 40].

На первый взгляд – различные исследования, тем не менее, все они объединены в одну проблему: – сравнительную физиологию энергетического обмена. Действительно, основная область интересов Пюттера была представлена сравнительной физиологией, с предпочтением исследования физиологии органов чувств, энергетических затрат и обмена веществ, а также функционирования выделительной системы. Научные работы Пюттера являются подтверждением необычной универсальности знаний автора и оригинальности взгляда на предмет исследования. Первое обобщение цикла исследований по сравнительной физиологии Пюттер сделал в книге «Органология глаз», вышедшей в двух изданиях – в 1908 и 1912 гг. [24].

Пюттер хорошо владел техникой эксперимента, о чём свидетельствуют его работа, посвящённая методам исследования жизни протист [22], а также разнообразные методические решения в экспериментах [33]. Он приступал к изучению новых, совершенно различных научных задач, причём каждый раз находил оригинальные подходы и решения. Действие ядов и химических раздражителей [49] и, с другой стороны, обмен веществ у копепоидов, с примерами использования корреляционного метода в физиологии [44]. Создание технических приспособлений для экспериментов с простейшими [33] и руководство по определению значений численных наблюдений в биологии [51]. От небольших групп животных. В этот период в морской биологии

журнальных статей до больших книг и учебников объёмом более 700 страниц [34].

В период работы в Бонне А. Пюттер, вместе с физиком А. Берлинером, был редактором журнала "Die Naturwissenschaften". Накануне войны, в 1914 г. он публикует в этом журнале три статьи, в которых рассматривает энергетические затраты при полёте птиц на различных скоростях [38 – 40].

Существенный вклад в развитие физиологии выделительной системы внесли его исследования секреторных механизмов почек [50] и разработанная им теория образования мочи [48]. Эти сведения имели в дальнейшем значение для разработки стратегии лечения почечных заболеваний.

В 20 ст. было выдвинуто более 500 различных гипотез о причинах и сущности старения. Коснулся этого вопроса и Пюттер [42]. Старение он рассматривал как результат борьбы между влиянием вредных факторов и устойчивостью организма. Он считал, что эти процессы, как и распад радиоактивных веществ, подчиняются сходным математическим законам. Его основные умозаключения подтвердились с открытием механизма апоптоза [1]. Используя сравнительно-физиологический метод наблюдения и анализ результатов опытов над птицами и млекопитающими и опираясь на известные ему случаи голодания людей продолжительностью более 70 дней, Пюттер показал [42], что периоды времени, ведущие к голодной смерти, пропорциональны корню третьей степени из веса. «Недостаток в материале для физиологического сгорания, а особый вид обмена веществ при голодании, образование вредных продуктов этого обмена, которые не могут быть обезврежены, или удалены из организма, обуславливают собой смерть от голодания у млекопитающих...». Эта мысль была изложена в 1921 г., но остаётся верной и до сих пор.

Пюттер был талантливым педагогом и популяризатором науки, прекрасно владел лекторским искусством, широко применяя разнообразный иллюстративный материал. Призвание учителя было его счастливым даром, которым он искусно пользовался как при изображении простых вещей, так и теоретически трудных вопросов [56].

Для того чтобы лучше понять, как из студента Пюттера сформировался талантливый учёный и педагог, следует вспомнить учёных, бывших его учителями и оказавших существенное влияние на развитие мировоззрения и таланта.

* Кюкенталь Вилли (Willy Georg Kükenthal, 04.08. 1861 – 20.08. 1922 гг.). Уроженец Вейссенфелса. Докторскую степень получил в 1884 г. в Йене. Здесь же в 1889 г. стал профессором зоологии, с 1898 г. был профессором сравнительной анатомии и зоологии в университете Бреслау и директором зоологического музея. В 1911 – 1912 гг. он был посе-

щающим профессором Кембриджского университета, а в дальнейшем профессором Берлинского университета и директором зоологического музея. В 1918 – 1919 гг. – президент Немецкого Зоологического Общества. Выполнял зоологические исследования в научных экспедициях, в том числе в 1894 г. – на Малайском архипелаге. Специализировался в изучении Octocorallia, входящих в подкласс Antho-zoa. Его большое собрание зоологических образцов хранится в музее во Франкфурте. Свыше 20 зоологических видов и один небольшой остров вблизи архипелага Шпицбергена названы в его честь.

**Ферворн Макс (Verworn M., 04.11.1863 г., Берлин, – 23.11.1921 г., Бонн), немецкий физиолог. Доктор философии (1887), доктор медицины (1889). С 1895 г. профессор Йенского университета, с 1901 г. профессор Гёттингенского университета, с 1910 г. профессор и директор физиологического института в Бонне. Основал журнал "Zeitschrift für Allgemeine Physiologie". Основные труды по вопросам общей биологии, физиологии клетки, анатомии и физиологии нейрона. Развивал направление, названное им клеточной физиологией нервной системы. Автор ряда крупных работ по физиологическим основам памяти, поведения, характера.

***Коссель Албрехт (Ludwig Karl Martin Leonhard Albrecht Kossel, 16.09.1853 – 5.07.1927 гг.). Родился в г. Росток. В 1872 г. поступил на медицинский факультет университета Страсбурга, с 1877 г. ассистент в институте физической химии в Страсбурге. В 1878 г. ему присуждена степень доктора медицины. В 1883 г. получает приглашение на должность заведующего химическим отделением института физиологии в Берлине. В 1895 – 1901 гг. профессор и директор института физиологии в Марбурге. С 1901 г. Коссель возглавил институт физиологии в Гейдельберге, в 1908 – 1909 – проректор университета. Нобелевский лауреат в области медицины (1910 г.), почётный доктор университетов Кембриджа, Дублина, Гента, Эдинбурга и др., а также различных Академий, среди которых Королевская шведская Академия наук и Королевское Общество наук Упсалы. Главный редактор журнала „Zeitschrift für physiologische Chemie“. Основные исследования Коссель выполнил в области общей биологии, физиологической химии и биохимии.

Теория Августа Пюттера о питании водных животных путём поглощения растворённых в воде органических веществ (РОВ). После защиты диссертации по медицине, связанной с действием кислорода на живое вещество, Пюттер начал развивать совершенно новое в физиологии направление по сравнительной оценке энергетического обмена, а также баланса вещества и энергии для различных групп животных. В этот период в морской биологии

появились первые количественные исследования продуктивности океана, что побудило Пюттера расширить границы своих исследований за счёт водных объектов. Одной из интересующих его научных задач было исследование количественных характеристик энергетического бюджета организмов по потреблению кислорода и выделению углекислого газа и их взаимосвязи с пищевыми потребностями. Из установленной им зависимости обмена веществ от поверхности тела животных следовало, что обмен веществ на массовую единицу должен быть настолько интенсивнее, насколько меньше абсолютные размеры организма. Это совершенно новое представление, так как до сих пор считали, что потребности в пище всей мелкоразмерной фауны простейших, маленьких медуз, многих плавающих личинок и т. д. чрезвычайно незначительны и количество имеющейся в водоёме оформленной пищи вполне достаточно. Первые публикации Пюттера по этим вопросам появились в 1907 – 1908 гг. [26 – 28]. Затем он обобщил экспериментальные материалы и соответствующие расчёты энергетического бюджета различных групп морских организмов в книге [29]. Здесь же была изложена окончательно сформулированная теория о питании водных животных РОВ.

В первых строках книги Пюттер указывает: «Кажется, что мысль о прямом питании животных растворёнными веществами не запрятана далеко, и было бы очень удивительно, если бы она где-нибудь бы не появилась. Когда я опубликовал свои первые исследования в этом направлении, мне было неизвестно, что в 1901 г. Кнёррихом [7] было доказано, что рачки *Daphnia* в состоянии потреблять и перерабатывать растворённые органические вещества, на что будет указано в соответствующем месте подробнее. В остальном я до сих пор не нашел никаких следов того, что мысль о питании животных растворённым веществом когда-либо появлялась». И далее указывает, что, вероятно, не стоит буквально принимать цитату из взглядов на природу А. Гумбольда, которому приписывают мысль о способности рыб использовать растворённые вещества: «При бесконечном разложении отмершей массы... все море можно рассматривать как студенистую жидкость, которая... для человека неприятна и неприемлема, но для многих рыб пригодна в пищу» [29].

Тем не менее, первые сообщения о животных, питающихся растворённой в окружающей водной среде пищей, появились за 30 лет до исследований Пюттера. Э. Геккель считал, что фильтрующие воду губки, кроме питания взвешенной пищей, способны также поглощать растворённую в воде пищу (цит. по [6]). В 1873 г. профессор натурфилософии университета Эдинбурга Чарльз Томсон

издал один из первых учебников по океанографии, в котором отметил, что в период работы в первой глубоководной морской экспедиции он нашёл корненожек и губок, обитающих на большой глубине в океане, преимущественно в местах, где нет источника взвешенной пищи. С помощью нового для того времени перманганатного метода он обнаружил, что в океанической воде, в том числе и на больших глубинах, содержится значительное количество РОВ. Поэтому Томсон предположил, что простейшие глубоководных морей (корненожки и губки) питались РОВ через поверхность тела. Его умозрительное заключение было сильно раскритиковано и проблема предана забвению (цит. по [6]). Следующую попытку осветить питание водных организмов с отсутствующим пищевым трактом сделал известный русский биолог К. С. Мережковский, один из основоположников теории симбиогенеза. Исследования на губках и гидромедузах привели его к предположению, что исследованные организмы питаются РОВ, впитывая пищу через эктодерму [15,16]. Однако эти работы остались без внимания и вскоре также были забыты.

По мнению С. Б. Ёргенсена [6], чтобы оценить исследования, которые вскоре стали известны как «теория Пюттера», нужно попытаться охарактеризовать состояние вопроса о питании животных. В тот период, когда Пюттер приступил к работе, исследования питания животных остановились на анатомии органов и были более направлены на разрешение филогенетических проблем, чем на разъяснение функций органов и систем органов. Он приводит слова Дж. Джонстона, который в своей книге «Условия жизни в море» (1908) сетует (стр. 229), что «сравнительная физиология, при одинаковом количестве исследований, не получила ничего подобного тому, что получила сравнительная анатомия; и потому мы находим, что на наши представления об обмене веществ у низших беспозвоночных животных серьезно влияют обширные знания физиологии теплокровных животных». И сам Пюттер пишет: «Пониманию физиологических вопросов питания, о которых идёт здесь речь, в зоологии препятствует полное отсутствие точных представлений об обмене веществ организмов...» [29; стр. 4].

Будучи серьёзным экспериментатором, Пюттер для получения подтверждающих его гипотезу материалов поехал работать на Неаполитанскую зоологическую станцию (28.09.1906 – 22.03.1907 и 21.07 – 14.09.1908). В архиве станции сохранены 15 писем его деловой переписки за тот период и ряд научных работ.

В результате исследований Пюттер сформулировал ряд вопросов и попытался их решить. Например, откуда при условии дефицита оформленной пищи водные животные изымают необходимые им питательные вещества? В течение зимы

1906 – 1907 гг. он провёл измерения количества РОВ в Неаполитанском заливе и установил, что концентрации РОВ составляют около 65 мг/л [27, 28]. В связи с этим возникает вопрос: могут ли водные животные использовать РОВ из растворов и каков механизм питания?

Исходя из этих положений, основная сущность теории Пюттера заключается в попытке объяснить дисбаланс энергетического бюджета, который выявился при количественной оценке протекающих в море процессов. Объясняя свою позицию, Пюттер пишет: «Обе проблемы, которые стоят в заглавии, питание водных животных и состав веществ водоёмов, стоят в теснейшей связи друг с другом. Они, собственно, представляют одну и ту же проблему, которая один раз рассматривается с точки зрения физиологии отдельных видов, а другой раз – с точки зрения физиологии или лучше – биологии сообщества. Если удастся получить в первой части доказательства, что, действительно, большая часть всего обмена веществ животных происходит на основе растворимых органических соединений, то преобразование господствующих представлений о происхождении равновесия продукции и потребления в биоценозах, которые содержат растворимые органические вещества, станет само собой разумеющимся следствием этого исследования» (стр.3) [29].

Пюттер завершает заключение в своей книге словами: «Я хочу представить результат в виде тезиса: *Питание большой части видов водных животных совершается не таким образом, как принимали это до сих пор, в грубой аналогии с млекопитающимися животными и птицами; т.е. то, что питание оформленной пищей осуществляется через систему пищеварения. Большое количество обитающих в воде животных, особенно имеющих маленькие формы, питаются непосредственно растворённым в воде органическим веществом*» [29]. Я выделил эту, на мой взгляд, ключевую формулировку с единственной целью: исключить отсутствующие в его теории умозаключения, которые приписывались ему позже оппонентами.

Несовершенство методов исследования, при всей скрупулёзности и экспериментаторском таланте учёного, не всегда позволяли получить корректные результаты, что и приводило его к некоторым неверным умозаключениям и категоричности суждений. Например, на основе анализа полученных экспериментальных материалов Пюттер сделал вывод, что за счёт растворённых органических веществ, а также лишь в очень незначительной степени и планктонных водорослей, живёт вся масса морских животных, т. е. за счёт этих веществ она строит массу своего тела, с одной стороны, а с другой стороны, поглощает их как материал для произ-

водства энергии при всех физиологических процессах. К такому заключению Пюттер приходит, исходя из целого ряда соображений.

Во-первых, данные по содержанию планктона в Средиземном море убедили его, что количество планктона в морской воде так мало, что его недостаточно для покрытия потребности в пище морских животных. Вторым аргументом в доказательство своей гипотезы Пюттер приводит, исходя из исследований содержимого кишечника различных животных, степени питательности содержащихся в нём пищевых частиц. Это доказательство Пюттер считает убедительным по отношению к рыбам, на которых он также распространил свою гипотезу осмотического питания растворёнными органическими веществами. Доказывая возможность питания водных животных РОВ, Пюттер, однако, не отрицал и питания твёрдой пищей. При этом он исходил из того, что в составе РОВ отсутствуют, либо находятся в незначительных количествах, некоторые совершенно необходимые для животных элементы, – азот, фосфор, сера и др. Эти элементы животные получают, по его мнению, в форме твёрдой пищи.

Между тем, только непосредственные опыты могли убедительно подтвердить эту гипотезу. Пюттер предпринимает ряд исследований, указывая, что такого рода эксперименты сопряжены с большими трудностями, так как при этом надо лишать животное какой бы то ни было твёрдой пищи, что влечёт за собой слишком большое отклонение от нормы. Для обоснования своих положений Пюттер определил величину потребности в пище морских животных и запасы питательных веществ, находящихся в море. При этом он исходил из допущения, что потреблённые вещества откладываются в теле преимущественно в виде углеводов. Отсюда, вычисляя по данным потребления кислорода количество усвоенного сахара, можно определить потребность организма в углеводе. О количестве же растворённого в морской воде органического вещества, Пюттер судил на основании определения содержания углеводов и азота в поверхностном слое Неаполитанского залива.

Не менее интересными являются и другие теоретические и методические подходы, использованные Пюттером для доказательства своей гипотезы. Так, сопоставляя объёмы воды, содержащие необходимые для дыхания разных животных в течение часа кислород, он сделал следующее заключение. Даже в том случае, если животные способны использовать лишь 40 – 50 % всего количества растворённой органики, то и тогда они смогут обеспечить пищевые потребности из того же объёма воды, который был использован на дыхание.

Что касается вопроса о путях поступления РОВ в организм животных, то Пюттер предположил, что для этого служит либо вся поверхность тела, если она не покрыта кутикулярными образованиями, или же различные придатки (жабры и т. п.). По его мнению, всякий орган, служащий для дыхания, может быть в то же время и органом питания. В доказательство того, что эпителий жабр может выполнять функцию дыхания, так и функцию питания, Пюттер говорит о наблюдаемом им несоответствии в развитии жабр некоторых беспозвоночных с их потребностью в кислороде.

Пюттер считал, что за счёт РОВ осуществляется лишь часть обменных процессов в организме, а именно та, которая характеризуется окислением, расщеплением и сопровождается выделением энергии. Следовательно, этот обмен веществ может происходить у животного за счёт сравнительно простых органических соединений, подобно тем, которые преимущественно встречаются в растворённом состоянии в морской и пресной воде. В результате этого сберегается более драгоценный питательный материал, необходимый для другой части обмена, связанной в основном с синтезом белков и других сложных соединений.

Обобщая ответы оппонентам на критические замечания, Пюттер представил в форме нескольких тезисов самые важные выводы, полученные им в результате исследования питания водных животных [35]. Приведём краткое сравнение выводов А. Пюттера (А.П.) и современных представлений (С.П.) о трофическом значении РОВ для морских организмов.

1. А.П. Масса РОВ в море превосходит массу тел организмов более чем в 100 раз. В Неаполитанском заливе РОВ присутствует при концентрациях около 65 мг·л^{-1} [08] Среднее значение растворённых в природной воде органических веществ $10 - 20 \text{ мг·л}^{-1}$ [09].

С.П. Соотношение масс живых организмов, детрита и РОВ в Мировом океане составляет 1:10:100. Общее содержание РОВ в океанах оценивается от $2 \cdot 10^9$ т до $2 \cdot 10^{12}$ т углерода. Суммарная средняя концентрации РОВ в океане – 2 мг·л^{-1} , в прибрежной зоне она значительно выше. В Эгейском море содержание РОВ ($C_{\text{орг.}}$, мг·л^{-1}) достигает 6.0, Чёрном – 4.1, Баренцевом – 20.0, Северном – 3.7. Значительную часть низкомолекулярной фракции РОВ составляют трофически ценные нейтральные аминокислоты и углеводы.

2. А.П. Водоросли выделяют в воду растворённые ассимилянты.

С.П. Более 45 % годовой первичной продукции поступает в виде РОВ. Прижизненные выделения морского фитопланктона составляют от 3 – 6 до 10 – 25 % . Гетеротрофные микрофлагелляты

при питании бактериями значительную часть поглощённого азота выделяют в виде аммиака и свободных аминокислот. В формировании комплекса РОВ участвуют и метаболиты макрофитов. Имеются данные, что фитопланктон выделяет от 4 до 68.9 % общего продукта фотосинтеза. Максимум концентрации РОВ наблюдается обычно спустя 1— 1.5 мес. после максимума хлорофилла.

3. А.П. Животные могут использовать растворённые органические вещества, даже если их концентрация составляет только от 1:280 000 до 1:2000 000 (*Actinia* и *Ascidia*).

С.П. Потребление компонентов РОВ возможно только для морских животных, а их транспорт через биологические мембраны клеток и тканей зависит от солёности и происходит в обмен на ионы натрия. Возможно потребление РОВ из разбавленных растворов. Для каждого вида организмов и растворённого субстрата существует зависимость потребления (U) субстрата от его концентрации (C): $U = a \cdot C^b$.

4. А.П. Водные животные могут жить, если будут покрывать самое большее 1/1000 их потребностей в веществе за счёт питания оформленной пищей (*Suberites*, *Oktokorallen*, *Rhizostomeen*

С.П. При близких к естественным концентрациям трофически ценных компонентов РОВ некоторые беспозвоночные могут компенсировать до 30 – 50 % энергетических затрат на дыхание. При отсутствии оформленной пищи развитие организма рано или поздно нарушается.)

5. А.П. В планктоне не хватает всей массы растений, чтобы покрыть пищевые потребности гетеротрофного планктона

С.П. Проблема, действительно, существовала. В последние годы вопрос о дисбалансе трофических взаимоотношений в морских экосистемах практически решён. Это связано с повышением точности методов количественного учёта и определения плотности распределения организмов; сдвигом верхней границы размерного диапазона РОВ с 0.5 до 0.2 мкм; расширением размерного диапазона для живых организмов до 0.2 мкм; использованием новых подходов при построении трофических цепей.

Такова в общих чертах теория А. Пюттера об осмотическом питании водных животных. Резюмируя основные положения этой теории необходимо отметить следующее: главными продуцентами питательного материала для всех водных животных остаются, безусловно, растения, но та масса органических веществ, которая накапливается в их клетках, благодаря фотосинтезу, недостаточна, чтобы удовлетворить всех потребителей. Главным источником пищи, в особенности для мелких форм, являются не сами растения, а продукты их обмена веществ, выделяемые во внешнюю среду в раство-

рённом состоянии. РОВ являются основным источником пищевой энергии для водных животных.

Критика теории Августа Пюттера. Теория вызвала в литературе обширную полемику и повлекла, с одной стороны, ряд исследований по выдвинутым им вопросам, а с другой – голословное отрицание. Критика коснулась, прежде всего, основного вопроса – возможности непосредственного использования РОВ различными животными. Такая реакция научной общественности и неприятие были связаны с тем, что теория Пюттера нарушала сложившиеся представления о жизни в море, а также вызывала необходимость пересмотра количественного и качественного состава трофических звеньев. Поскольку со дня публикации теории прошло целое столетие, значительно изменились методология и техника исследований, подробное рассмотрение этих дискуссий в настоящее время неактуально. Детальному разбору теории Пюттера, а также критике его взглядов посвящено достаточно много исследований [4 – 6, 52, 53], поэтому во избежание невольных повторений попытаюсь остановиться только на некоторых фактах, не отмеченных ранее.

Исследования Пюттера базировались на точном измерении нескольких переменных: интенсивности обмена веществ, концентрации РОВ и оформленной (взвешенной) пищи. На основании результатов измерений он проводил расчёт энергетического баланса. Погрешности в любом из этих параметров могли изменить характер его заключений.

В связи с появлением новых методов количественного учёта планктонных организмов, становится совершенно очевидной одна из основных ошибок Пюттера, недоучитывающего реальные запасы оформленной пищи в питании беспозвоночных. Однако необходимо отдать должное Пюттеру, который постоянно стремился учесть, по мере возможности, возражения своих оппонентов. Так, в 1922 г. вышла его статья [43], в которой, опираясь на новейшие для того времени данные, он более или менее детально обсуждает трофическое значение наннопланктона пресных вод и растворённого органического вещества и, между прочим, оговаривает, что высказанные им ранее взгляды на питание водных животных находят себе полное подтверждение.

Главным оппонентом и выраженным противником теории Пюттера стал Август Крог – профессор физиологии животных в университете Копенгагена, Нобелевский лауреат в области физиологии и медицины за работы по физиологии капилляров (1920). Он был всесторонним биологом, прекрасным методистом, внёсшим ценный вклад и в технику экспериментов гидробиологических исследований.

Крог сделал обзор литературы и своих собственных результатов в работе «Растворённые ве-

щества в качестве пищи для животных водной среды», представленной на специальном собрании секции «Общей морской физиологии», организованном международным советом исследования моря в Копенгагене в 1931 г [9, 10]. Крог пришел к заключению, что количество пищи, необходимой животным водной среды, в общем, присутствует в виде организмов и органических остатков. Существуют животные (наверняка, простейшие и, возможно, губки), которые могут в дополнение всасывать растворённые вещества из воды, и возможность того, что некоторые виды животных живут в основном на растворённых веществах, не исключена. Но данные экспериментов Пюттера по поглощению РОВ у рыб, актиний, асцидий и копепод неверны, и нет убедительных доказательств того, что какие-либо животные впитывают РОВ из естественных вод в скольконибудь значительном количестве.

Крог нашёл в работах Пюттера ряд серьёзных недостатков и его возражения относились, прежде всего, к несовершенным методам работы, неправильному использованию данных по планктону, недоучёту роли детрита, наннопланктона и микроорганизмов в питании животных и т. д.

Таким образом, несовершенство методологических и методических подходов привели к тому, что к середине 30-х годов у большинства исследователей сложилось мнение, что все основные положения теории Пюттера ошибочны. Большую роль в этом сыграли авторитет А. Крога и серия его статей в 1930 – 1935 гг., завершивших длительную дискуссию о возможности использования РОВ для питания водных животных.

Основные заключения Крога [9, 10] состояли в том, что если животные способны поглощать и даже использовать РОВ, то происходит это только в экспериментальных условиях, на искусственно высоких концентрациях, а в естественных условиях эта способность не проявляется. То есть, согласно Крогу, поглощение и использование РОВ незначительны при экологически значимых реальных концентрациях. При этом за счёт использования высоких концентраций РОВ он создавал в экспериментах гипертонические условия для пресноводных организмов и в ряде случаев регистрировал поглощение ими РОВ, что принципиально было неверным.

В этом и состоит основная ошибка Крога, благодаря которой теория Пюттера на десятилетия была предана анафеме. Разъясню вкратце эту мысль подробнее. Крог разрабатывал методы определения РОВ (азота и углерода) в воде. В морской воде эти методы практически не работали из-за большого количества солей, так как для подготовки образцов необходимо было выпаривать значительные объёмы воды. Крог стал проводить опыты на пресноводных

организмах и сопоставлять свои результаты с данными Пюттера, полученными для морских животных. Покончив с теорией Пюттера, в 1935 г. Крог перешёл к изучению транспорта ионов и осморегуляции и написал книгу «Osmotic regulation in aquatic animals» (1939). Но он так и не понял, что поглощение РОВ возможно только для морских животных. Он не понял, что для пойкилоосмотических организмов морская вода является, наряду со средой обитания, также и физиологической средой. По современным представлениям, поглощение РОВ является солёностнозависимым процессом, т.к. транспорт аминокислот и сахаров через биологические мембраны клеток происходит в обмен на ионы натрия [2]. Кстати, Пюттер, получив результаты по поглощению РОВ морскими организмами, также не знал этого.

В те годы только Г. Рансон был одним из немногих, кто защищал теорию Пюттера, даже после смерти её автора. Он считал, что Пюттер открыл общебиологическую закономерность и показал, что поглощение растворённых веществ является свойством всех живых клеток [52, 53]. И в этом Г. Рансон был прав, т.к. позднее стало известно, что клетки способны поддерживать осмотическое давление, благодаря активному переносу воды или некоторых растворённых веществ через плазматическую мембрану внутрь клетки или из клетки наружу.

Вторая ошибка А. Крога состояла в том, что огромное количество РОВ, находящихся в океанах, по его мнению, представляет собой малоценные отходы, которые не могут быть утилизированы. По его расчётам [11, 12], общее количество находящихся в океанах РОВ по крайней мере в 300 раз превышает биомассу морских организмов всех видов и все время медленно накапливается. Количество РОВ, выделяемых культурами водорослей и смешанными природными популяциями фитопланктона, очень низкое. Чистые культуры диатомей отдают меньше 5 % органического вещества производимого в процессе фотосинтеза. Эти данные свидетельствуют против предположений Пюттера о том, что РОВ легко доступны всем водным организмам и составляют основной источник их питания. В этом виде, по мнению Крога, гипотеза не только неубедительна, но и ошибочна. Сейчас уже не вызывает сомнений, что основные продуценты РОВ – морские водоросли, которые прижизненно выделяют в воду не только разнообразные углеводы, но и белки, пептиды, аминокислоты и многие другие трофически ценные вещества.

Неверными оказались и замечания Крога относительно плохой проницаемости кожных покровов водных животных для органических соединений. Хорошо известно, что многие низкомолекулярные соединения могут проникать через эпи-

дермальные ткани у водных беспозвоночных. Замечание Крога о том, что усвоение РОВ происходит в значительной мере через пищевой тракт, вместе с проникающей в него водой, не имеет принципиального значения, поскольку важен, прежде всего, сам факт утилизации РОВ.

Накопленные к шестидесятым годам сведения о «биологическом действии» растворённых в воде органических веществ позволили предположить, что морские организмы взаимодействуют друг с другом через водную среду и объединяются разнообразными внешнеметаболическими связями в единую трофическую сеть. Таким образом, более чем через полвека после появления гипотезы А. Пюттера, вновь выдвигается вопрос о трофической ценности РОВ для морских организмов. Большая заслуга в осуществлении систематизации и синтеза сведений о роли растворённого органического вещества для морских организмов принадлежит К. Лукасу [13, 14], который сформулировал концепцию экто-кринов, аналогичную гипотезе Пюттера и, в то же время, существенно отличную от неё. Логическим завершением вопроса об использовании РОВ морскими организмами явилась теория экологического метаболизма, обоснованная К. М. Хайловым [3].

Жизнеспособность теории А. Пюттера подтверждается и тем, что до настоящего времени практически во всех морских центрах продолжают исследования по проблемам, которые он выдвинул в 1909 г. Особенно показательным, что в возрождении теории участвовали сотрудники института физиологии Августа Крога при Копенгагенском университете, которые выступили в 1976 [6] и в 2001 гг. [4] с обзорами исследований по вопросам использования РОВ водными животными.

Как показали многочисленные исследования, физиологическая концепция теории, была в основном верна и прошла испытание временем. Следует отметить, что теория Августа Пюттера явилась мощным катализатором для развития морской биологии, которая была представлена в тот период в основном зоологами – систематиками.

Да, он был неправ, отстаивая некоторые неверные, с высоты современных знаний, выводы, но он побудил развитие методов и техники эксперимента, он побудил морских биологов к разработке и усовершенствованию методологических подходов, с активным привлечением знаний из смежных наук. Для морских биологов важно помнить, что Август Пюттер стоял у истоков формирования новых направлений количественной гидробиологии, экологической физиологии и трофодинамики экосистем.

Благодарности. Автор искренне признателен за помощь в поиске документов и при подготовке к печати этого сообщения учёным и специалистам из Германии – M-me Irene Thewalt, M-me Elisabeth Hunerlachhat,

Dr. Gus-tav Ewald (университет Гейдельберга), Dr. Ulrich Hunger (университет Гёттингена), M-me Susanne Schuck-Zöller (университет Киля), Dr. Dagmar Bickelmann (архив земли Шлезвиг-Гольштейна); Италии – Dr. Christiane Groeben и

Dr. Massimiliano Maja (Неаролитанская зоологическая станция); ИнБЮМ НАН Украины – д.б.н., профессору А. В. Гаевской, к.б.н., с.н.с В. М. Юрахно, сотрудникам библиотеки и лично О. А. Акимовой.

1. Зайнуллин В. Г., Москалев А. А., Шапошников М. В. и др. Современные аспекты радиобиологии *Drosophila melanogaster*. Апоптоз и старение // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1999. – 39, N 1. – С. 49 – 57.
2. Комендантов А. Ю., Хлебович В. В. Солёностная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворённых органических веществ // Тр. Зоол. ин-та. – 1989. – 196. – С.22 – 50.
3. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. – К.: Наук. думка, 1971. – 252с.
4. Gomme J. Transport of exogenous organic substances by invertebrate integuments: The field revisited // J. Exp. Zool. – 2001. – 289. – P. 254 – 265.
5. Johnston R. The theories of August Pütter // Proc. Royal Soc. Edinburgh. – 1972. – B 72. – P. 401-410.
6. Jorgensen C. B. August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments. // Biol. Rev. – 1976. – 51. – P.291 – 328.
7. Knörrich F. W. Studien über die Ernährungsbedingungen einiger für die Fischproduction wichtiger Mikroorganismen des Slißwassers // Forschungsberichte der biologische Station Plon. – 1901. – P. 1-52.
8. Konen H. u. Pütter A. // Hermann von Helmholtz : 1855-1858 Professor der Physiologie und Anatomie an der Universität Bonn ; Reden gehalten am 17. Dezember 1921. – Bonn, 1922.
9. Krogh A. Dissolved substances as food of aquatic organisms // Rapport du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. – 1931. – 75. – P. 1 – 36.
10. Krogh A. Dissolved substances as food of aquatic organisms // Biological Reviews. – 1931. – 6. – P.412 – 442.
11. Krogh A. Conditions of life in the ocean // Ecological Monographs. – 1934. – 4. – P. 421 – 429.
12. Krogh A. Conditions of life at great depths in the ocean // Ecological Monographs. – 1934. – 4. – P.430 – 439.
13. Lucas C. E. External metabolites and ecological adaptations // Symposium of the Society for Experimental Biology. – 1949. – 3. – P. 336 – 356.
14. Lucas C. E. External metabolites in the sea // Deep-Sea Research. – 1955. – 3 (Supplement), – P. 139 – 148.
15. Mereschkowsky C. Études sur les éponges de la Mer Blanche // Mémoires de l'Académie Imperial des Sciences Saint-Petersbourg . – 1879. – 26 (7), – P.1 – 51.
16. Mereschkowsky C. On an anomaly among the Hydromedusae, and on their mode of nutrition by means of the ectoderm // The Annals and Magazine of Natural History. – 1879. – Series 5. – 3. – P. 177 – 181.
17. Pütter A. *Alcyonaceen* des Breslauer Museum // Zoologische Jahrbüher (Systematik). – 1900. – 13 (5). – S.443 – 462.
18. Pütter A. Studien über Thigmotaxis bei Protisten // Archiv für Physiologie Suppl. – 1900. – S.243-302.
19. Pütter A. Das Auge der Wassersäugetiere: Dissertation Dr. phil. Zoologie als Hauptfach. – Breslau., Juli 1901.
20. Pütter A. Die Wirkung erhöhter Sauerstoffspannung auf die lebendige Substanz: Dissertation Dr. med. – Göttingen. – November 1903.
21. Pütter A. Die Wirkung erhöhter Sauerstoffspannung auf die lebendige Substanz // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1904. – 3. – P. 363 – 405.
22. Pütter A. Die Reizbeantwortungen der ciliaten Infusorien // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1904. – 3. – P. 406 – 454.
23. Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1907.
24. Pütter A. Organologie des Auges. – Leipzig: Engelmann Verlag, 1908. – 2. Aufl. 1912.
25. Pütter A. Abhandl. d. Ges. der Wiss. zu Göttingen. – 1908. – 6, N 5.
26. Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1908. – 7. – P. 283 – 320.
27. Pütter A. Der Stoffhaushalt des Meeres // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1908. – 7. – P. 321 – 368.
28. Pütter A. Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels. Abhandlungen des Königlichen Gesellschafts für Wissenschaften Göttingen [Mathematisch-Physische Klasse). – 1908. – 6, no. 1, – P.1 – 79.
29. Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. – Jena.: Verlag von Gustav Fischer, 1909. – 168 p.
30. Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1909. – 7. – 148 p.
31. Pütter A. Die Ernährung der Fische // Zeitschrift für allgemeine Physiologie – 1909. – 9. – P.147 – 242.
32. Pütter A. Handbuch der vergleichenden Physiologie. – Jena.: Verlag von Gustav Fischer, 1911.

33. *Pütter A.* Methoden zur Erforschung des Lebens der Protisten. In: Handbuch der physiologischen Methodik, Erster Band: Allgemeine Methodik. Protisten, wirbellose Tiere, physikalische Chemie. Stoff- und Energiewechsel, Zweite Abteilung: Protisten-wirbellose Tiere-physikalische Chemie, edited by Robert Tigerstedt, Leipzig, 1911. – P. 1 – 68.
34. *Pütter A.* Vergleichende Physiologie. – Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1911. – 721 p.
35. *Pütter A.* Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen // Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie. Bonn. – 1911. – **137**. – P. 595 – 621.
36. *Pütter A.* Die Ausnutzung der Sonnenstrahlung durch die grünen Pflanzen // Die Naturwissenschaften. – 1914. – **2**, 8. – P.169 – 175.
37. *Pütter A.* Der Stoffwechsel der Kieselschwämme // Zeitschrift für allgemeine Physiologie. – 1914. – **16**. – P. 65 – 114.
38. *Pütter A.* Vogel und Flugzeug // Die Naturwissenschaften. – 1914. – **2**, 37. – P. 861 – 865.
39. *Pütter A.* Die Leistung der Vogel im Fluge // Die Naturwissenschaften. – 1914. – **2**, 29 – P. 701 – 705.
40. *Pütter A.* Die Leistung der Vogel im Fluge. 2 // Die Naturwissenschaften. – 1914. – **2**, 30 – P. 725 – 739.
41. *Pütter A.* Studien über physiologische Ähnlichkeiten. V. Ähnliche Herzgrossen // Pflüger's Arch. – 1917. – **168**. – P. 367 – 412.
42. *Pütter A.* Hungriges Tod // Die Naturwissenschaften. – 1921. – № 2. – P. 200 – 209. (Перевод Г. Азимова под редакцией и с предисловием Б. М. Завадовского).
<http://www.ruthenia.ru/sovlit/j/364.html>
43. *Pütter A.* Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere // Biologisches Zentralblatt. – 1922. – **42** – P. 72 – 86.
44. *Pütter A.* Der Stoffwechsel der Copepoden (zugleich ein Beispiel für die Verwendung der Korrelationsmethode in der Physiologie) // Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. – 1923. – **201**. – P. 503 – 536.
45. *Pütter A.* Stufen des Lebens. Eine Einführung in die Physiologie. – Berlin: Georg Stilke, 1924. – 580 p.
46. *Pütter A.* Altersbestimmung an Drachenbäumen von Tenerife. In: Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. Math.-nat. Klasse. Jg. – 1925. – Abh. 12. – 18 p.
47. *Pütter A.* Die Ernährung der Copepoden // Archiv für Hydrobiologie. – 1925. – **15**. – P. 70 – 117.
48. *Pütter A.* Die Drei-Drüsentheorie der Harnbereitung. – Berlin: Springer. – 1926. – **4**. – 173 p.
49. *Pütter A.* Chemische Reizwirkung und Giftwirkung. In: Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. Math.-nat. Klasse. Jg., 1927. – 27 p.
50. *Pütter A.* Die Sekretionsmechanismen der Niere. – Berlin u. Leipzig: de Gruyter, 1929. – 235 p.
51. *Pütter A.* Die Auswertung zahlenmäßiger Beobachtungen in der Biologie. Eine praktische Anleitung in Beispielen. – Berlin u. Leipzig: Walter de Gruyter, 1929. – 56 p.
52. *Ranson G.* Le role de la matière organique dissoute dans l'eau et les Théories de Pütter // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. – 1935. – **7**. – P. 359 – 366.
53. *Ranson G.* Le role de la matière organique dissoute dans l'eau et les Théories de Pütter // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. – 1936. – **8**. – P. 160 – 172.
54. *Thomson C. W.* The Depths of the Sea. –2nd ed. London: Macmillan, 1874.
55. *Williams G. C., Little S. A.* A new species of the soft coral genus *Eleutherobia* Pütter, 1900 (Octocorallia: Alcyoniidae) from South Africa // Proc. California Acad. Sci. – 2001. – **52**, № 16. – P. 195 – 208.
56. *Wöhlisch E.* Nachruf. August Pütter // Der Monatschrift für Kinderheilkunde. – 1929. – **28**. – P. 690 – 692.

В. Е. Ерохин

канд. биол. наук, вед. научн. сотр.

(Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского
НАН Украины, Севастополь, Украина)