

С. В. Глушен



ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ



С. В. Глушен

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

*Рекомендовано
Учебно-методическим объединением
высших учебных заведений Республики Беларусь
по естественнонаучному образованию в качестве
пособия для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности 1-31 01 01 «Биология»*

МИНСК
БГУ
2010

УДК 57(091)(075.8)
ББК 28г.я73
Г55

Рецензенты:
кандидат биологических наук *В. В. Селявко*;
кандидат биологических наук *В. В. Гричик*

Глушен, С. В.
Г55 История биологии : пособие / С. В. Глушен. — Минск :
БГУ, 2010. — 91 с.
ISBN 978-985-518-294-9.

Кратко изложены основные философские идеи, научные теории и открытия, которые обеспечили развитие биологических наук в период от Древнего мира до сегодняшнего дня.
Для студентов биологического факультета.

УДК 57(091)(075.8)
ББК 28г.я73

ISBN 978-985-518-294-9

© Глушен С. В., 2010
© БГУ, 2010

ВВЕДЕНИЕ

Взгляд в прошлое — необходимое условие научного прогресса в биологии. Ведь ретроспектива дает возможность оценить новизну полученных знаний и достигнутый уровень. История биологии уникальна, богата поучительными примерами, глубокими идеями, оригинальными решениями и яркими личностями

В Советском Союзе историографией биологии занимались до Великой Отечественной войны В. П. Карпов, Б. Е. Райков, В. В. Лункевич, С. Л. Соболев и А. Д. Некрасов. После войны в Академии наук СССР был организован Институт истории естествознания и техники, в котором имелся и сектор истории биологических наук. Наиболее значительной работой советских историков биологии, несомненно, является изданный Институтом истории естествознания и техники фундаментальный труд «История биологии». Первый его том вышел в 1973 г. и посвящен развитию биологии до XX в., в его подготовке принимали участие 23 историка науки. Второй том появился в 1975 г., в нем представлена детальная картина развития биологических наук в XX в. В эти же годы теоретические аспекты истории биологии обсуждаются в работах Р. С. Карпинской, И. Т. Фролова, К. М. Завадского, А. А. Малиновского, С. А. Пастушного, А. С. Мамзина и других отечественных ученых.

На Западе первыми профессиональными исследователями в этой области были М. Бекнер (M. Beckner) и М. Грин (M. Grene). Позже — Д. Халл (D. Hull), М. Рьюз (M. Ruse), К. Шаффнер (K. Schaffner) и У. Вимсат (W. Wimsatt). Первой значительной работой по философии биологии стала книга Бекнера «Биологический способ мышления» (1959). Изданная в 1973 г. монография Рьюза «Философия биологии» в 1977 г. была переведена на русский язык. В 1974 г.

появилась работа «Философия биологических наук» Халла, а с 1979 г. стал издаваться посвященный истории и философии биологии журнал «History and Philosophy of the Life Sciences». Таким образом, развитие биологии стало предметом специальных аналитических исследований только с 60—70-х гг. XX в.

В последнее время многие историки и философы науки приняли в качестве основы для ее изучения теорию парадигмы американского ученого Томаса Куна (1977). На примере физики он показал, что движение науки можно представить как последовательность революционных преобразований, каждое из которых сопровождается появлением характерной доминирующей системы теорий, методов и стандартов.

Каждая область научных исследований вначале не скоординирована, в ней развиваются различные исследовательские линии и теоретические идеи, сохраняющие свою самостоятельную и соревновательную позицию до тех пор, пока возникающая система идей не примет статус устойчивой структуры — парадигмы. Парадигма определяет правомерность проблем и методов исследований каждой области науки для последующих поколений ученых. Это возможно благодаря двум ее существенным особенностям: создание парадигмы достаточно оригинально, чтобы привлечь на длительное время группу сторонников из конкурирующих направлений научных исследований и в то же время она достаточно открыта, чтобы в ее рамках новые поколения ученых могли найти для себя нерешенные проблемы.

Таким образом, *парадигма* — модель научного восприятия и осмысления эмпирических данных, вокруг которой объединяются ученые. Тогда становится понятным и смысл образования как освоения существующих в парадигме теорий, методов и традиций, которые обеспечивают постановку и решение типовых для данной науки задач. Именно изучение парадигм подготавливает студента к членству в научном сообществе.

Исходя из теории парадигмы, науки можно классифицировать на допарадигмальные, парадигмальные и непарадигмальные. Допарадигмальные компоненты представлены

в биологии, например, античными и средневековыми энциклопедиями, которые отличаются причудливым смешением реальных фактов, предположений и вымыслов. Допарадигмальных ученых объединяет интерес к предмету исследования, а не уровень и характер их общей и специальной подготовки. Парадигмальностью отличаются современные естественные науки. Главным критерием истинности фактов в них является воспроизводимость результатов, для продуктивной деятельности требуется большой объем теоретических знаний и высокий уровень профессиональных навыков. К непарадигмальным относятся гуманитарные науки, главным способом оценки в которых выступают эстетические и логические критерии.

Таким образом, с точки зрения теории парадигмы биологию можно рассматривать как типичную парадигмальную науку с определенной долей допарадигмальных и непарадигмальных компонентов. Используя подход, обоснованный Е. В. Брызгалиной в работе «История биологии как смена парадигмального знания» (1996), можно выделить следующие основные познавательные модели биологии:

1. Организменная. Эта модель раскрывает устройство природы по аналогии со строением живого организма. Возникла в античности и многократно воспроизводилась в истории науки и культуры.

2. Семиотическая. Будучи базовой моделью средневекового способа мышления, эта парадигма рассматривает мир как текст и подразумевает его прочтение и расшифровку смысла.

3. Редукционная (механическая). Эта познавательная модель рассматривает мир как машину, устройство которой можно понять путем анализа ее компонентов.

4. Эволюционная. Рассматривает мир как развивающуюся по внутренним законам систему. Возникла в биологии благодаря работам Ж.-Б. Ламарка и Ч. Дарвина, а в XX в. приобрела статус общенаучной парадигмы.

5. Системная. Разработана Л. фон Берталанфи как альтернатива витализму и механицизму, считает несводимость общего к частному главным признаком живых систем.

6. Синергетическая. Представляет мир как процесс возникновения порядка из хаоса при определенном сочетании структурных, энергетических и информационных параметров.

В истории биологии есть много примеров того, как ее отдельные отрасли возникали или переходили в новое качество путем развития познавательных моделей. Поэтому концепция парадигмы и была использована автором для отбора и организации материала — история биологии рассматривается в той последовательности, в которой отдельные научные направления занимали в ней лидирующее положение.

1. БИОЛОГИЯ ДРЕВНЕГО МИРА И СРЕДНЕВЕКОВЬЯ

1.1. Возникновение биологических наук

По определению датского ученого К. Мадсена, наука — это социокультурная система индивидов, которые вовлечены в эмпирическое исследование, теоретическое и философское мышление. Научные тексты в полной версии включают в себя три уровня абстракции: философский, теоретико-гипотетический и эмпирических данных.

Наука есть познание в его наиболее свободной и отделенной от других сторон жизни человека форме. Ни в одной из сфер его деятельности получение нового знания не является самоцелью: в религии оно подчинено вере, в философии — мировоззрению, в сельском хозяйстве, медицине, технологии — практике. Вот почему развитые цивилизации создают условия для свободного творчества ученых, исследующих фундаментальные проблемы, решение которых зачастую не имеет практической выгоды.

Наука зародилась в Древней Греции в период VIII—VI вв. до н. э., когда рухнувшая в результате вторжения дорийцев деспотическая система правления крито-микенского периода сменилась на демократию городов-государств. В этот период как реакция на разрушение архаического мифологического мировоззрения возникла идея всеобщей гармонии мира.

Первыми греческими учеными были ионийцы — Фалес Милетский, Анаксимандр, Анаксимен, Гераклит Эфесский (VII—V вв. до н. э.). Основоположником анатомии и физиологии считают греческого философа и врача Алкмеона Кротонского (VI—V вв. до н. э.). Он первым стал анатомировать животных, исследовал роль мозга и нервов в формировании ощущений и мышления. Наиболее полное знание по анатомии, физиологии, эмбриологии и зоологии того времени представлены в книгах Гиппократ (V—IV вв. до н. э.). Этот выдающийся древнегреческий врач разработал учение, согласно которому здоровье человека зависит от равновесия в орга-

низме четырех жидкостей — крови, слизи, желтой и черной желчи. Из этой теории следовал и основной принцип лечения — помочь организму восстановить нарушенное болезнью равновесие, добавляя то, чего не хватает, и удаляя то, что избыточно. Врач должен был учить пациента отдыхать, соблюдать чистоту, находиться на свежем воздухе и питаться простой здоровой пищей. Сам врач тоже должен вести здоровый образ жизни, обязан внимательно исследовать человека, сравнивая его состояния. Гиппократ настаивал на индивидуальном подходе, считая, что надо лечить не болезнь, а больного. В богатом наследии Гиппократа и его учеников, составляющем около ста сочинений, приводились многочисленные сведения о скелете человека, сердце и сосудах, внутренних органах, мозге и нервах. Однако эти сведения отличались фрагментарностью, строение органов и их функции зачастую толковались ошибочно. В работе Гиппократа «О диете» содержатся данные о примерно пятидесяти животных, относящихся к млекопитающим, птицам, рыбам, моллюскам, ракам, пресмыкающимся и насекомым, которые употреблялись человеком в пищу.

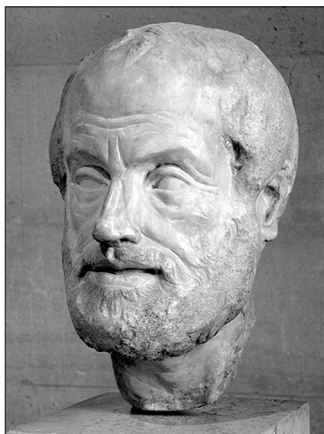
Наиболее выдающимся ученым в области естественных наук в Древней Греции был, несомненно, Аристотель (384—322 гг. до н. э.). Ему принадлежат пять трактатов по биологии — «История животных», «О частях животных», «О возникновении животных», «О движении животных» и «О душе», в которых он не только собрал известные к тому времени сведения о животных, но и оформил их в систему. Аристотель признавал реальность материального мира, но противопоставлял пассивной материи активную нематериальную форму, которая выступала у него как конечная причина вещей.

Аналогичное содержание активного начала он вкладывал в понятие души, существованием которой Аристотель объяснял целесообразность строения и функционирования живых организмов. В трактате «О душе» он писал: «Если животное есть душа, или часть души, или нечто не без души, ... дело естествоиспытателя говорить о душе и знать ее, и если не обо всей, то о той ее части, которая создает животное таковым, каково оно есть...».

Согласно Аристотелю, существуют души трех типов: питающая, чувствующая и разум. Первая свойственна только растениям, у животных дополнительно есть чувствующая душа, а человеку, кроме первых двух, дан еще и разум.

В биологических трактатах Аристотеля содержится ряд плодотворных идей, которые сыграли значительную роль в развитии

биологии. В частности, занимаясь сравнительными исследованиями, он пришел к последовательному расположению живых организмов по степени их усложнения и приближения к человеку в виде «лестницы существ». Аристотель писал, что «природа действует шаг за шагом от вещей, лишенных жизни, к животной жизни таким образом, что невозможно определить точную линию демаркации... Так, следующим после неживых вещей по восходящей шкале идет род растений, относительно безжизненный в сравнении с животными, но живой по сравнению с физическими объектами. Среди растений существует непрерывная шкала восхождений к животному миру. Существуют некоторые объекты в море, занимаясь которыми, очень трудно определить, являются они животными или растениями. Губка во всех отношениях подобна растению... Некоторые животные имеют корни и погибают, будучи оторванными... В отношении чувствительности некоторые животные не обнаруживают ее, а другие проявляют ее недостаточно отчетливо... И, таким образом, шкала живого представляет градуированное дифференцирование».



Аристотель

В дальнейшем «лестница существ» неоднократно меняла свой содержательный смысл, оставаясь удобной формой представления порядка и целесообразности в живой природе.

Один из учеников Аристотеля, Теофраст (372—287 гг. до н. э.), считается основателем ботаники. В трактате «История растений» он писал о существовании пола у растений и способах их размножения, различал однодольные и двудольные растения, описал особенности прорастания семян, ввел в науку термины «плод», «околоплодник», «сердцевина». В работах Теофраста содержатся сведения о практическом применении растений, в том числе и в лечебных целях.

Отличительная черта древнегреческого разума — ориентация на воспитание и образование людей, а не на изучение и преобразование природы. К началу нашей эры уже в Римской империи рациональное изучение мира было вытеснено риторикой, этикой и философией. К этому историческому периоду относится появле-

ние 37-томного сочинения «Естественная история», автором которой был погибший при извержении Везувия Плиний Старший (23—79). В «Естественной истории» зоологии, ботанике и садоводству посвящено 19 томов, с VIII по XXVII. В течение многих столетий «Естественная история» Плиния служила основным источником сведений о живой природе.

Во времена Нерона в Риме работал греческий врач Диоскорид (40—90), который создал пятитомное руководство по лекарственным средствам «De Materia Medica». Эта книга использовалась как источник знаний о растениях в течение последующих 15 веков.

В области анатомии и физиологии человека и животных в Древнем мире наибольшего успеха добился римский врач Клавдий Гален (130—200). Он изучал анатомию многих, в основном домашних, животных, подробно описал морфологию костей, суставов и мышц, исследовал структуру и функции нервной системы. В теоретическом плане Гален придерживался учения Гиппократов о равновесии в организме четырех жидкостей. Уже при жизни Гален приобрел исключительный авторитет как врач и ученый. В дальнейшем работы Галена были догматизированы средневековой медициной, и на протяжении более тысячи лет их запрещалось подвергать сомнению.

1.2. Биологические знания в период Средневековья



Альберт Великий

Кредо средневековых воззрений на природу кратко, но точно выражено в следующих словах одного из основоположников христианской теологии Фомы Аквинского: «Созерцание творения должно иметь целью не удовлетворение суетной и преходящей жажды знания, но приближение к бессмертному и вечному». В средневековой картине природы можно обнаружить отчетливую двойственность знания — книжная схоластика существует независимо от непосредственного опыта людей. Схоластическая наука доказывала, что за наблюдаемыми явлениями природы

кроется невидимый мир символов, который более значим, чем непосредственно воспринимаемый, и именно он должен являться предметом изучения. Таким образом, для Средневековья характерна символическая картина мира как восходящего к Богу текста, т. е. семиотическая парадигма.

Источниками биологических знаний в средневековой Европе служили, главным образом, популярные книги религиозно-философского характера — «Физиологи», «Бестиарии», «Шестодневы», основная задача которых состояла в распространении и укреплении христианской религии. Доступ к более авторитетным источникам знаний был ограничен библиотеками королей, крупных феодалов, монастырей и университетов. Первой книгой на Руси, содержащей сведения о болезнях и лечебных травах, был «Изборник Святослава», переведенный в X в. с греческого оригинала для болгарского царя Симеона, а в 1073 г. переписанный для черниговского князя Святослава Ярославовича.

Одним из наиболее известных ученых Средневековья был Альберт Великий (1193—1280), который ввел в обиход европейской науки огромный объем знаний из древнегреческих и арабских источников. Он изложил и прокомментировал большинство работ Аристотеля, провел собственные исследования флоры и фауны, написал трактаты «О животных» и «О растениях». Растения у Альберта Великого располагались в алфавитном порядке, классификация животных была заимствована у Аристотеля. Лекции Альберта Великого в Сорбонне собирали так много студентов, что ему приходилось читать их на соседней площади, носящей с тех пор его имя.

По-видимому, самым большим сочинением одного автора за всю историю науки явилась 80-томная энциклопедия Венсана де Бове (1190—1264), библиотекаря французского короля Людовика IX. Ее естественнонаучная часть в 32 томах под названием «Зеркало природы» содержала обширные сведения по анатомии, физиологии и психологии человека, а также описания множества растений и животных, включая млекопитающих, птиц, рыб, пресмыкающихся и насекомых.

К XIV в. средневековые ученые-схоласты разделились на два лагеря, по-разному трактующих абстрактные понятия — универсалии. Реалисты полагали физическое существование универсалий, тогда как номиналисты считали их только словесным обозначением сущности вещей. Борьба реализма и номинализма отражала противоречие между символической и естественнонаучной картинами мира, подготавливая переход от теологии и мистики к рациональному опытному мышлению.

2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ В XVI—XVIII ВЕКАХ

Социально-экономические и культурные преобразования в Европе в XIV—XVI вв. называют Возрождением. В экономической сфере это был период роста городов, развития производства и торговли, накопления материальных и финансовых ресурсов. Развитию меркантильных интересов способствовала и Реформация церкви, стимулировавшая наживу и экспансию в сочетании с усилением регламентации повседневной жизни. В сфере культуры то было время, когда достижения античного мира вновь стали образцами для подражания. Обращение к античности воскресило принципы рационального подхода Аристотеля и других ученых древности к природе, однако объем знаний, унаследованный от них, уже не соответствовал возросшим потребностям европейской цивилизации. По существу, процессы перехода от средневековой к современной ментальности и новому образу жизни продолжались вплоть до XIX в.

Одним из наиболее значимых факторов, повлиявших на переход к Новому времени, было изобретение в XIV в. книгопечатания Иоганном Гутенбергом. Печатные книги обеспечили доступ к знаниям более широкому кругу людей, чем рукописи, хранившиеся в библиотеках университетов и монастырей. Изменилась также и роль книги в обществе. Для человека Средневековья характерны неуверенность в завтрашнем дне, беспомощность перед силами непонятной и чуждой ему природы, страх произвола авторитарной церковной и светской власти. Продуктивность умственной деятельности казалась средневековому человеку такой же низкой, как и продуктивность его физического труда. Будущее было неопределенным, зыбким, поэтому он обращался за помощью к Библии и книгам авторитетов прошлого. Печатная книга, становясь доступной, разоблачала далекую от действительности книжную ученость. Эразм Роттердамский писал: «Как быть, чтобы груды такого рода томов, которые никто за всю жизнь не сможет прочесть, оказались для нас наставлениями в том, как правильно жить? Сколь велико разнообразие умов и обстоятельств!». Поэтому характерная для Нового времени рационализация жизни превращает книгу в средство обмена идеями и актуальным опытом среди людей текущего поколения.

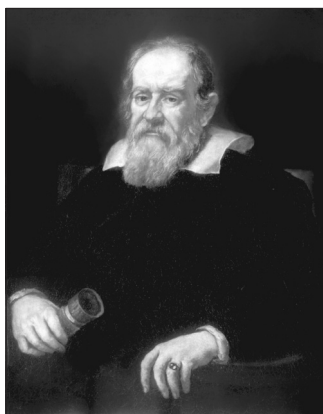
Уже к началу XVI в. издано более 30 тыс. книг, содержащих тот объем знаний, который сумела накопить и сохранить к этому времени европейская цивилизация. Осознается также необходимость создания крупных государственных библиотек для надежного хранения, изучения и распространения знаний. Французская национальная библиотека была основана в Париже в 1595 г., Государственная библиотека в Берлине — в 1661 г., Библиотека Британского музея — в 1753 г.

Поскольку возникшие в Средневековье университеты старались сохранять традиции схоластической науки, альтернативой им стали научные учреждения нового типа, создаваемые специально для изучения природы: Королевское общество в Лондоне (основано в 1662 г.), Французский институт в Париже (1666), Прусская академия наук в Берлине (1700), Академия наук в Санкт-Петербурге (1724) и др. Академии наук финансировали научные исследования, публиковали их результаты, создавали собственные библиотеки, проводили конкурсы по актуальным научным проблемам, посылали экспедиции по изучению природы. В этот же период в крупных городах Европы открываются музеи естественных наук, ботанические и зоологические сады.

Мировоззрение Нового времени было создано великими философами и учеными Фрэнсисом Бэконом, Галилео Галилеем, Рене Декартом, Исааком Ньютоном и Готфридом Вильгельмом Лейбницем.



Фрэнсис Бэкон



Галилео Галилей

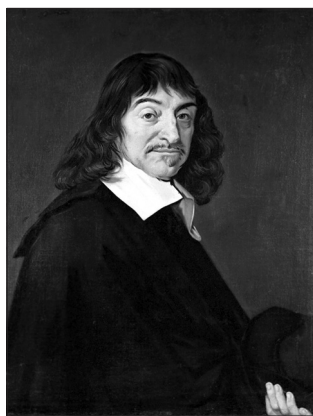
Английский философ Фрэнсис Бэкон (1561—1626) призывал к экспериментальному изучению природы, отказу от характерного для схоластической науки преклонения перед авторитетами, борьбе с мистикой и суевериями. Его идеи о значении эксперимента в науке и обоснование индуктивно-аналитического метода познания природы сыграли большую роль в развитии естествознания. Показательно, что в гербе старейшего в Европе научного учреждения — Лондонского королевского общества, созданного под влиянием идей Бэкона, начертан девиз «Nullius in verba» (ничего на слово).

Дальнейшее развитие индуктивно-аналитический метод получил в работах итальянского физика и астронома Галилео Галилея (1564—1642). Он первым экспериментально исследовал и сформулировал законы движения, разработал основы дифференциального исчисления, изобрел телескоп и микроскоп, отстаивал гелиоцентрическую систему Николая Коперника. С помощью микроскопа Галилея его коллеги исследовали спорангии папоротника и фасеточный глаз пчелы. Научная и академическая деятельность Галилея способствовала созданию механической картины мира и, через его учеников и последователей, возникновению редуccionной парадигмы в биологии.

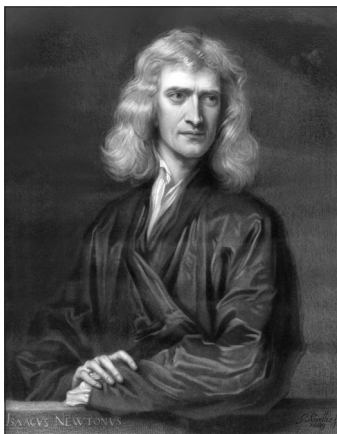
Наиболее полная материалистическая картина мира в XVII в. создана французским философом и математиком Рене Декартом (1596—1650). В его модели материя тождественна пространству, мир заполнен бесконечно делимыми атомами, которые находятся

в постоянном движении и взаимодействуют по законам механики. Кроме философии и математики Декарт уделял внимание и биологии, впервые высказав идею рефлекса как основы физиологических реакций у человека.

Несколько иной точки зрения на устройство мира по сравнению с Декартом придерживался английский физик и математик Исаак Ньютон (1642—1727). Картина мира Ньютона допускала действие гравитационных сил на большом расстоянии и существование вакуума, что следовало из открытого им закона всемирного тяготения. Созданная Ньютоном механическая картина мира не только



Рене Декарт



Исаак Ньютон



Вильгельм Лейбниц

стала основой классической физики, но и в значительной степени укрепила редуccionную парадигму в биологии. Недаром ученик Ньютона Стивен Гейлс в своих исследованиях по физиологии растений широко использовал методы физики и математики.

Большое влияние на биологию оказал немецкий философ и математик Готфрид Вильгельм Лейбниц (1646—1716). Он создал учение о том, что мир образован элементарными трансцендентными (существующими как в реальном, так и в идеальном мире) частицами — монадами, которые подчиняются принципу изначальной целесообразности. Он отстаивал мнение, что «природа не делает скачков» и едина в своей изначальной и непрерывной упорядоченности как в пространстве, так и во времени.

2.1. Систематика растений и животных

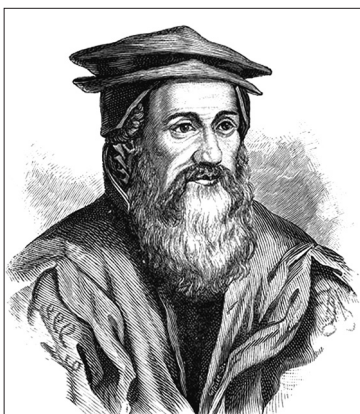
Основными источниками сведений о растениях в начале XVI в. были работы Теофраста, Диоскорида, Альберта Великого и Венсана де Бове. Широкое распространение получили также травники, представлявшие собой описания лекарственных растений и способов их употребления. Например, в Кракове в 1534 г. Стефаном Фалимиржем была издана книга, которая состояла из двух разделов: собственно травника, содержащего описание трав и их лечебного действия, и лечебника с рецептами настоек от раз-

личных болезней. Описание растений в травниках давалось в алфавитном порядке, их количество не превышало трех сотен.

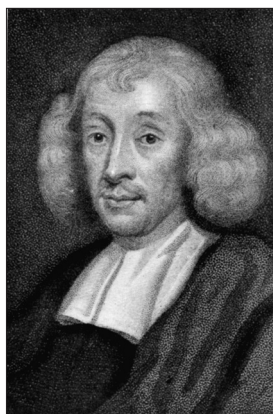
Первыми учеными, приступившими к систематическому изучению и классификации растений в Новое время, были немецкие ботаники Отто Брунфельс, Леонард Фукс и Иероним Бок. Они описали до 700 видов растений, в том числе и местной флоры, распределив их на основе внешнего сходства по группам. Классификацией растений занимались в XVI в. также К. Клюзиус, М. Лобеллий, К. Баугин и др. Особо следует отметить швейцарского ученого Конрада Геснера (1516—1565), который классифицировал растения по строению генеративных органов, разработал принципы бинарной номенклатуры, широко использовал ботанические иллюстрации. К началу XVII в. благодаря усилиям этих ученых было описано около шести тысяч видов растений.

Важную роль в развитии ботаники сыграли работы немецкого ученого XVII в. И. Юнга, который заложил основы морфологии растений. Используя принципы Юнга, английский натуралист Джон Рей (1627—1705) в своей трехтомной «Истории растений» (1686) разделил весь растительный мир на 31 группу, которые находились примерно на уровне современных семейств. Французский ботаник XVII в. Ж. Турнефор, различая растения по строению венчика, описал более 500 родов, распределив их по таксонам четырех рангов — классам, секциям, родам и видам.

В XVIII в. наибольшего успеха в систематике растений добился шведский ученый Карл Линней (1707—1778), который класси-



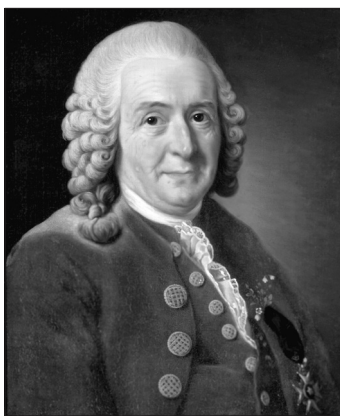
Конрад Геснер



Джон Рей

фицировал в общей сложности около десяти тысяч растений главным образом по строению цветка. Развивая идеи К. Геснера и Дж. Рея, он окончательно узаконил бинарную номенклатуру, упорядочил ботаническую терминологию, впервые использовал пять подчиненных систематических категорий — класс, порядок, род, вид, разновидность. Все описанные им растения он распределил по 24 классам. Результаты исследований, посвященных систематике растений, изложены Линнеем в трудах «Основания ботаники», «Философия ботаники», «Роды растений», «Виды растений», «Система природы».

Классификация растений Линнея, как и предыдущие, оставалась в значительной степени «искусственной», лишь частично отражающей существующий в природе порядок. Первую получившую признание «естественную» классификацию растений разработал французский ботаник Бернар Жюсье. В соответствии с этой системой были расположены растения в парке Трианон в Версале, где ему в 1759 г. было поручено Людовиком XIV устроить ботанический сад. Линней, ознакомившись с системой Б. Жюсье, попытался создать свой вариант «естественной» классификации из 67 порядков. Позднее племянник Б. Жюсье Антуан-Лоран Жюсье (1748—1835) изложил «естественную» систему в книге «Роды растений» (1789), она содержала 15 классов и 100 порядков. А.-Л. Жюсье считал, что порядки можно описывать как виды и что следует обращать внимание на характерные признаки, соподчиняя их друг другу. Идея субординации признаков



Карл Линней



Антуан-Лоран Жюсье

оказалась плодотворной и была использована в дальнейшем как ботаниками, так и зоологами. Составленный А.-Л. Жюсье каталог ботанического сада в Версале содержал около двадцати тысяч видов растений.

Таким образом, начав с описания нескольких сотен видов растений в XVI в., ботаники к концу XVIII в. в целом завершили общее описание флоры.

К этому же периоду относятся и первые флористические исследования на территории Беларуси. Первым ученым, изучавшим флору Беларуси, был российский академик И. И. Лепехин. К отчету об его экспедиции в 1773 г. в присоединенные к России области Беларуси и Прибалтики прилагался список из 433 видов растений, собранных в окрестностях Витебска. С 1775 г. в Гродно изучением местной флоры стал заниматься профессор медицины Ж. Э. Жилибер, приглашенный в Великое княжество Литовское из Франции. Результаты его исследований были изложены в сочинении «Флора Литвы» (1781). В 1791 г. в Вильно вышла книга профессора Главной школы Великого княжества Литовского С. Б. Юндзилла «Описание литовских растений согласно системе Линнея», за которую автор получил золотую медаль от польского короля Станислава Августа Понятовского.

Развитие систематики животных в XVI—XVIII вв. в целом проходило так же, как и систематики растений. Однако ботаники больше внимания уделяли разработке принципов и методов классификации, что было обусловлено требованиями медицины и сельского хозяйства к точности определения видов растений.

Уже в XVI в. вышло несколько оригинальных работ по систематике животных. Наиболее крупная из них — 22-томная энциклопедия «История животных» Конрада Геснера. Описания животных располагались в алфавитном порядке, каждый том был посвящен определенной группе животных. В 1552 г. вышла обширная зоологическая сводка английского врача Э. Уоттона «О различиях животных», в которой использовалась классификация Аристотеля. Работы других ученых посвящались отдельным группам животных: Г. Ронделе — рыбам, П. Белона — птицам, У. Альдрованди — птицам и рыбам, Т. Моуфета — насекомым.

Позднее, в XVII в., зоологической систематикой занимались Дж. Рей и Я. Клейн, которые кроме описания различных групп животных пытались усовершенствовать принципы их классификации. Большинство зоологов, однако, ограничивалось изучением и описанием жизни животных как таковой. Только в 1735 г.

Линней в книге «Система природы» ввел в зоологию порядок таксономических категорий: класс — отряд — род — вид. Он также предложил новую зоологическую классификацию, сгруппировав 4200 видов животных по шести классам: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, насекомые и черви. Эта система использовалась в зоологии вплоть до XIX в.

Наиболее крупной работой по биологии XVIII в. является основанная Жоржем Бюффоном (1707—1788) «Естественная история», продолжившая традицию энциклопедий о живой природе, заложенную Плинием. При жизни Бюффона в 1749—1788 гг. вышло 36 томов, еще 8 томов выпустил Б. Лесепед в 1789—1805 гг. «Естественная история» была богато иллюстрирована, содержала обширные сведения о животном и растительном мире, глубокие обобщения и смелые гипотезы, написана живым и увлекательным языком. Она завоевала большую популярность у читающей публики, переводилась на другие языки и многократно переиздавалась, но вызывала упреки в недостаточной научной строгости. Несомненно, однако, что энциклопедия Бюффона сыграла большую роль в становлении классической биологии.

Среди других зоологических трудов, появившихся в XVIII в., обращают на себя внимание работы по регенерации червей и партеногенезу у тли Ш. Бонне, по исследованию насекомых Р. Реомюра, по изучению гидры А. Трамбле, моллюсков Ж. Брюгьера, насекомых И. Фабрициуса, птиц М. Бриссона. Всего к концу XVIII в. было изучено около двадцати тысяч видов животных.

Таким образом, менее чем за три столетия систематика добилась существенных успехов в описании и классификации растений и животных. От формального расположения описаний видов по их названию в алфавитном порядке ученые перешли к иерархической группировке видов сначала по отдельным признакам, затем по комплексу признаков с учетом их значимости. Принцип субординации признаков, идея которого восходит еще к Аристотелю, введен в систематику растений Антуаном-Лораном Жюсье и в систематику животных Жоржем Кювье.



Жорж Бюффон

Систематика растений и животных строилась на том принципе, что природе изначально присущ естественный порядок, который внешне проявляется в различной степени сходства живых организмов. Наиболее отчетливо идея предустановленной гармонии в живой природе сформулирована Лейбницем. Он рассматривал «лестницу существ» Аристотеля, отражающую сродство живых существ по отношению к человеку, как непрерывный ряд из множества переходных форм. Лейбниц писал: «Люди ... находятся в близкой связи с животными, животные с растениями, а растения с ископаемыми окаменелостями, в то время как эти последние опять-таки связаны с телами, которые являются нам в чувственном созерцании. Закон непрерывности гласит: если основные органы одного существа приближаются к органам другого, то и все остальные свойства первого должны непрерывно приближаться к свойствам второго. Так с необходимостью все порядки природных существ образуют одну-единственную цепь, в которой различные классы, подобно многочисленным кольцам, так тесно друг с другом соединены, что для чувств и воображения невозможно точно указать пункт, где начинается один класс и кончается другой».

Особая роль в популяризации идеи «лестницы существ» принадлежит швейцарскому зоологу Шарлю Бонне. Согласно Бонне, взгляды которого сложились под влиянием Лейбница, в основании «лестницы существ» находятся неделимые и невидимые элементы — монады, из которых в виде единого, непрерывного и постепенно усложняющегося ряда образованы все живые организмы. Единство и целесообразность природы по Бонне — следствие гармоничного порядка, изначально предустановленного Богом. Книга Бонне «Созерцание природы» (1764) с изложением его теории была издана в начале XIX в. в Смоленске на русском языке.

Конечная цель систематики мыслилась в то время как раскрытие «естественной» системы живых организмов, а все текущие классификации были не более чем «искусственными» приближениями к ней. Вот почему Линней, «искусственная» классификации растений которого на 24 класса получила в XVIII в. широкое признание, пытался создать также альтернативную, более «естественную» классификацию, распределив растения по 67 порядкам. Позднее А.-Л. Жюсье, используя альтернативную классификацию Линнея и принцип субординации признаков, расширил число порядков до 100.

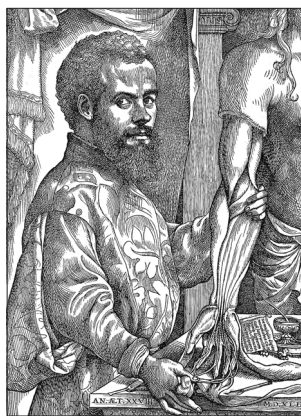
Поиск рациональной основы для «естественной» классификации организмов, по-видимому, и привел французского биолога Жана-Батиста Ламарка к идее биологической эволюции. В 1796 г.

выходит его первая большая работа по ботанике «Флора Франции», а в 1801 г. — «Система беспозвоночных животных». В отличие от Лейбница, рассматривавшего «лестницу существ» как статичный континуум, Ламарк интерпретировал ее как результат длительного и сложного процесса развития живой природы.

Кроме «лестницы существ» — наиболее популярного в XVII—XVIII вв. способа градации живых организмов по уровню их сложности, предлагались и другие модели родства организмов в виде родословного дерева, географической карты, сетей и параллельных рядов, но они не получили широкого распространения. Исключение составила, пожалуй, только идея соответствия плана строения всех живых организмов гипотетическому «прототипу». Идея «прототипа» была противопоставлена «лестнице существ» французским зоологом Жоффруа Сент-Илером в 1795 г., что сыграло немаловажную роль в развитии сравнительной морфологии и систематики животных.

2.2. Анатомия и физиология человека и животных

Как теоретическая основа медицины эта область биологии также претерпела существенные изменения в XVI—XVIII вв. Первой крупной работой после перерыва в полторы тысячи лет стали исследования профессора анатомии в Падуе Андреаса Везалия, изложенные в его труде «Семь книг о строении человеческого тела» (1543). В этой богато иллюстрированной профессиональным художником работе намного более детально и правильно, чем ранее, была представлена морфология основных внутренних органов человека. Это имело большое значение не только для медицины, но и для биологических наук в целом, поскольку человек рассматривался как эталон живого организма. В XVI—XVII вв. благодаря работам таких ученых, как М. Сервет, Р. Коломбо, Д. Фабриций, Г. Фаллопий, В. Евстахий, Ф. Глиссон, Т. Виллис, Т. Бартолин, были даны подробные описания большинства внутренних органов человека и животных.



Андреас Везалий

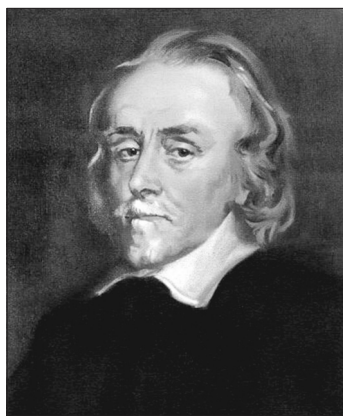
Пионером сравнительно-анатомических исследований является французский зоолог XVI в. П. Белон, который первым сопоставил скелет человека и птицы. В XVII—XVIII вв. сравнительной анатомией занимались А. Северино, Э. Тисон, Т. Виллис, П. Кампер и Дж. Хантер. Больших успехов в этой области достиг в XVIII в. французский анатом Ф. Вик д'Азир, который пришел к ряду выводов и теоретических обобщений, сыгравших важную роль в дальнейшем развитии зоологии. Он установил, в частности, зависимость морфологии зубов млекопитающих от способа их питания и сформулировал «закон места», отражающий единство плана строения организма.

Наиболее значимым достижением в физиологии человека и животных в рассматриваемую эпоху было открытие кровообращения английским врачом Уильямом Гарвеем (1578—1657). В его книге «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных», которая увидела свет в 1628 г. экспериментально доказано, что сердце выполняет функцию насоса, заставляя ограниченный объем крови многократно циркулировать по всему организму.

В методологическом плане на работу Гарвея оказали влияние достижения физики того времени. Использование им приемов физического эксперимента, состоящих в направленных воздействиях на изучаемый объект и измерениях его характеристик (зажим и перерезка сосудов, измерение скорости кровотока и объема крови) подразумевало, что живой организм устроен и функционирует подобно механизму, свойства которого опреде-

ляются свойствами его частей. Так, под влиянием достижений физики в биологии впервые возникла редуционная, или механическая, парадигма, предполагающая возможность и полезность аналитической редукции свойств живого организма к свойствам составляющих его частей.

Как отмечает Е. В. Брызгалина: «Если объекты мира трактуются как механизмы, движение рассматривается как пространственное перемещение вещей, природа которого легко описывается с позиций математики. В такого рода построениях объекты предстают в виде совокупности по-



Уильям Гарвей

разному организованных отношений и функций. Все процессы в рамках механической картины мира сводимы или к пространственным перемещениям, или к комбинациям элементов с известными свойствами. Позиция, при которой естествознание рассматривает вещи как организмы, трактует процессы движения как генезис объекта с акцентом на фиксацию начального и конечного состояний. Органическое развитие отличается от механического перемещения возникновением новизны, в развивающемся объекте появляются признаки, которые отсутствовали в нем ранее. Такой характер движения ограничивает применение математики». Именно редукционная парадигма создала возможность переноса в биологию математических методов, разработанных первоначально для описания физических явлений и, прежде всего, движения, законы которого составили содержание динамики. Усилиями Галилея, Ньютона и Лейбница созданы дифференциальное и интегральное исчисления, позволившие математически описать законы движения физических тел, которые их последователи попытались перенести на живую природу.

Под влиянием открытия кровообращения Гарвеем Декарт постулировал редукционный принцип функционирования нервной системы и в «Трактате о человеке» (1644) выдвинул идею о рефлексе как механизме, лежащем в основе физиологической реакции организма на внешнее воздействие. Ученик Галилея Джованни Борелли в книге «О движении животных» (1680) с позиций механики дал характеристику различных типов движения у животных и человека — ходьбы, бега, плавания и полета.

В контексте редукционной парадигмы становится понятным, почему английский физик Роберт Гук применил микроскоп для изучения биологических объектов, обнаружив ячеистое строение растений. При этом он не только зарисовал увиденное, но и определил размеры клеток и их количество в единице объема. Книга Гука «Микрография», опубликованная в 1665 г., стимулировала изучение микроскопического строения растений другими учеными. Уже в 1671 г. английский врач Неемия Грю в работе «Начала анатомии растений» объяснил ячеистое строение растений переплетением тонких волокон и ввел в связи с этим в биологию понятие «ткань». В 1675 и 1679 гг. вышли два тома монографии итальянского ученого Марчелло Мальпиги (1628—1694) «Анатомия растений» с изложением морфофизиологического подхода, позволившего связать наблюдаемые микроскопические структуры с жизнедеятельностью организма. Он показал восходящие и

нисходящие движения сока в сосудах растений, обнаружил трахеиды и другие наполненные воздухом каналы. Мальпиги описал также микроскопическое строение легких, печени, почек и селезенки, открыл кровеносные капилляры и выделительные органы насекомых — «мальпигиевы сосуды».

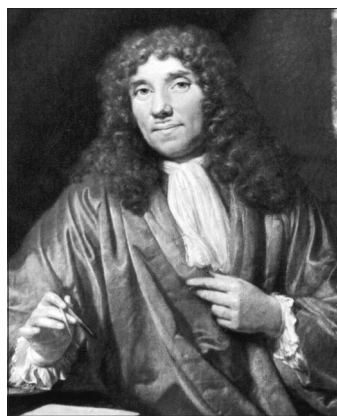
В 1695 г. появилась книга голландского ученого Антона ван Левенгука (1632—1723) «Тайны природы», в которой представлены результаты исследований микроскопического строения глаза, нервов, сердца, зубов, описаны эритроциты, сперматозоиды и даже бактерии. Наиболее крупным достижением Левенгука стало открытие простейших, которых он назвал мельчайшими животными, или «анималькули». Известность Левенгука была настолько большой, что русский царь Петр I специально посетил Дельфт, где жил и работал ученый, и приобрел у него микроскопы, основав затем в Санкт-Петербурге лабораторию микроскопии.

В XVIII в. микроскопическими исследованиями простейших занимались М. Ледермюллер, Р. Розенгоф, О. Мюллер, М. Тереховский и др. В 1782 г. русским врачом А. М. Шумлянским с помощью микроскопа была выполнена диссертация «О строении почек», где он описал главный фильтрационный аппарат этого органа — клубочки капилляров внутри капсулы, носящей теперь его имя.

Редукционная парадигма открывала дорогу новому методологическому подходу, сущность которого состояла в том, чтобы свети биологические явления к лежащим в их основе физическим и химическим процессам. В XVII в. редукционизм существовал



Марчелло Мальпиги



Антон ван Левенгук

в двух формах — в виде **ятромеханики**, которая придавала ведущее значение структуре, и в виде **ятрохимии**, которая акцентировала внимание на процессах жизнедеятельности.

Первое крупное исследование по физиологии растений было выполнено английским химиком и ботаником Стивеном Гейлсом. В работе «Статика растений» (1727) он с помощью количественного экспериментального подхода открыл нижний и верхний концевые двигатели, определил скорость движения воды, изучал влияние различных факторов на транспирацию. Работа Гейлса была построена на тех же принципах физического эксперимента, что и работа по кровообращению Гарвея, ее автор подчеркивал, что исследовать жизнедеятельность организмов надо с помощью измерения, взвешивания и расчета.

С XVIII в. заметна тенденция выделения в самостоятельную науку физиологии человека и животных. В 1757—1766 гг. вышло руководство швейцарского ученого Альбрехта Галлера (1708—1777) в восьми томах «Элементы физиологии», в котором суммированы известные в то время сведения в этой области. Галлер экспериментально исследовал функции мышц, кровеносную систему, головной мозг, обнаружил, что слабый стимул может вызывать сильную ответную реакцию, создал первоначальный набор физиологических терминов. Окончательно физиология человека и животных стала экспериментальной и отделилась от анатомии в XIX в.



Альбрехт Галлер

2.3. Преформизм и эпигенез

Проблема индивидуального развития живых организмов всегда была центральной для биологии. Однако в XVI—XVIII вв. делались еще только робкие попытки изучить развитие зародышей человека и животных (Альдрованди, Фабриций, Декарт, Гарвей, Спалланцани, Галлер). Первой фундаментальной работой в области эмбриологии считается диссертация Каспара Фридриха Вольфа (1734—1794) «Теория зарождения» (1759). Вольф, исследуя точки роста каштана и капусты с помощью микроскопа, показал,

что органы развиваются в определенной последовательности из первоначально однородного вещества. Затем он этот же прием применил при изучении развития цыпленка. На основании своих наблюдений Вольф пришел к выводу, что в индивидуальном развитии происходит реальное образование органов. Вольф считал, что в эмбриогенезе действуют две различные силы, одна из которых, «существенная сила», вызывает движения материала зародыша, тогда как другая, «сила застывания», обеспечивает формирование органов.

Концепцию Вольфа, признававшую реальность новообразований в онтогенезе, или эпигенез, разделяли крупные ученые того времени — Гарвей, Мопертюи и Бюффон. Противоположная точка зрения, или преформизм, заключалась в предположении, что микроскопического размера прообраз взрослого организма — гомункулус — заключен в яйце или сперматозоиде, и поэтому индивидуальное развитие в значительной степени представляет собой количественный рост. Идею преформизма поддерживало большинство ученых XVII—XVIII вв., в том числе Сваммердам, Левенгук, Лейбниц, Бонне, Галлер.

Следует отметить, что концепции преформизма и эпигенеза отличались трактовкой природы наследственности и изменчивости живых организмов. Преформизм позволял объяснить явление наследственности заложенными в гомункулусе структурами, тогда как эпигенез допускал индивидуальные отклонения, неизбежные при новообразованиях. Последующее развитие эмбриологии в трудах Христиана Пандера и

Карла Бэра в XIX в. пошло по пути, заложенному в теории эпигенеза Вольфа.

В целом для развития биологических наук в период XVI—XVIII вв. характерно своеобразное сочетание описательного и экспериментального подходов к решению научных проблем. Многие ученые XVII—XVIII вв., пытаясь найти универсальный подход к изучению живых организмов, брали за основу различные варианты идеи о предопределенности гармонии и целесообразности в живой природе. В частности, основатель анатомии растений Грю выпустил книгу «Священная космология», в которой с позиции



Каспар Фридрих Вольф

предустановленной гармонии объяснял строение органов растения, а зоолог Сваммердам, изучая в микроскоп беспозвоночных, в книге «Библия природы» утверждал, что организмы создала мудрость Бога. Философское учение Лейбница усилило теологическую трактовку органической целесообразности, и это положение сохранялось в биологии вплоть до XIX в.

3. БИОЛОГИЯ XIX ВЕКА

Если основные биологические науки — ботаника, зоология, анатомия и физиология человека и животных развивались в XVII—XVIII вв. обособленно друг от друга, то на протяжении XIX в. наблюдается их интеграция в единую систему наук — биологию. Впервые этот термин ввели в употребление Жан Батист Ламарк в сочинении «Гидрогеология» (1802) и Готфрид Тревиранус в шеститомном сочинении «Биология, или Философия живой природы». Работа Тревирануса выходила с 1802 по 1816 г. и представляла собой наиболее полную для того времени сводку знаний о живой природе. Автор ее утверждал, что в природе существует вечно деятельная и неуничтожаемая материя, благодаря которой все живое, будучи единым в своей сущности, непрерывно меняет свои формы. Он выдвинул идею, что вся живая природа представляет собой единый организм, который подвержен постоянным превращениям, ведущим его все выше и выше по пути развития.

Известностью в то время пользовалось также сочинение профессора химии и медицины Виленского университета Андрея Снядецкого «Теория органических существ» (1804, 1811), в которой универсальным свойством живой природы признавался обмен веществ. Снядецкий утверждал, что «жизнь есть определенный способ существования материи и только в ней может иметь место».

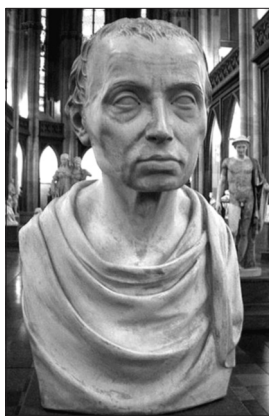
Подобные идеи не были редкостью в начале XIX в., представляя собой попытки обобщения организменной парадигмы на другие уровни организации живой природы. Этот подход предусматривал возможность исторического развития природы по аналогии с индивидуальным развитием организмов. Недаром Тревиранус прямо сравнивал судьбу различных таксономических групп с судьбой отдельного организма. Однако выход эволюционной парадигмы на авансцену науки состоялся только после того, как появились теории

эволюции Ламарка и Дарвина, не только обосновавшие сам факт эволюции, но и объяснившие ее скрытые движущие силы.

Развитие биологии в XIX в. отчетливо можно разделить на два периода, они примерно соответствуют первой и второй половине столетия. В первой половине XIX в. крупными успехами добилась зоология, особенно такие ее отрасли, как сравнительная анатомия и палеонтология, сформировались эмбриология животных и гистология, дальнейшее развитие получили систематика и физиология растений.

Биология второй половины XIX в. отличается распространением эволюционной парадигмы, интенсивным развитием физиологии человека и животных, появлением и быстрым прогрессом таких новых научных областей, как микробиология, цитология и биохимия. Важно подчеркнуть, что за время жизни всего одного-двух поколений ученых биологические науки в значительной степени освободились от схоластического наследия и достигли больших успехов в накоплении и обобщении фактического материала. К началу XX в. некоторые биологические науки, такие, например, как микробиология, впервые стали непосредственно влиять на повседневную жизнь людей, решая насущные проблемы цивилизации.

Наиболее заметное влияние на развитие биологии в XIX в. оказали три выдающихся мыслителя — Иммануил Кант (1724—1804), Фридрих Вильгельм Шеллинг (1775—1854) и Огюст Конт (1798—1857).



Иммануил Кант

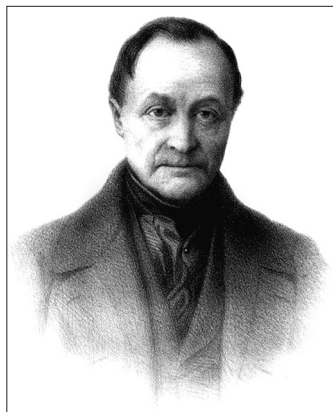


Фридрих Вильгельм Шеллинг

Великий немецкий философ Кант в труде «Критика чистого разума» (1781) доказывал, что живые существа возникли естественным путем, их деятельность подчиняется законам, общим для всей природы, все они находятся в родстве друг с другом, поскольку происходят от общих предков. Он также полагал, что все животные устроены в соответствии с единым планом — прототипом, восходящим к общему предку. Кант также обосновал принцип, согласно которому научное познание есть не пассивное созерцание, а мысленное конструирование исследуемого объекта. Как показали недавние исследования нейрофизиологов, мозг человека действительно моделирует любое действие перед тем, как его совершить. Эти идеи Канта получили широкое распространение среди ученых.

Характерная особенность биологии начала XIX в. — увлечение натурфилософией, т. е. умозрительными построениями о возникновении и развитии живой природы. Она отражала освобождение научной мысли из плена метафизических представлений, которые господствовали в биологических науках в предыдущие века. Обоснование такого подхода содержится в книге немецкого философа Шеллинга «О мировой душе» (1798). Он рассматривает природу как единый организм, который развивается благодаря стремлению живого к организации. Характерное для Шеллинга увлечение метафорами придавало его философии художественную форму. Не случайно последователь Шеллинга известный биолог Лоренц Окен представил свою идею, что живые организмы состоят из первичных слизистых пузырьков — инфузорий, в виде поэмы. Вслед за Океном и другими натурфилософами профессор зоологии Виленского университета Эдуард Эйхвальд утверждал, что животные возникли не сразу, они образовались из первичной слизи в океане, причем каждый вид животных возник из предыдущего. Натурфилософия, таким образом, способствовала распространению идеи развития живой природы, подготавливая почву для эволюционной парадигмы.

В дальнейшем биологи, первоначально отдавшие дань натурфилософии, разочаровались в ее спекулятивном характере. Многие из них пере-



Огюст Конт

шли к другой крайности, вообще отвергая ценность теорий и признавая за наукой только сбор, классификацию и обобщение фактов. В наиболее полном виде эта точка зрения изложена в 6-томном труде французского философа Конта «Курс позитивной философии» (1830—1842). Согласно Конту, человеческое познание проходит три стадии развития: теологическую, метафизическую и позитивную. На первой стадии разум пытался ответить на вопрос о принципах организации мира с помощью религии, однако она не смогла помочь ему в этом. На второй стадии разум от религии обратился к философии, но и она не справилась с этой проблемой. Поэтому разум должен перейти к третьей стадии, когда он принципиально отказывается от создания и исследования абстрактных теоретических конструкций и направляет свои усилия в область действительного. По существу позитивизм предлагает ученым ограничиться решением только частных, текущих задач. Критерием истины в позитивизме первоначально выступал здравый смысл, который позднее, уже в XX в., был заменен верификацией (воспроизводимостью результатов) и фальсификацией (поиском исключений). Поскольку ни одно объяснение не может претендовать на отсутствие исключений, позитивизм допускает сосуществование различных теорий одного и того же явления.

Отвечая настроениям большинства ученых, занятых накоплением фактического материала в своей предметной области, позитивизм получил широкое распространение в научной среде к концу XIX в.

3.1. Сравнительная анатомия и палеонтология животных

Признанными лидерами в зоологии первой половины XIX в. были французские ученые Жорж Кювье (1769—1832) и Этьен Жоффруа Сент-Илер (1772—1844). Наиболее значимые труды Кювье — «Лекции по сравнительной анатомии» (1800—1805), «Исследования ископаемых костей» (1812), «Царство животных» (1817), «Естественная история рыб» (1828—1833), «История естественных наук» (1845). В своих исследованиях он руководствовался несколькими принципами, позволившими ему проводить сравнение структурно-функциональной организации самых различных животных и успешно решать как общие, так и частные вопросы морфологии,

систематики и палеонтологии. Первый из них Кювье назвал принципом корреляции частей, поскольку «способ существования каждой части живого тела движется совокупностью всех прочих частей, тогда как у неорганических тел каждая часть существует сама по себе». Второй принцип «субординации признаков» состоял в том, что в организме морфологические признаки имеют иерархическую соподчиненность, позволяя строить соответствующие ей классификационные схемы. Еще одним важным принципом было сравнение органов по их функциям.

На основании морфологических исследований живущих ныне и вымерших животных Кювье отказался от модели «лестницы существ» и разделил всех животных на четыре типа, каждый из которых имел свой план строения — позвоночные, моллюски, членистые и лучистые. Большую известность получили палеонтологические работы Кювье, позволившие ему на основе своего метода реконструировать скелеты и внешний вид вымерших млекопитающих и рептилий.

Существование типов животных Кювье объяснял с телеологической позиции (т. е. существованием конечной причины), а при классификации он ограничивался констатацией морфологического сходства, считая виды неизменными. Чтобы как-то объяснить происхождение палеонтологических находок, Кювье в работе «Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара» изложил теорию катастроф, согласно которой резкие изменения фауны на Земле происходили в результате локальных или глобаль-



Жорж Кювье



Этьен Жоффруа Сент-Илер

ных катастроф. Теория катастроф получила позднее распространение как альтернатива теории биологической эволюции. В настоящее время существуют ее математические воплощения, которые используются для предсказания природных и техногенных катастроф.

Учение Кювье о четырех типах подверглось критике со стороны Сент-Илера, который считал, что все организмы построены по единому плану. Концепция Сент-Илера, изложенная им в труде «Философия зоологии» (1818, 1822) основана на изучении гомологических органов независимо от их морфологии и функции, в своих исследованиях он придерживался двух принципов — связи и балансирования органов. Первый из этих принципов известен также как «закон места», он состоял в том, что гомологичные органы всегда занимают одно и то же место по отношению к другим органам. Второй принцип гласил, что развитие одного органа приводит к редукции другого смежного с ним органа. Используя эти принципы, Сент-Илер объяснил природу рудиментов и уродств.

15 февраля 1830 г. Сент-Илер прочитал в Парижской Академии наук доклад о работе двух молодых зоологов, Лорансэ и Мейрана, которые пытались доказать, что план строения головоногих моллюсков можно трансформировать к плану строения позвоночных. На следующем заседании, 22 февраля, выступил Кювье с критикой взглядов Сент-Илера о едином плане строения животных, отметив наиболее уязвимые места в аргументации молодых ученых. Кювье, между прочим, заметил, что «во всякой научной дискуссии надо первым делом точно определить содержание тех понятий, которыми пользуешься». Через неделю, 1 марта, Сент-Илер опять выступил с докладом, в котором постарался показать, что он понимает под единством организации не внешнее сходство органов, а их гомологию. Тогда 22 марта Кювье выступил с развернутым докладом, в котором подверг жесткой критике «теорию аналогов» (на самом деле речь шла о гомологии) Сент-Илера. В результате Сент-Илер отказался от публичных дискуссий и в том же 1830 г. выпустил книгу «Принципы философии зоологии», в которой изложил содержание диспута с собственными комментариями. Этот диспут получил большой резонанс в Европе, его освещали многие газеты, потому что идейным его содержанием была борьба новых и перспективных, хотя еще и не подкрепленных надежным фактическим материалом взглядов Сент-Илера с тщательно проработанной, весьма аргументированной, но консервативной теорией Кювье. Под влиянием победы Кювье биологи надолго потеряли ин-

интерес к идее о единстве строения позвоночных и беспозвоночных. Только через сорок лет Александр Онуфриевич Ковалевский, изучая ланцетник, показал, что предположение Сент-Илера о существовании переходных форм между позвоночными и беспозвоночными было правильным.

3.2. Эмбриология животных

Как уже отмечалось, основы эмбриологии животных были заложены работой К. Ф. Вольфа «Теория зарождения» (1759), в которой обосновывался принцип эпигенеза — новообразований в индивидуальном развитии. Однако прошло почти 60 лет, пока биологи опять не вернулись к этой проблеме. Начало новому этапу развития эмбриологии положил Христиан Пандер (1794—1865), который выполнил у профессора Деллингера в Вюрцбурге диссертацию на тему «Об истории превращений насиженного яйца в течение первых пяти дней» (1817). Подготовленная по ее материалам статья «Развитие цыпленка» (1818) содержала схемы, из которых следовало, что в курином зародыше на ранних этапах эмбриогенеза снаружи формируется серозный слой, под ним — слизистый, а позднее между ними появляется сосудистый. Пандер предположил, что обнаруженные им слои могут быть источниками образования всех зародышевых и внезародышевых органов. Таким образом Пандеру удалось открыть первичные эмбриональные структу-



Христиан Пандер



Карл Бэр

ры — зародышевые листки, которые позднее были названы эктодермой, энтодермой и мезодермой.

Одновременно с Пандером выполнял диссертацию у Деллингера по сравнительной анатомии и Карл Бэр (1792—1876). После того как он получил место в Петербургской академии наук, Бэр решил продолжить работу Пандера. В 1828 г. он выпустил первый том «Истории развития животных», подробно описав все стадии эмбрионального развития цыпленка, включая дробление, гаструляцию и органогенез, сформулировал основные положения теории зародышевых листков.

В 1837 г. вышел второй том «Истории развития животных», он был посвящен сравнительному изучению эмбриогенеза позвоночных. Исследуя развитие млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и рыб, Бэр распространил теорию зародышевых листков на все классы позвоночных и сформулировал ряд обобщений, в частности закон зародышевого сходства, согласно которому зародыши высших классов обладают сходством с зародышами низших классов.

В дальнейшем теория зародышевых листков благодаря работам Г. Ратке, А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, Л. Шульце и других ученых была распространена на беспозвоночных.

3.3. Гистология

В 1839 г. вышла монография «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте растений и животных» Теодора Шванна (1810—1882), молодого сотрудника известного физиолога Иоганнеса Мюллера (1801—1858). В этой небольшой по объему книге сформулированы положения фундаментальной биологической парадигмы — клеточной теории строения живых организмов.

О том, что послужило толчком к созданию клеточной теории, Шванн рассказал следующее: «Однажды, когда я обедал с господином Шлейденом, этот знаменитый ботаник указал мне на важную роль, которую ядро играет в развитии растительных клеток. Я тотчас же припомнил, что видел подобный же орган в клетках спинной струны, и понял крайнюю важность, которую будет иметь мое открытие, если я сумею показать, что в клетках спинной струны это ядро играет ту же роль, как и ядро растений в развитии их клеток. Я пригласил господина Шлейдена пройти со

мною в анатомический театр, где я показал ему ядро клеток спинной струны. Он тотчас установил полное сходство с ядрами растений».

Ядро было признано обязательным компонентом растительной клетки после статьи шотландского ботаника Роберта Броуна (1773—1858) «Об органах и способе оплодотворения у орхидных» (1833), но гистологи стали уделять ему внимание только после работ Шванна.

Уже через три месяца после этой беседы, в январе 1838 г., Шванн публикует статью «Об аналогии в структуре и росте животных и растений», содержащую основные идеи его будущей теории. В феврале и апреле 1838 г. выходят еще две статьи на эту тему, а затем, в 1839 г., он перерабатывает эти статьи в книгу.

В предисловии к ней Шванн излагает главную идею своего сочинения: «Всею отдельным элементарным частицам всех организмов свойственен один и тот же принцип развития, подобно тому, как все кристаллы, несмотря на различие их форм, образуются по одним и тем же законам». За предисловием следует «Введение», в котором рассматривается растительная клетка, и две



Теодор Шванн



Иоганнес Мюллер



Роберт Броун

главы с фактическим материалом. В первой исследуется клеточное строение хорды и хряща, во второй демонстрируется, что все ткани в организме животного состоят или развиваются из клеток.

Завершает книгу Шванна теоретическая глава, где анализируются результаты, и на их основе формулируются следующие положения клеточной теории:

- *Как растения, так и животные состоят из сходных элементов — клеток, что свидетельствует о единстве всей живой природы.*

- *Сходство клеток растений и животных вытекает из общего для них способа образования (напомним, что это — ключевая идея Шванна).*

- *Известное в ботанике представление о клетке как автономной элементарной единице растительного организма можно распространить и на животных.*

- *Организм представляет собой сумму образующих его клеток, и поэтому «основа питания и роста лежит не в организме как целом, а в отдельных элементарных частях — клетках».*

Из двух точек зрения на движущие клеткой жизненные процессы — телеологическую и физическую, он выбирает последнюю: «Мы исходим из предпосылки, что в основе организма нет никакой силы, которая бы действовала согласно определенной идее; организм возникает по слепым законам необходимости, действием сил, которые так же обусловлены существованием материи, как и силы неорганической природы».



Ян Пуркине

Дальнейшее развитие клеточной теории связано с распространением ее на простейших и открытием протоплазмы. Термин «протоплазма» впервые в 1840 г. использовал Ян Пуркине (1784—1869) в отношении вещества клеток животных, а в 1846 г. Гуго фон Моль показал движение протоплазмы клеток растений. В эти же годы благодаря исследованиям Ф. Дюжардэна, К. Зибольда, М. Шульце, А. Келликера и Ф. Штейна было доказано, что тело простейших состоит из одной клетки.

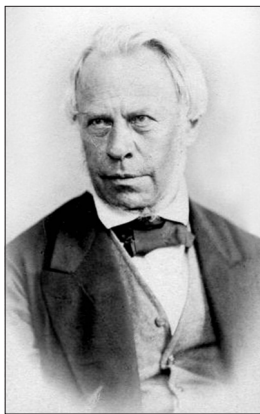
Шлейден и Шванн считали, что клетки образуются из бесструктурного вещества. Различие их взглядов состояло в

том, что, по Шлейдену, это вещество находится внутри клетки, тогда как, по Шванну, оно может находиться также и вне клеток. Однако еще в 1835 г. в статье «О размножении клеток путем деления» де Мольт показал деление протоплазмы у водоросли. Последующие работы Ф. Унгера (1841) и К. Негели (1844) доказали, что клетки растений образуются только путем деления. Аналогичный вывод в отношении животной клетки сделан Р. Ремаком в 1852 г. Окончательно деление было признано единственным способом размножения клеток после работы Рудольфа Вирхова «Клеточная патология» (1855), в которой он провозгласил свое знаменитое «каждая клетка от клетки».

Как уже отмечалось, термин «ткань» впервые ввел в науку Н. Грю еще в 1671 г., однако только в 1819 г. немецкий анатом К. Майер в работе «О гистологии и новом подразделении тканей человеческого тела» дал название науке о тканях. В 1822 г. другой немецкий анатом К. Хойзингер в книге «Система гистологии» определил предмет и задачи этой науки.

В 1837 г. вышла работа «Материалы к анатомии кишечных ворсинок, преимущественно их эпителия и млечных сосудов» Якоба Генле, в которой проводилось сравнение эпителия внутренних органов и эпидермиса и ставился вопрос о клеточном строении эпителиальной ткани. В следующем, 1838 г., Генле публикует вторую статью «О распространении эпителия в теле человека», где предлагает действующую до сих пор морфологическую классификацию эпителиальных тканей. Эпителий животных полностью состоит из клеток, поэтому эти исследования, будучи значительным вкладом в гистологию, служили ярким подтверждением клеточной теории. В 1841 г. появилось руководство Генле (1809—1885) «Общая анатомия», которое можно рассматривать как первый учебник гистологии.

Создание клеточной теории дало мощный импульс развитию гистологии. Хотя ядро животной клетки было впервые обнаружено еще Пуркине в 1825 г., его центральная роль в процессе образования клеток стала осознаваться только после работ Шванна. Разработанные гистологами приемы микроскопического исследования животных тканей предусматривали идентифи-



Якоб Генле

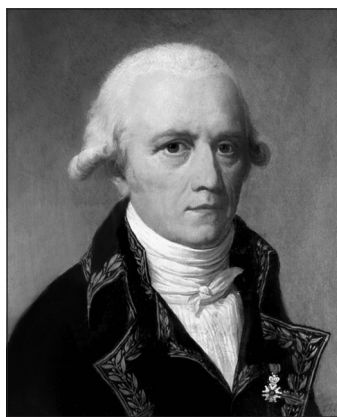
кации клеток по их ядрам, особенно в тех случаях, когда клетки, как например в соединительных тканях, были окружены большим количеством межклеточного вещества.

Окончательное оформление гистологии в самостоятельную науку произошло благодаря руководству Альберта Келликера (1817—1905) «Гистология, или учение о тканях человека» (1852) и «Учебнику гистологии человека и животных» Франца Лейдига (1857).

Разработка клеточной теории и применение микроскопа для изучения живых организмов значительно ускорили прогресс биологических наук, вооружив их мощным методом исследований.

3.4. Теория эволюции

Первая теория эволюции живых организмов была создана французским ботаником и зоологом Жаном Батистом Ламарком (1744—1829) в сочинении «Философия зоологии» (1809). Он писал: «Множество фактов показывает нам, что по мере того, как индивиды одного из наших видов меняют местожительство, климат, образ жизни или привычки, они подвергаются влияниям, которые мало-помалу изменяют состав и пропорции их отдельных частей, их форму, способности и даже организацию, так что изменения, которые они испытали, охватывают со временем весь их организм... Спустя множество следующих друг за другом по-



Жан Батист Ламарк

колений, индивиды, относившиеся по происхождению к одному виду, в конце концов оказываются превращенными в новый вид, отличный от первоначального». Таким образом, Ламарк был, по-видимому, первым, кто так прямо и недвусмысленно заявил, что одни виды могут происходить от других по законам природы и, следовательно, живой мир есть результат длительного исторического развития.

Но Ламарк не только отмечает сам факт биологической эволюции. Используя восходящую к Аристотелю и Лейбницу модель «лестницы существ», он дает этой модели новое, эволюционное содержание. Ламарк отмечает, что «соз-

дав с затратой огромного времени всех животных и все растения, природа образовала в том и другом царстве настоящую лестницу в смысле все возрастающей сложности организации живых тел, но ступени этой лестницы уловимы исключительно в главных группах общего ряда, а не в видах, ни даже в родах». Придя к такому заключению, он получает главный принцип «естественной» классификации организмов, к которой давно стремилась систематика.

Далее в своей теории Ламарк подробно останавливается на факторах, которые, по его мнению, являются движущими силами биологической эволюции, — времени и окружающей среде. Первопричиной изменения организмов он считает воздействие внешней среды, которое различно для растений и животных. Эволюция растений вызывается, по Ламарку, прямым эффектом среды, тогда как на животных она влияет более сложным образом. Рассмотрев происхождение домашних животных, Ламарк приходит к заключению, что изменения среды сначала меняют потребности животных, затем потребности влияют на их образ действий, который выражается усиленным применением одних органов по сравнению с другими. Новый образ действий входит в привычку и постепенно закрепляется в длинном ряду поколений.

Важное следствие концепции Ламарка — признание наследования приобретенных в течение жизни признаков. Эта проблема вызвала впоследствии большую и длительную дискуссию, которая завершилась только в XX в., когда генетика доказала, что приобретенные признаки не наследуются.

Заключение Ламарка, что главным фактором эволюции выступает влияние внешней среды, относилось к изменению уже существующих органов, но оставляло открытым вопрос о причинах появления новых. Для того чтобы объяснить тенденцию к усложнению организмов в процессе биологической эволюции, Ламарк ссылается на существование особой силы жизни (или стремления к самосовершенствованию), которой обладает живая природа. В этом он не был оригинален, поскольку подобные идеи имели широкое распространение в то время.

В своей книге Ламарк поднял вопрос и о происхождении человека, полагая, что он произошел от обезьян в силу тех же причин, которые обеспечили эволюцию других живых организмов. При этом главными эволюционными приобретениями человека в условиях коллективного образа жизни были, согласно Ламарку, передвижение на задних конечностях и членораздельная речь.

Теория эволюции Ламарка не получила признания при жизни ее автора, в первой половине XIX в. благодаря работам Кювье в биологии преобладали взгляды о постоянстве видов и всей природы в целом. Тем не менее нельзя недооценивать усилия великого ученого по созданию первой теории эволюции, ведь она сыграла большую роль в развитии биологии, особенно после появления теории эволюции английского натуралиста Чарльза Дарвина (1809—1882).

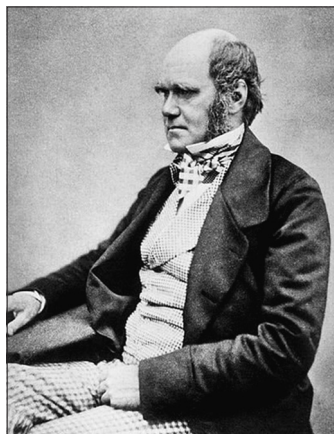
Книга Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» вышла в ноябре 1859 г. и была моментально распродана. Она переведена на многие языки, неоднократно переиздавалась и стала, пожалуй, одной из самых известных книг в истории науки. Автор позднее признался, что не ожидал такого успеха, поскольку как в континентальной Европе, так и в Англии идею эволюции природы давно забыли.

Теория Дарвина в отличие от биологических работ первой половины XIX в. практически лишена натурфилософских спекуляций, ее положения тщательно проработаны и подкрепляются большим объемом сведений из научной литературы, оригинальными наблюдениями и экспериментами.

Если сравнивать теории Ламарка и Дарвина, видно, что они имеют сходное логическое построение. Обе теории вначале рассматривают сам факт существования биологической эволюции. Однако если Ламарк только выдвигает идею о происхождении одних видов от других, то Дарвин подробно останавливается на фактических доказательствах этого. Наиболее весомые свидетельства эволюционного процесса он находит в палеонтологии, поскольку ископаемые организмы можно располагать в определенном порядке, если использовать степень их сходства с ныне живущими видами. Другое важное доказательство эволюции Дарвин усматривает в сформулированном Бэром законе зародышевого сходства, отражающем, по его мнению, единство происхождения организмов. Результаты наблюдений, сделанных Дарвином во время экспедиции в Южную Америку, Австралию и на Галапагосские острова в Тихом океане также свидетельствовали об эволюции видов в условиях их длительной изоляции.

Чтобы выяснить причины эволюции организмов, Дарвин, как и Ламарк, обращается к проблеме происхождения домашних животных и культурных растений. Однако в отличие от Ламарка он констатирует, что новые породы домашних животных и сорта культурных растений создаются человеком путем отбора для дальнейшего размножения только тех организмов, которые обла-

дают полезными для него признаками, и отбраковки всех остальных. Но поскольку в селекции существует проблема поиска и закрепления полезных признаков в ряду поколений, Дарвин приходит к заключению, что индивидуальная изменчивость может выступать в двух формах — определенной, или направленной, которая возникает под прямым воздействием внешней среды, и неопределенной, ненаправленной, возникающей спонтанно вне зависимости от такого воздействия. Отражая наследственное многообразие у потомства, неопределенная изменчивость и является тем материалом, из которого селекционер при отборе формирует у организма нужные ему свойства. Таким образом, основные факторы в селекции, по Дарвину, — наследственность, изменчивость и отбор.



Чарльз Дарвин

Рассмотрев селекцию, или искусственный отбор, как модель эволюции, Дарвин распространяет выводы о роли наследственности, изменчивости и отбора на всю живую природу, где, по его мнению, совершается аналогичный процесс — естественный отбор. Однако если в селекции активным началом, очевидно, является творчество человека, то и в природе должно быть активное начало с подобной творческой ролью.

Согласно теории Ламарка, творческую роль в эволюции играет среда в сочетании со стремлением организмов к самоусовершенствованию. Вместо этого главной движущей силой эволюции Дарвин предлагает рассматривать обнаруженную им в живой природе борьбу за существование, или, в более точной формулировке, соревнование организмов за необходимые для жизни ресурсы. Другими словами, он заменяет абстрактную волю организмов к развитию их стремлением выжить в конкретных условиях существования. При этом Дарвин не исключает полностью влияние среды на организм как фактор эволюции видов, однако отводит ему более скромную роль, чем Ламарк.

После признания борьбы за существование в качестве движущей силы эволюции теория Дарвина приобрела стройный и законченный вид. Она объясняла процесс эволюции живых орга-

низмов тем, что в природе постоянно происходит естественный отбор таких организмов, которые лучше приспособлены к условиям среды и поэтому с большей вероятностью выживают и оставляют потомство.

Используя разработанную им теорию, Дарвин рассмотрел проблему возникновения человека как биологического вида, посвятив этому отдельный труд «Происхождение человека и половой отбор» (1871). Как и Ламарк, он пришел к заключению, что предками человека, наиболее вероятно, были человекообразные обезьяны, однако его аргументация, основанная на концепции естественного отбора, была настолько логичной, что вызвала резкую поляризацию мнений не только в науке, но и в обществе. Достаточно отметить, что в некоторых странах эта книга Дарвина оказалась под запретом, поскольку ее содержание противоречило религиозным догмам, и существовали опасения, что она может вызвать деградацию морали.

Появление теории Дарвина означало окончательное оформление принципиально новой познавательной модели в биологии — эволюционной парадигмы, которая вышла на уровень уже существовавших ранее организменной и редуccionной парадигм. Теория Дарвина убедительно свидетельствовала о существовании биологической эволюции, и все дискуссии на тему постоянства видов потеряли свою актуальность. Теперь уже никто не сомневался в том, что все виды живых организмов возникают в процессе эволюции один из другого, обсуждались лишь различные объяснения природы этого явления. Хотя многие ученые высоко оценили теорию Дарвина, некоторые биологи в качестве альтернативы ей вспомнили о теории Ламарка. Так возникли дарвинизм и ламаркизм — два научных направления, принципиально расходящиеся в трактовке роли внешней среды в эволюционном процессе.

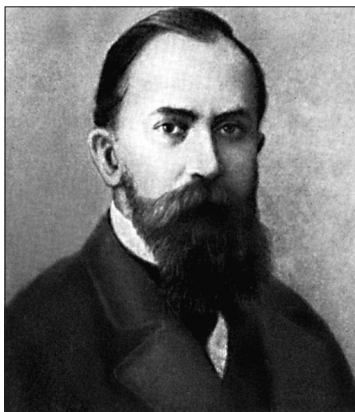
В наибольшей степени эволюционная парадигма повлияла, по-видимому, на те биологические науки, которые развивались ранее на основе организменной парадигмы. Принятие эволюционного подхода не нарушало преемственности в работе ученых и, сохраняя накопленный фактический материал, позволяло создавать новые, эволюционные логические конструкции. Поэтому эволюционная парадигма была успешно воспринята такими науками, как палеонтология, эмбриология, сравнительная анатомия и систематика.

Основателем эволюционной палеонтологии по праву считается русский ученый Владимир Онуфриевич Ковалевский (1842—1883),

который в работе «О палеонтологической истории лошадей» (1873) первым стал рассматривать последовательный ряд предков лошади как отражение эволюционного процесса. Он описал различные варианты эволюции конечностей копытных и показал, что отличающаяся более глубокими перестройками адаптивная редукция органа у непарнокопытных в соответствии с теорией Дарвина имеет эволюционное преимущество.

Другие палеонтологи восприняли эволюционную парадигму в большей степени по Ламарку, что способствовало расширению предмета этой науки за счет реконструкции не только организма, но и среды.

Под воздействием эволюционной парадигмы оказалась также эмбриология животных, испытывавшая трудности с адаптацией теории зародышевых листков к беспозвоночным. Решение этой проблемы было найдено благодаря применению эволюционного метода в исследованиях эмбриогенеза ланцетника и асцидий Александром Онуфриевичем Ковалевским (1840—1901). Он показал, что эмбриогенез этих низших хордовых начинается как у беспозвоночных, а продолжается как у позвоночных. Таким образом, А. О. Ковалевский подтвердил возникшую еще в начале XIX в. идею единства происхождения всех животных. В работе «Эмбриологические исследования червей и членистоногих» (1871) он распространил теорию зародышевых листков на беспозвоночных.



**Владимир Онуфриевич
Ковалевский**



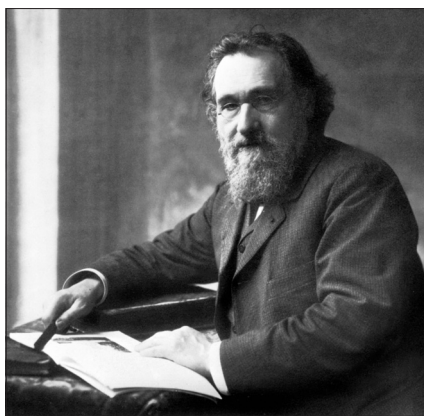
**Александр Онуфриевич
Ковалевский**

Фактические свидетельства в пользу единства происхождения всех животных побудили немецкого ученого Эрнста Геккеля (1834—1919) предложить теорию гастреи, согласно которой предком всех многоклеточных животных был организм, план строения которого соответствовал инвагинационной гастрале амфибий, т. е. двухслойному зародышу с первичным ртом — бластопором.

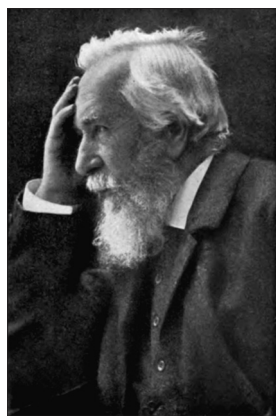
Альтернативная теория происхождения многоклеточных была изложена Ильей Ильичем Мечниковым (1845—1916) в книге «Эмбриологические исследования над медузами» (1886). В качестве родоначальника многоклеточных он предложил фагоцителлу, или состоящий из двух слоев клеток (без первичного рта) организм, наружный слой которого, киобласт, соответствовал эктодерме, а внутреннйй слой, фагоцитобласт, — энтодерме. Принципиальным отличием фагоцителлы от гастреи был способ гастрულიции, которая вместо инвагинации происходила путем эпиболии (вселения клеток) или деляминации (расслоения) бластулы.

Эти достижения эволюционной эмбриологии позволили глубоко осмыслить проблему соотношения индивидуального развития организмов — онтогенеза и их исторического развития — филогенеза. Исходя из теории Дарвина, в особенности из сформулированного им закона рекапитуляции, Фриц Мюллер (1821—1897) реконструировал филогению ракообразных, а Эрнст Геккель впервые построил филогенетическое древо всех животных.

Дальнейшее развитие сравнительной анатомии проходило в русле дарвиновского понимания эволюции. В частности, введен-



Илья Ильич Мечников



Эрнст Геккель



Фриц Мюллер



Карл Гегенбаур

ные Кювье типы стали теперь трактоваться как группы родственных организмов, которые дивергентно расходятся от одной первичной формы. Опираясь на учение Дарвина об аналогии и гомологии, Карл Гегенбаур (1826—1903) в учебнике «Основы сравнительной анатомии» (1859) описал разработанный им метод анализа гомологии, который широко применялся впоследствии при изучении эволюции позвоночных.

В то же время ряд других биологических наук на протяжении XIX в. не испытывал значительного влияния со стороны эволюционной парадигмы. Геккель, например, отмечал, что «большинство физиологов не интересуется теорией происхождения видов, и многие, даже выдающиеся физиологи считают эту теорию недоказанной и беспочвенной гипотезой». Причина в том, что ведущую роль в физиологии играли в то время другие методологические принципы и, прежде всего, производный от редукционной парадигмы аналитический подход, основанный на достижениях физики и химии.

3.5. Физиология человека и животных

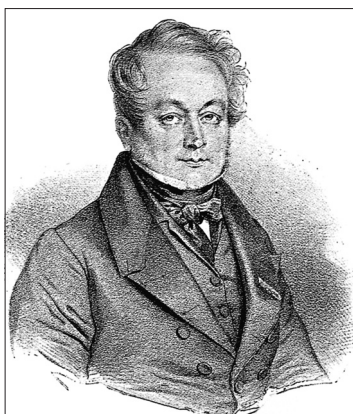
Физиология человека и животных в XIX в. избавляется от натурфилософии и витализма и становится самостоятельной экспериментальной наукой, тесно связанной с медициной.

Первым крупным физиологом XIX в. был французский ученый Франсуа Мажанди (1783—1855), профессор физиологии в Коллеж

де Франс. Он поставил перед физиологией задачу исследовать физические основы процессов жизнедеятельности, используя экспериментальный метод. Мажанди говорил: «Почему пишут так много книг и ставят так мало опытов? Потому что легче манипулировать пером, чем скальпелем». Он критиковал распространенные в то время взгляды о «жизненных силах организма» и занимался экспериментальными исследованиями пищеварения, кровообращения и центральной нервной системы. В 1821 г. Мажанди начинает выпускать первое периодическое научное издание по физиологии человека и животных «Журнал экспериментальной физиологии и патологии». Он является основателем французской школы физиологии, из которой вышли такие выдающиеся ученые, как Мари Флуранс (1794—1867) и Клод Бернар (1813—1878).

Флуранс, перерезая нервы и делая последовательные срезы спинного и головного мозга у птиц, подробно исследовал их функции. В частности, он открыл дыхательный центр, установил, что мозжечок координирует движения, показал, что большие полушария головного мозга являются органом психической деятельности.

Бернар начал свою научную работу у Мажанди с исследования расщепления сахара под действием желудочного сока. Он установил, что глюкоза запасается в печени в виде гликогена для поддержания концентрации сахара в крови и что блуждающий нерв регулирует эту функцию печени. Он открыл сосудосуживающие и сосудорасширяющие нервы, изучил иннервацию слюнных желез и переваривающие свойства слюны, желудочного и поджелудочного со-



Франсуа Мажанди



Мари Флуранс

ков. Бернар изложил результаты своих исследований в книгах «Лекции по экспериментальной физиологии в приложении к медицине» (1856), «Лекции по физиологии и патологии нервной системы» (1858), «Лекции о физиологических свойствах и патологических изменениях жидкостей организма» (1859). Позднее к ним добавились теоретические работы «Введение в изучение экспериментальной медицины» (1865) и «Экспериментальная наука» (1878). Бернар считал, что природа организма не может быть постигнута только с помощью физики и химии, хотя применение физико-химического подхода к элементарным проявлениям жизни составляет основную задачу физиологии.

В Германии в первой половине XIX в. физиологию центральной нервной системы и органов чувств изучал Иоганнес Мюллер. В молодости он увлекался натурфилософией, но позднее стал активно заниматься сравнительной анатомией и физиологией, опубликовав более 250 научных работ, в том числе получившее известность «Руководство по физиологии человека» (1842). В идейном плане Мюллер был виталистом, считая, что организмом управляет жизненная энергия и поэтому полная редукция к законам физики и химии невозможна. Пожалуй, самая большая заслуга Мюллера в том, что он основал крупнейшую научную школу в истории биологии, к которой принадлежали Т. Шванн, Я. Генле (1809—1885), Г. Гельмгольц, Э. Дю Буа-Реймон, Р. Вирхов (1821—1902), Э. Геккель, Э. Брюкке и другие выдающиеся ученые.



Герман Гельмгольц

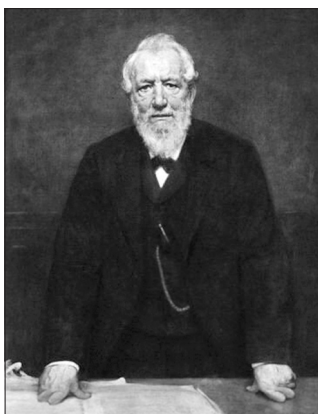


Клод Бернар

Герман Гельмгольц (1821—1894) получил признание своими исследованиями закона сохранения энергии. В работе «О сохранении силы» (1847) он выразил этот закон в математической форме. Гельмгольц впервые определил скорость нервного импульса, исследовал физиологию зрения и слуха, измерил продукцию тепла в мышце при ее сокращении, изобрел офтальмоскоп.

Основоположник электрофизиологии Эмиль Дю Буа-Реймон начал исследования «животного электричества» у Мюллера в 1840 г. Применяя гальванометр и неполяризующиеся электроды, он обнаружил в нерве положительный потенциал покоя и отрицательный потенциал действия, исследовал эффекты электрического тока на нервы и мышцы.

Эрнст Брюкке выполнил ряд работ по анатомии и физиологии зрения, системы крови, органов пищеварения и речи. В 1861 г. он опубликовал статью «Элементарные организмы», которая сыграла большую роль в развитии гистологии и цитологии. Согласно теории Шванна, клетка рассматривалась как универсальный структурный элемент организма, который считался в то время устроенным просто. Брюкке выступил с идеей, что если рассматривать клетку как автономную систему, обладающую всеми свойствами живого, она должна иметь сложную организацию. Он уделял особое внимание раздражимости и движению протоплазмы, полагая, что в ней должны быть структуры, аналогичные органам. По существу Брюкке был одним из первых, кто попытался перенести на клетку принципы организменной парадигмы, заложив тем самым основы физиологии клетки.



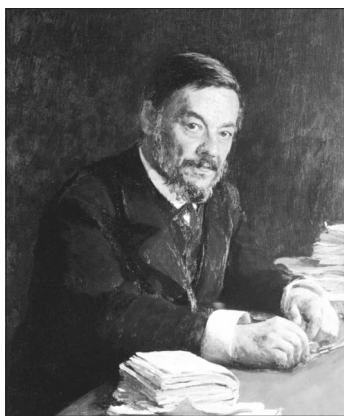
Эмиль Дю Буа-Реймон



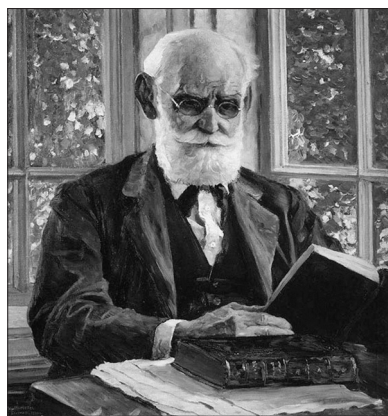
Карл Людвиг

В особенно яркой форме преобладающее в физиологии XIX в. физико-химическое направление проявилось у немецкого физиолога Карла Людвига (1816—1895). Он обосновал основанную на физических законах фильтрационную теорию образования мочи, исследовал с точки зрения механики закономерности движения крови по сосудам, обнаружил нервы, регулирующие работу сердца, разработал кимограф и другие приборы, вошедшие в стандартное оснащение физиологической лаборатории. У Людвига получили подготовку по экспериментальной физиологии многие известные ученые, в том числе И. М. Сеченов и И. П. Павлов.

Иван Михайлович Сеченов (1829—1905) — основатель русской школы физиологии. Основные научные направления исследований Сеченова — транспорт газов в крови, физиология нервной системы и физиологические основы психической деятельности. В статье «О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлекс спинного мозга» (1862) он сообщил об открытии им явления центрального торможения. В 1863 г. выходит его наиболее известный труд «Рефлексы головного мозга», который обосновал идею, что в основе психических процессов у человека лежат элементарные физиологические реакции. Сеченов был приверженцем физико-химического направления в физиологии и последовательно проводил этот принцип в экспериментальной работе. Он был также убежденным сторонником теории Дарвина, обсуждал проблему эволюции психики, активно пропагандировал эволюционное учение в России.



Иван Михайлович Сеченов



Иван Петрович Павлов

Иван Петрович Павлов (1849—1936) начал свою научную деятельность с исследований физиологии сердечно-сосудистой системы. В 1883 г. он защитил диссертацию «Центробежные нервы сердца», в которой описал нерв, усиливающий частоту сердечных сокращений. Он занимался изучением физиологии кровообращения, разработал методики, позволившие ему проводить длительные эксперименты на животных и исследовал с их помощью нервную и гуморальную регуляцию пищеварения. Эти исследования принесли Павлову широкую известность в научном мире и в 1904 г. первым из русских ученых он получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине «за работу по физиологии пищеварения, благодаря которой было сформировано более ясное понимание жизненно важных аспектов этого вопроса». Изучая реакции собак на внешние раздражители, Павлов установил, что рефлексы бывают безусловными, присущими животному от рождения, и условными, которые формируются в ответ на стимул. Открытие условных и безусловных рефлексов явилось крупнейшим достижением в области физиологии. Таким образом Павлов экспериментально доказал высказанную еще Сеченовым идею, что в основе психической деятельности человека лежат физиологические процессы в коре головного мозга. Исследования Павлова по физиологии высшей нервной деятельности оказали огромное влияние на последующее развитие биологии и медицины.

3.6. Цитология

Перенесение на клетку организменной парадигмы принципиально изменило подходы к ее изучению. В наиболее отчетливой форме это было выражено в книге бельгийского ученого Жана Батиста Карнуа «Биология клетки» (1884). В ней автор отмечает, что термин «биология», введенный в науку Тревиранусом и Ламарком, означает «изучение жизни», и если клетка является элементарным живым организмом, то надо изучать ее биологию в полном объеме.

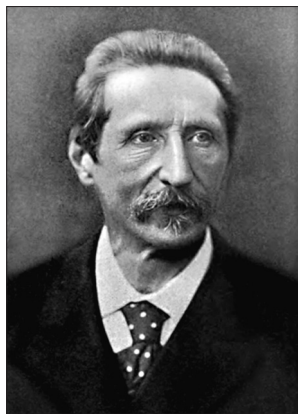
Карнуа формулирует три основных задачи биологии клетки, или цитологии. В современной терминологии эти задачи означают исследование структурно-функциональной организации клетки как таковой, изучение специализации клеток в зависимости от выполняемых ими функций (т. е. особенностей клеток различных тканей одного организма) и сравнительный анализ клеток (т. е. особенностей клеток одной ткани у различных организмов).

Идея Карнуа о том, что клетка как организм заслуживает специального изучения, была с энтузиазмом воспринята биологами. Исследуя клетку при большом увеличении микроскопа, они описывали, что протоплазма имеет сетчатое или ячеистое строение, или пронизана тонкими канальцами, или содержит мельчайшие вакуоли, гранулы и нити. В 1890 г. Рихард Альтман выдвинул гипотезу, согласно которой в каждой клетке в виде нитей и зерен обитают особые микроорганизмы — биобласты, способные к самостоятельному размножению.

Более поздние работы Карла Бенда и Фридриха Мевеса показали, что биобласты Альтмана на самом деле являются универсальными клеточными органоидами — хондриосомами, или митохондриями. Одновременно с ними был обнаружен еще один универсальный органоид — сетчатый аппарат, честь открытия которого принадлежит итальянскому анатому Камилло Гольджи. Благодаря исследованиям Мартина Гейденгайна и других ученых в деющихся и недеющихся клетках был детально охарактеризован клеточный центр. Таким образом, к началу XX в. в протоплазме животной клетки было известно три типа органоидов — митохондрии, аппарат Гольджи и состоящий из центриолей клеточный центр.

Еще более значительные результаты были получены при изучении клеточного ядра и его превращений во время деления клетки. Первая крупная работа, посвященная этому вопросу, — монография Эдуарда Страсбургера (1844—1912) «О клеткообразовании и клеточном делении» (1875), в которой на растительных и животных клетках показано, что при их делении ядро претерпевает сложную перестройку, приводящую к появлению двух дочерних ядер. Эта работа привлекла внимание ученых, и в последующие годы появился ряд тщательных исследований этого процесса.

Наибольшего успеха в изучении деления ядра добился немецкий ученый Вальтер Флемминг (1843—1905). В период 1878—1882 гг. он публикует пять статей, посвященных делению клеток у личинок амфибий. В 1882 г. выходит книга Флемминга «Клеточная субстанция, ядро и клеточное деление», в кото-



Эдуард Страсбургер

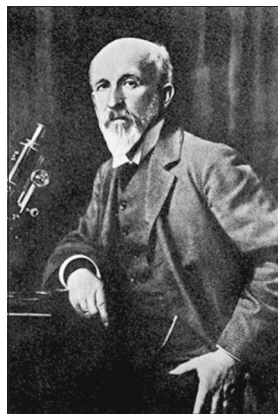
рой рассматривается строение цитоплазмы и ядра, вводятся понятия о прямом (амитоз) и непрямом (кариокинез) делении клеток, детально описывается процесс деления ядра — митоз.

В 1885 г. Карл Рабль в работе «О клеточном делении» сообщил, что описанный Флеммингом в профазе митоза непрерывный клубок образован отдельными нитями, число которых специфично для каждого вида организмов. В статье Вильгельма Вальдейера «О кариокинезе и его отношении к явлениям оплодотворения» (1888) эти нити получили название «хромосомы». Рабль также предположил, что хромосомы не образуются при каждом делении заново, а сохраняются в интерфазном ядре в определенной конфигурации. Если использовать современную терминологию, конфигурацию Рабля можно представить как такое расположение хромосом в интерфазном ядре, при котором они прикреплены теломерными концами к нуклеолеомме, а их центромеры свисают в центр ядра. Эта гипотеза Рабля была доказана только в 2001 г. путем трехмерной реконструкции клеточного ядра с помощью конфокального микроскопа.

Деление ядра яйцеклетки в процессе ее созревания, которое позднее получило название мейоза, исследовали Эдуард ван Бенеден, Теодор Бовери и Оскар Гертвиг (1849—1922). Решающее значение в этих исследованиях имела работа Гертвига «Материалы к познанию образования, оплодотворения и деления животного яйца» (1875), где показано, что при оплодотворении происходит слияние женского и мужского пронуклеусов в единое ядро зиготы. У растений мейоз и оплодотворение изучали Э. Страсбургер, И. Н. Горо-



Вальтер Флемминг



Оскар Гертвиг

жанкин и С. Г. Навашин, последнему удалось впервые описать двойное оплодотворение (1898).

В 1884 г. Гертвиг и Страсбургер независимо друг от друга предложили гипотезу, что клеточное ядро — носитель наследственности. В дальнейшем эта гипотеза разрабатывалась Августом Вейсманом в его учении о зародышевой и соматической плазме. Таким образом, клеточная биология уже к концу XIX в. добилась серьезных успехов, особенно в изучении деления клеток. Этому во многом способствовало развитие микроскопа и методов приготовления препаратов.



Эдмунд Вильсон

Теория микроскопа разработана немецким физиком Эрнстом Аббе, который на ее основе к 1872 г. рассчитал для микроскопов Цейсса 17 типов объективов, в том числе три типа с масляной иммерсией. В 1886 г. Цейсс по расчетам Аббе выпустил объективы-апохроматы, практически свободные от сферической и хроматической аберрации, с помощью которых был достигнут предел разрешающей способности микроскопа. Этот предел Аббе, составляющий 200—250 нм, был преодолен только в 30—40-х гг. XX в. — после того, как сконструированный немецкими физиками электронный микроскоп впервые применили для исследования клеток.

К началу XX в. значительно возросло качество цитологических препаратов. Если раньше изучали живые неокрашенные клетки, то теперь стали использоваться фиксирующие смеси сложного состава для сохранения структуры ядра и протоплазмы. Например, Флемминг разработал в 1882 г. фиксатор, содержащий хромовую, осмиевую и уксусную кислоты, который долгое время считался лучшим. Совершенствовались и методы окрашивания препаратов, где наряду с природными пигментами кармином и гемаксилином стали использоваться синтетические анилиновые красители индигокармин, эозин, кислый фуксин и другие. Одним из лучших в цитологии стал предложенный в 1892 г. Гейденгайном метод окраски железным гематоксилином, позволяющий выявлять тончайшие детали строения клеток.

О большом прогрессе цитологии в конце XIX в. свидетельствовали фундаментальные обзоры Оскара Гертвига «Клетка и ткани» (1892) и основателя американской школы цитологов Эдмунда Вильсона «Клетка в развитии и наследственности» (1896).

3.7. Микробиология

В наиболее яркой форме прогресс биологии во второй половине XIX в. выразился в возникновении и быстром развитии микробиологии. Микробиология, как ни одна биологическая наука до нее, успешно синтезировала теорию и эксперимент, что позволило ей решить такие сложные проблемы, как природа процессов брожения и гниения, возможность самозарождения живых организмов, происхождение инфекционных заболеваний и разработка мер борьбы с ними.

Во многом этими достижениями микробиология обязана великому французскому ученому Луи Пастеру (1822—1895), химику по образованию, который внес значительный вклад в решение каждой из упомянутых выше проблем. Он в 1857 г. обнаружил, что плесневый гриб усваивает только правый изомер винной кислоты. Это открытие натолкнуло его на мысль, что процессы брожения могут быть проявлением жизнедеятельности микроорганизмов, тогда как в науке того времени господствовала идея чисто химической их природы.



Луи Пастер

Пастер занимался проблемой брожения двадцать лет. Он показал, что брожение есть разложение органического субстрата микроорганизмами, живущими в бескислородной среде, подробно исследовал различные виды брожения, установил, что каждый вид брожения вызывается определенным микроорганизмом. Создав биологическую теорию брожения, Пастер распространил ее выводы на гниение и тление, разработал рекомендации по предотвращению порчи вина и пива. Предложенный им прием «пастеризации» (получасового прогревания продукта при температуре 55—60 °С) широко применяется в пищевой промышленности до сих

пор. Результаты своей работы Пастер изложил в книге «Исследования о пиве» (1876).

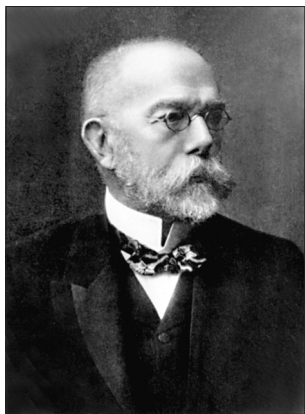
Проблема самозарождения живых организмов долгое время вызывала оживленные дискуссии в биологии, причем многие ученые допускали такую возможность, по крайней мере, для простых организмов. Однако уже со второй половины XIX в. в биологии стала преобладать точка зрения, что самопроизвольное зарождение организмов невозможно. В 1858 г. Рудольф Вирхов в работе «Клеточная патология как учение, основанное на физиологической и патологической гистологии» подчеркивал, что никем еще не было дано убедительных доказательств, что клетка может возникать из неоформленного материала. Франц Лейдиг в «Учебнике гистологии человека и животных» (1857) отмечал: «Откуда и как возникла первая клетка, столь же трудно решить путем исследования, как и вопрос, откуда произошел человек: мы убеждаемся, что клетки, подобно людям, возникают только путем размножения, т. е. происходят только друг от друга. Самозарождение клетки доказать не удается».

В 1859 г. Французская академия наук объявила конкурс на тему «Попытаться при помощи хорошо поставленных опытов осветить по-новому вопрос о самопроизвольном зарождении». Этот конкурс был выигран Пастером, поставившим свой знаменитый опыт с S-образной стеклянной трубкой, который доказывал невозможность зарождения микроорганизмов в стерилизованной питательной среде. Он показал, что загнивание прокипяченного бульона наблюдается только в том случае, если в него извне попадают микробы, оседающие на изгибах S-образной трубки, а поступление воздуха не имеет принципиального значения, способствуя лишь их размножению.

В Средние века многие считали, что эпидемии чумы, холеры и других инфекционных болезней распространяются мелкими насекомыми, выделяющими особый яд. Другие видели причину инфекций в «гнилостных испарениях», вдыхаемых человеком. Однако еще в 1546 г. итальянский ученый Джироламо Фракасторо в сочинении «О контагии, контагиозных болезнях и лечении» предположил, что инфекции передаются мельчайшими частицами при непосредственном контакте с больным. В XVII в. такую же мысль высказывали Энт и Доббель, а в XVIII в. — русский врач Д. С. Самойлович, который пытался найти возбудителя чумы с помощью микроскопа.

Первое доказательство связи микроорганизма с определенной болезнью получено только в XIX в., когда итальянский ученый Агостино Басси обнаружил, что инфекционное заболевание шелковичного червя «миокаридина» вызывается почвенным грибком, который затем получил название *Beauveria bassiana* (1835). Известный анатом и гистолог Якоб Генле в «Руководстве по рациональной патологии» (1846) изложил теорию контагиозной природы инфекций и сформулировал принцип доказательства связи заболевания и возбудителя. Немецкий ботаник Генрих Антон де Бари (1831—1888), изучая циклы развития паразитических грибов, показал, что многие из них являются возбудителями болезней.

Занимаясь в 1865—1870 гг. по заданию французского правительства микроскопическими исследованиями болезней шелковичных червей, Пастер обнаружил, что они вызваны заражением бабочек и куколок шелкопряда паразитическими грибами. Осознав значение этого факта для медицины, он приступил к изучению природы инфекционных болезней человека, предполагая, что их причиной также может быть заражение микроорганизмами. Исследования Пастером этиологии родильной горячки привели к созданию антисептики — комплекса мер по уничтожению болезнетворных бактерий с помощью физических и химических воздействий. На основе этих исследований английский хирург Джозеф Листер предложил метод стерильной работы с раневой поверхностью — асептику, позволившую значительно снизить смертность людей при операциях.



Роберт Кох

В 1872—1875 гг. немецкий ботаник и бактериолог Фердинанд Кох разработал первую классификацию микроорганизмов. Огромное значение для биологии и медицины имели работы немецкого ученого Роберта Коха (1843—1910), исследовавшего этиологию наиболее опасных инфекционных заболеваний человека и животных. Он установил возбудителей сибирской язвы (1876), туберкулеза (1882), холеры (1883), чумы крупного рогатого скота (1896), бубонной чумы (1897) и сонной болезни (1906—1907), исследовал этиологию раневых инфекций. Кох и его сотрудники разработали методы выращивания бактерий в жидких и твердых пи-

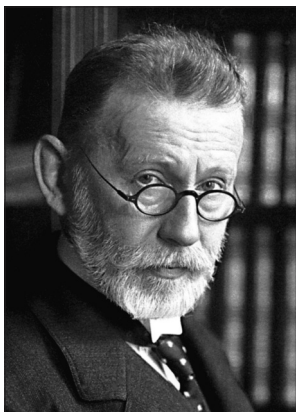
тательных средах, получения чистых бактериальных культур, микроскопического исследования бактериальных клеток, стерилизации лабораторной посуды и инструмента, дезинфекции одежды и помещений.

В 1882 г. Кох, используя принцип Генле, сформулировал правила для доказательства этиологии инфекционного заболевания: исследуемый микроорганизм должен регулярно сопутствовать болезни, его надо выделить в чистую культуру, эта чистая культура должна вызывать симптомы болезни при введении здоровому животному, этот же микроорганизм должен быть вновь выделен из зараженного животного. За открытие возбудителя туберкулеза Кох был удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1905 г.

В 1879 г. Пастер обнаружил, что если животному ввести культуру микроорганизма с ослабленной вирулентностью, оно приобретает устойчивость к заражению вирулентной культурой. Понимая огромное значение обнаруженного им явления приобретенного иммунитета, Пастер сконцентрировал усилия на получении вакцин — культур микроорганизмов с ослабленной вирулентностью, позволяющих создавать эффективный иммунитет к инфекционным заболеваниям.

В 1881 г. Пастер привил здоровым овцам ослабленный штамм сибирской язвы, и они все выжили после заражения вирулентным штаммом. Для получения вакцины против бешенства он использовал высушенный мозг больной собаки. В отличие от сибирской язвы, бактериальная природа которой была доказана Кохом, возбудитель бешенства в то время еще не был известен, им впоследствии оказался вирус. Созданная Пастером противорабическая вакцина позволила создавать иммунитет у зараженных бешенством людей и спасти их от гибели.

Для объяснения открытого Пастером явления приобретенного иммунитета были разработаны две теории. Первая из них, гуморальная, принадлежала немецкому ученому Паулю Эрлиху (1854—1915) и была основана на предположении, что введение вакцины вызывает образование защитных молекул, связывающих возбудитель. Вторая теория, клеточная, была создана работавшим тогда у Пастера Ильей Ильичем Мечниковым, идея которой заключалась в том, что иммунитет обеспечивают защитные клетки, способные разрушать патогенный микроорганизм. В дальнейшем было доказано, что обе точки зрения взаимно дополняют друг друга: иммунитет обеспечивается как молекулами — антителами, так и клетками — фагоцитами. За исследования иммунитета Эрлих и



Пауль Эрлих



**Дмитрий Иосифович
Ивановский**

Мечников были удостоены Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1908 г.

В 1892 г. русский физиолог растений Дмитрий Иосифович Ивановский (1864—1920), изучая этиологию табачной мозаики, обнаружил, что содержащееся в клеточном соке инфекционное начало проходит через бактериальный фильтр. Исследуя пораженные растения табака в микроскопе, он увидел в клетках паракристаллические включения и предположил, что заболевание вызывается особым микроорганизмом, который значительно меньше бактерий. Эти эксперименты были воспроизведены в 1898 г. голландским ученым Мартинусом Бейеринком, который дал возбудителю табачной мозаики название «вирус», считая его жидкостью. В этом же году Ф. Лефлер и П. Фрош показали, что ящур также вызывается вирусом. Так была открыта еще одна форма мельчайших организмов на грани живой и неживой природы, которая стала в XX в. предметом отдельной науки — вирусологии.

4. БИОЛОГИЯ XX ВЕКА

Для развития биологических наук в XX в. характерно углубление в предмет исследований, что повлекло за собой дифференциацию наук и специализацию ученых, а также создание новых био-

логических теорий, которые стимулировали интеграционные процессы. Получили распространение уже существующие в биологии познавательные модели — организменная, редуциционная и эволюционная, появились принципиально новые типы парадигм — системная и синергетическая. Усилилось влияние биологии на другие естественные науки и на повседневную жизнь людей, научные открытия стали быстрее внедряться в медицину, сельское хозяйство и промышленность.

В XX в. получили дальнейшее развитие существовавшие ранее биологические науки — зоология, ботаника, физиология, цитология, микробиология и др. Однако лидерами по актуальности проблематики и темпам развития становятся новые научные отрасли — биохимия, биофизика и генетика. Во второй половине XX в. на их основе возникает молекулярная биология, которую можно рассматривать как очередное воплощение редуциционной парадигмы. Стремительный прогресс молекулярной биологии вызвал крупнейшую научную революцию, охватившую большинство биологических наук.

4.1. Биохимия

Биохимия выделилась из органической химии на рубеже XIX и XX вв., и после Первой мировой войны стала одной из ведущих биологических наук. Предметом биохимии является химический состав веществ биологического происхождения — жиров, углеводов, белков и нуклеиновых кислот, а также обмен этих веществ и энергии в живом организме. Несмотря на то, что подобные исследования проводились еще в XIX в., заметный прогресс в этой области начался после расшифровки химической структуры основных классов биомолекул и появления, тем самым, возможности изучить их метаболизм.

Химическая природа жиров описана французским химиком Марселем Берглю в книге «Органическая химия, основанная на синтезе» (1860). Он установил, что жиры представляют собой сложные эфиры глицерина и его производных с органическими кислотами особого типа, которые были названы позднее жирными кислотами.

Природа углеводов раскрыта немецким химиком-органиком Эмилем Фишером (1852—1919) в последнее десятилетие XIX в. В своих исследованиях он использовал новые методы анализа



Эмиль Фишер

продуктов расщепления и синтеза альдогексоз, что обеспечило точность и доказательность полученных результатов. За расшифровку структуры углеводов, а также исследования пуринов — кофеина, теобромина, гуанина, Фишеру была присуждена Нобелевская премия по химии за 1902 г.

Расшифровав углеводы, Фишер применил такой же подход к исследованию структуры белков. Сначала он разработал эфирный метод разделения смеси аминокислот и использовал его для выделения и идентификации аминокислот в гидролизатах. Затем он приступил к синтезу, последовательно присоединяя к общей цепи одну аминокислоту за другой с тем

условием, чтобы каждое из промежуточных соединений могло быть идентифицировано. Фишер доказал, что аминокислоты в белке связаны между собой амидной связью между аминогруппой одной аминокислоты и карбоксильной группой другой, эту связь он назвал пептидной. В 1902—1919 гг. Фишер разработал несколько методов синтеза пептидов, которые не потеряли значения до настоящего времени. Пептидная теория строения белков позволила объяснить их химическую природу, а также их физико-химические и биологические свойства.

В то время как углеводы, жиры и белки — давно известные продукты растительного и животного происхождения, нуклеиновые кислоты открыты швейцарским врачом Фридрихом Мишером только в 1870 г. В работе «О химическом составе клеток гноя» (1871) он описал необычные химические свойства вещества, которое он выделил из клеточных ядер и назвал «нуклеином». Химический состав этого вещества первым исследовал Альбрехт Коссель (1853—1927), он обнаружил в нуклеине аденин, гуанин, фосфорную кислоту и сахар. Коссель выделил также белки-гистоны, которые находились в тесной связи с нуклеином. За эти исследования Косселю в 1910 г. была присуждена Нобелевская премия.

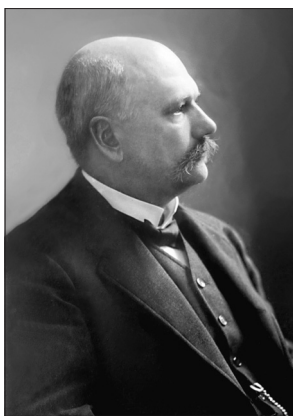
Полностью химический состав нуклеиновых кислот был расшифрован учеником Фишера и Косселя американским биохимиком Фебусом Ароном Левином (1869—1940). Он установил, что

эти соединения представляют собой полимеры нуклеотидов, соединенных между собой эфирной связью. Левин показал, что существуют два варианта нуклеиновых кислот, которые отличаются по азотистому основанию и пентозе. Содержащая дезоксирибозу и тимин ДНК выделялась, как правило, из тимуса телят, и поэтому ее называли тогда тимонуклеиновой, а содержащую рибозу и урацил и выделяемую из дрожжей РНК — дрожжевой.

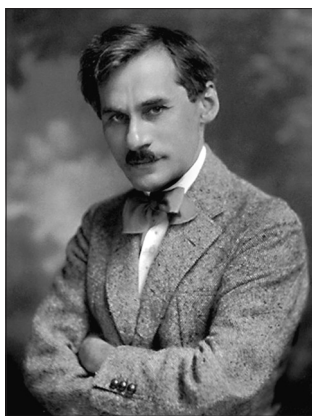
В 30-х гг. XX в. Левин разработал тетра-нуклеотидную теорию строения нуклеиновых кислот, согласно которой все четыре типа нуклеотидов представлены в их молекуле в равной концентрации, и поэтому она химически однородна.

Позднее, в конце 40-х гг., американский биохимик Эрвин Чаргафф (1905—2002) обнаружил строгие соотношения между количеством различных нуклеотидов в ДНК, что накладывало еще более жесткие ограничения на структуру ее молекулы. Однако Чаргафф обратил также внимание на специфичность состава ДНК из различных источников, которую можно было рассматривать как свидетельство генетической функции.

Несмотря на то, что первые ферменты были открыты еще в середине XIX в., количественные исследования их каталитического эффекта начались только в XX в. Принципиально важное открытие в этой области принадлежит Фишеру, который при изучении углеводов обнаружил субстратную специфичность действия ферментов. Это, в свою очередь, позволило исследовать кинетику фер-



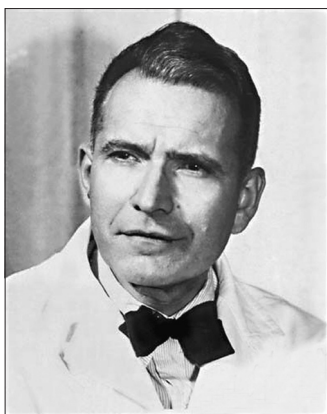
Альбрехт Коссель



Фебус Арон Левин

ментативных реакций еще до того, как было доказано, что ферменты являются белками. Первые химические модели катализируемых ферментами реакций были разработаны В. Анри (1903), а Л. Михаэлис и М. Ментен (1913) разработали широко используемый ныне метод анализа кинетики ферментов. В 1926 г. Дж. Самнер предложил метод кристаллизации белков, который позволил выделить фермент уреазу в чистом виде. За выделение ферментов и доказательство их белковой природы Дж. Самнер, Дж. Нортроп и У. Стенли были удостоены Нобелевской премии в 1946 г.

Еще в XIX в. стало известно, что поступающие с пищей в организм углеводы, белки и жиры превращаются в конечном итоге в углекислый газ, воду и мочевины. Однако разрабатывавшиеся тогда теории обмена веществ были умозрительными, экспериментально подтвердить или опровергнуть их было невозможно ввиду слабого развития методов анализа. В 1845 г. швейцарский химик Х. Ф. Шенбайн выдвинул теорию, согласно которой биологическое окисление представляет собой присоединение к субстрату активированного катализатором кислорода. В качестве катализаторов предполагались металлы или «ферменты» неизвестной природы. В 1897 г. русский ученый А. Н. Бах выдвинул идею, что в процессах окисления активированной формой кислорода является перекись водорода. Однако только в 1912 г. немецкий биохимик Генрих Виланд (1877—1957) показал, что при биологическом окислении происходит дегидрирование, а затем образовавшиеся атомы водорода окисляются кислородом до воды.



Эрвин Чаргафф

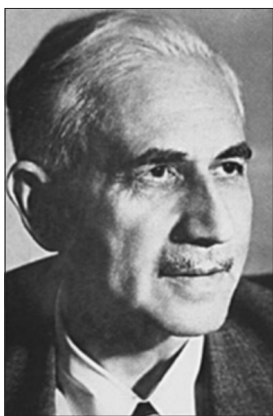


Генрих Виланд

Раскрытие химической природы углеводов и белков, разработка методов ферментативной кинетики, развитие органической и физической химии создали в начале XX в. предпосылки детального изучения обмена веществ и энергии в живом организме.

Принципиальное значение для биохимии имело доказательство сходства процессов брожения и анаэробной фазы окисления углеводов в организме — гликолиза (Г. Эмбден и О. Мейергоф (1884—1951), 1922). Одновременно стали изучать влияние различных веществ на дыхание. Работавший в США венгерский биохимик А. Сент-Дьёрди (1893—1986) обнаружил, что ряд органических кислот способен стимулировать или подавлять потребление кислорода измельченными мышцами голубя. Это открытие позволило предположить, что в процессе дыхания происходит постепенное окисление органических кислот путем ферментативного дегидрирования. Используя «эффект Сент-Дьёрди», работавший в Англии Г. А. Кребс (1900—1981) к 1937 г. расшифровал лежащий в основе дыхания цикл трикарбоновых кислот, позволяющий окислять органический субстрат до углекислого газа и воды. Освобождающаяся при этом энергия, как показал советский ученый В. А. Энгельгардт, запасается путем фиксации фосфата при синтезе аденозинтрифосфорной кислоты, или АТФ.

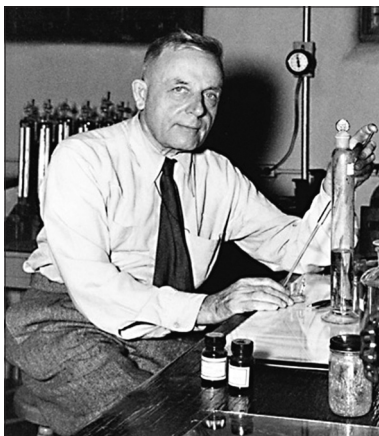
Изучая энергетику раковых клеток, немецкий биохимик Отто Варбург (1883—1970) обнаружил, что для них характерно «анаэробное дыхание», которое сопровождается усилением гликолиза. Под влиянием этого открытия Варбург разработал биохимиче-



Отто Мейергоф



Альберт Сент-Дьёрди



Отто Варбург



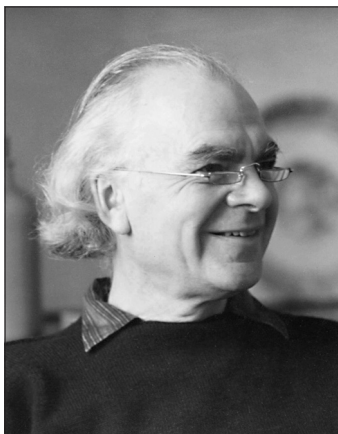
Ганс Адольф Кребс

скую теорию рака, основной идеей которой было признание роли конкуренции клеток и гипоксии в возникновении и эволюции опухолей.

В 1949 г. американский ученый А. Ленинджер (1917—1986) установил, что синтез АТФ, или окислительное фосфорилирование, происходит главным образом в митохондриях. Согласно хемосмотической теории окислительного фосфорилирования, предложенной английским биохимиком П. Митчелом (1920—1992) (1961), освобожденные в цикле трикарбоновых кислот протоны закачиваются молекулярными насосами в пространство между внутренней и наружной мембранами митохондрий и создают на внутренней мембране электрический заряд. Находящийся на мембране со стороны митохондриального матрикса фермент использует этот заряд как источник энергии для синтеза АТФ.

Таким образом, благодаря исследованиям биохимиков первой половины XX в. установлено, что обмен веществ в живом организме тесно связан с обменом энергии и в полном объеме осуществляется на клеточном уровне.

Биохимии принадлежат и другие крупные научные достижения, среди которых необходимо отметить открытие витаминов (К. Эйкман, Ф. Гопкинс), исследования кофакторов ферментов (Г. Эйлер и А. Гарден), гормонов (Л. Ружичка и А. Бутенандт), стероидов и желчных кислот (А. Виндаус, Г. Виланд), антибиотиков (А. Флеминг, Г. Флори, Э. Чейн, З. Ваксман). Став одной из



Питер Митчел



Альберт Ленинджер

ведущих биологических наук уже после Первой мировой войны, биохимия и в дальнейшем сохранила высокие темпы своего развития. Об этом свидетельствует хотя бы тот факт, что большинство нобелевских лауреатов в области биологии в XX в. были биохимиками.

4.2. Генетика

Явления наследственности и изменчивости всегда привлекали внимание биологов, однако только в середине XIX в. появились работы, в которых эта проблема рассматривалась специально. В двухтомном «Философском и физиологическом трактате о естественной наследственности» (1847, 1850) французский психиатр Проспер Люка собрал многочисленные сведения о наследовании морфологических, физиологических и психических свойств животных и человека. Он сформулировал несколько обобщений о характере наследования и был убежден в передаче по наследству приобретенных признаков, в том числе и патологических. В книге Дарвина «Изменение домашних животных и культурных растений» (1868) также собрана обширная библиография о характере наследования признаков при скрещиваниях. Здесь Дарвин изложил гипотезу «пангенезиса», с помощью которой он пытался объяснить явление наследственности. Ее идея

состояла в том, что в каждой клетке организма имеются особые частицы наследственности — геммулы, способные концентрироваться в половых клетках и передаваться потомству при оплодотворении. Таким образом, Дарвин полагал, что наследственность имеет дискретную природу.

Экспериментальное доказательство дискретной природы наследственности было впервые получено чешским натуралистом Иоганном Грегором Менделем (1822—1884). Результаты его исследований изложены в статье «Опыты над растительными гибридами», опубликованной в 1865 г. в трудах Общества естествоиспытателей г. Брюнна (теперь Брно в Чехии).

О глубоком интересе Менделя к проблеме наследственности свидетельствует то, что он занимался скрещиванием мышей, различных видов растений и пчел. Для своих тщательно продуманных опытов он выбрал 22 сорта гороха, которые устойчиво проявляли семь контрастных пар признаков семян, бобов и цветков.

В первой серии опытов Мендель скрещивал растения, контрастно отличающиеся по одной паре признаков, и наблюдал, что все гибриды первого поколения проявляют только один признак из пары. Эти проявляющиеся у гибридов первого поколения признаки Мендель назвал доминирующими, одновременно отметив, что по неконтрастным признакам наблюдается промежуточный характер наследования. Такой характер наследования у гибридов первого поколения отмечал еще петербургский академик И. Г. Кельрейтер в XVIII в.

Отсутствующие у первого поколения гибридов признаки Мендель назвал рецессивными. Когда путем самоопыления было получено следующее поколение гибридов, среди них вновь появились растения с рецессивными признаками. Отношение числа растений с доминантными признаками к числу растений с рецессивными признаками составляло 3 : 1.

Во второй серии опытов Мендель ввел в скрещивание растения, которые различались по двум парам признаков. Второе поколение гибридов этой серии расщеплялось на четыре группы в отношении 9 : 3 : 3 : 1. Поскольку алгебраически этот ряд можно было получить перемножением двух отношений 3 : 1, Мендель предположил, что различные пары признаков расщепляются независимо друг от друга.

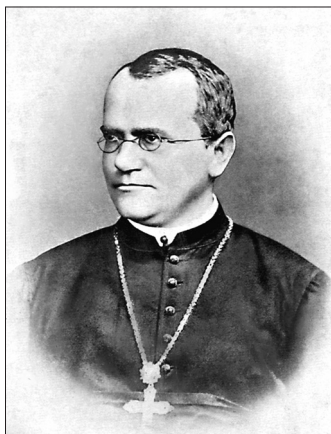
Используя символьную запись доминантных и рецессивных признаков, предложенную еще И. Г. Кельрейтером, Мендель показал, что их расщепление в потомстве подчиняется законам ком-

бинаторики и может быть описано биномом Ньютона. Он изучал комбинаторику в Венском университете и мог представить себе, что доминантные и рецессивные наследственные детерминанты, комбинируясь свободным образом, дают в итоге строгие закономерности наследования.

Мендель проводил опыты с тремя и даже четырьмя парами признаков и неизменно получал расщепления, подчиняющиеся биному Ньютона. Чтобы объяснить, почему наблюдается свободная комбинация наследственных детерминант, Мендель предположил, что в формировании гибридов участвуют все варианты половых клеток в равных количествах. Чтобы проверить это, он скрестил гибриды с родительскими формами и получил полный набор вариантов гибридов. Поэтому в конце своей статьи он заключает, что в организме могут возникать все возможные варианты половых клеток, которые при оплодотворении свободно комбинируются друг с другом.

Сборник научных трудов, в которых была напечатана статья Менделя, поступал во многие научные библиотеки, но цитировалась она крайне редко. Мендель не имел законченного университетского образования, проводил исследования один, без контактов с другими учеными, за исключением австрийского ботаника Карла Негели, с которым он переписывался с момента выхода статьи до 1873 г. Но и от Негели он не получил существенной поддержки, настолько необычными были его подход и выводы. Когда его работа стала широко известной, некоторые биологи первоначально не хотели признавать универсального характера его выводов и считали обнаруженные им закономерности частным случаем. Заслуга Менделя перед наукой состоит, однако, не столько в описании этих закономерностей, сколько в демонстрации с их помощью того, что наследственность живого организма дискретна и подчиняется строгим математическим формулам.

Выводы Менделя подтвердили одновременно трое ученых — Хуго де Фриз в Голландии, Карл Корренс в Австрии и Эрих Чермак-Зейзенегг в Германии.



Иоганн Грегор Мендель

Де Фриз (1848—1935) обнаружил явления доминирования и расщепления при скрещиваниях у кукурузы, мака, энотеры, дурмана и других растений, о чем направил сообщение в «Отчеты Немецкого Ботанического общества» в марте 1900 г.

В апреле 1900 г. Карл Корренс (1864—1933) отправляет в этот же журнал статью «Правило Менделя в поведении потомства расовых гибридов», в которой приводятся результаты скрещиваний кукурузы, гороха, лилии и левкоя.

Там же в июне появляется и сообщение Эриха Чермака-Зейзенга (1871—1962) с подтверждением данных Менделя по гороху.

В следующем году английский ученый Уильям Бэйтсон (1861—1926), который сразу понял значение работы Менделя, издал ее отдельной книгой и начал применять его метод.

Будучи повторно опубликованной, работа Менделя вызвала большой интерес, поскольку биологи в это время активно обсуждали гипотезы о том, что наследственность связана с хромосомами. В 1902—1907 гг. Теодор Бовери (1862—1915), вызывая нарушения митоза в дробящихся яйцах морского ежа, показал, что для нормального развития необходим полный набор хромосом.

В 1903 г. Уолтер Сэттон (1877—1916), исследуя сперматогенез у кузнечика, установил, что в основе законов Менделя лежит поведение хромосом в мейозе.

Выводы Менделя встретили критику, которая исходила, в частности, от основателей биометрической школы Френсиса Гальтона, Карла Пирсона и их последователей.



Карл Корренс



Де Фриз



Уильям Бэйтсон



Эрих Чермак-Зейзенегг

Эта научная школа изучала с помощью вариационной статистики наследование измеряемых, или «количественных», признаков в популяциях и полагала, что законы Менделя распространяются только на контрастные, «качественные» признаки. Еще в книге «Естественная наследственность» (1889) Гальтон ввел понятия как дискретной, так и слитной наследственности, хотя и допускал, что слитная наследственность тоже дискретна, но «слишком тонка для рассмотрения». Исследуя по родослов-



Теодор Бовери



Уолтер Сэттон

ным наследование масти у таксы, он пришел к выводу, что потомки проявляют тем меньшую долю признаков предков, чем больше прошло поколений. Однако в 1903 г. датский ученый Вильгельм Иогансен (1857—1927), работая с фасолью, обнаружил, что закон Гальтона не выполняется для «чистых линий», как он назвал потомство самоопылителя. Он установил, что средняя величина и вариация количественных признаков чистой линии в поколениях не изменяется.

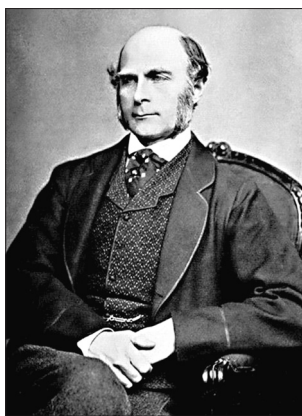
Для обозначения наследственных детерминант Иогансен ввел термин «ген», совокупность генов в организме он назвал «генотипом», а признаков — «фенотипом». В 1906 г. на конференции по гибридизации в Лондоне Бэйтсон предложил назвать науку о наследственности «генетикой».

Первые генетики не понимали, почему некоторые признаки, вопреки законам Менделя, наследуются совместно. С этим затруднением столкнулся уже Корренс, который одно время полагал, что правило расщепления не имеет силы всеобщего закона. Бэйтсон также отметил большие отклонения в расщеплении второго поколения гибридов при скрещивании душистого горошка, различающегося по цвету венчика и форме пыльцы, которые можно было объяснить нарушением свободного комбинирования признаков.

Дальнейшее развитие генетики связано с разработкой хромосомной теории наследственности американским ученым Томасом Хантом Морганом (1866—1945), которому удалось решить проблему со-



Вильгельм Иогансен



Френсис Гальтон

вместного наследования признаков, показав, что группы сцепления соответствуют индивидуальным хромосомам.

Начав свои исследования в 1909 г., Морган в качестве модельного объекта выбрал плодовую мушку дрозофилу, которая быстро размножалась и давала многочисленное потомство. Применяя подход Менделя, Морган сначала описал контрастные признаки — мутации, обнаруженные ранее у дрозофилы при лабораторном ее разведении. Случайно оказалось, что эти мутации передавались потомству совместно в зависимости от пола. К этому времени, благодаря работам Эдмунда Вильсона, стало известно, что у растений и животных пол наследуется как простой моногибридный признак, причем если один пол является гомозиготным (дает гаметы одного типа), то второй — гетерозиготным (дает гаметы двух типов). Исходя из этого Морган сделал вывод, что зависимые от пола и связанные между собой мутации локализованы в одной половой хромосоме.

Сцепленные с половой хромосомой мутации также обладали способностью комбинироваться в поколениях, но с гораздо меньшей частотой, чем с мутациями из других групп сцепления. Морган предположил, что гены локализованы в хромосоме в линейном порядке и различные варианты одного гена, или аллели, могут обмениваться друг на друга в ходе мейотического деления клеток перед образованием гамет. Если вероятность обмена пропорциональна расстоянию между генами одной хромосомы, то относительное количество порожденных обменом генотипов может быть мерой этого расстояния. Используя это явление обмена, кроссинговер Морган и его сотрудники составили к 1915 г. первую генетическую карту дрозофилы, в которой около сотни генов было распределено по четырем хромосомам. У растений первая генетическая карта была получена для кукурузы Эмерсоном, Бидлом и Фрэйзером. За исследования в области генетики Морган получил Нобелевскую премию в 1933 г.

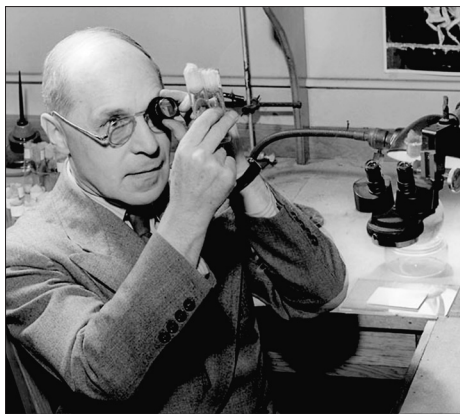
Генетики первой четверти XX в. уже знали, что причинами мутаций могут быть изменения числа хромосом, нарушения их структуры и изменения генов, они возникают случайным образом и ненаправленно. Вероятность появления мутаций счита-



Томас Хант Морган

лась крайне малой, хотя отдельные гены могли мутировать значительно чаще. Вот почему доклад ученика Моргана Германа Мёлера (1890—1967) на V Международном генетическом конгрессе в Берлине в 1927 г., где он сообщил об увеличении частоты мутаций у дрозофилы под действием рентгеновских лучей в полторы тысячи раз, стал настоящей научной сенсацией. В следующем году это открытие было подтверждено Л. Стадлером на ячмене и кукурузе. Дальнейшие исследования показали, что мутации могут быть вызваны любым видом ионизирующего излучения и ультрафиолетом, причем вероятность их возникновения пропорциональна дозе облучения. За открытие радиационного мутагенеза Мёлеру в 1946 г. была присуждена Нобелевская премия. Позднее было показано мутагенное действие и некоторых химических веществ (Ш. Ауэрбах, 1943, И. А. Рапопорт, 1945).

Одновременно с исследованиями по радиационному и химическому мутагенезу, при котором возникают преимущественно генные мутации и хромосомные aberrации, шло изучение мутаций, вызванных кратным (полиплоидия) или некратным (анеуплоидия) изменением числа хромосом. Цитогенетический механизм возникновения полиплоидных гибридов у растений впервые описан О. Винге (1917). Он показал, что гибриды фертильны только в том случае, если хромосомы обоих родителей гомологичны друг другу и могут конъюгировать между собой в мейозе. Поэтому межвидовые гибриды обычно стерильны и, чтобы фертильность восстановилась, должно произойти удвоение числа хромосом.



Герман Мёлер

Спонтанное удвоение числа хромосом наблюдается у гибридов очень редко. Тем не менее таким путем получены полиплоидные формы томатов и паслена Г. Винклером (1916) и гибриды между редькой и капустой Г. Д. Карпеченко (1927). В 1931 г. В. А. Рыбин создал этим способом новый вид растения — гибрид терна и алычи, воспроизведя путь эволюции сливы. Полиплоидные гибриды разных видов пшениц получены белорусским ученым А. Р. Жебраком, а полиплоидные гибриды тутового шелкопряда — Б. Л. Астуровым. В настоящее время для удвоения числа хромосом используют алкалоид колхицин и его синтетические аналоги, которые блокируют веретено деления и не дают расходиться хромосомам в дочерние клетки. Созданные с их помощью тетраплоидные формы и межвидовые гибриды — ценный материал в селекции растений. Большое значение для развития генетики имели работы русской школы цитологов, особенно С. Г. Навашина, который обосновал теорию морфологической индивидуальности хромосом.

В первые десятилетия своего существования генетика встретила оппозицию со стороны биологов, занимавшихся проблемами эволюции, причем как дарвинистов, так и ламаркистов. Первые считали, что генетика ничего существенного не может дать для понимания эволюции, поскольку имеет дело с выраженными, «качественными» мутациями, тогда как в теории эволюции Дарвина первостепенное значение придается отбору мелких, «количественных» изменений. Вторых, особенно до открытия искусственного мутагена, не устраивало, что у генов предполагалась высокая устойчивость к воздействиям внешней среды. По мнению многих ученых, существенной проблемой генетики было отсутствие экспериментальных доказательств существования генов как материальных объектов.

Первые попытки разрешить противоречие между характером наследования качественных и количественных признаков предприняли английские математики У. Юл (1902) и Г. Харди (1908), а также немецкий врач В. Вайнберг (1908). Они показали путем алгебраических расчетов, что при свободном скрещивании в популяциях должно наблюдаться равновесие между числом доминантных и рецессивных форм (закон Харди — Вайнберга). К. Пирсон уточнил, что это равновесие устанавливается уже в первом поколении гибридов и, следовательно, популяция может эффективно противодействовать давлению отбора. Поэтому, делал вывод Пирсон, рассматриваемые в генетике альтернативные, «качественные» признаки не играют особой роли в эволюционном процессе.

Первым, кто обратил внимание, что в соответствии с законом Харди — Вайнберга у гетерозиготных организмов должны накапливаться рецессивные мутации (1926), был русский генетик Сергей Сергеевич Четвериков (1880—1959). Развернутые под влиянием его идей исследования природных популяций дрозофилы показали, что этот скрытый резерв наследственной изменчивости, или «генетический груз», — богатый источник материала для естественного отбора. Четвериков не только предсказал существование генетического груза, но и показал потенциальную силу популяционно-генетического подхода, удачно сочетающего в себе моделирование, наблюдение и эксперимент.

Используя этот подход, Д. Д. Ромашов и Н. П. Дубинин в 1931 г. обнаружили новое эволюционное явление — «дрейф генов», при котором колебания численности популяции вызывают значительные изменения частоты генов без участия отбора. Проведенное в 1932 г. Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским (1900—1981) исследование полиморфизма рисунка у божьей коровки показало, что в природных популяциях ненаправленный процесс формирования наследственной изменчивости и направленный процесс адаптивной эволюции путем естественного отбора идут непрерывно и одновременно друг с другом. Популяционно-генетический подход стали разрабатывать также Р. Фишер и С. Райт в Англии и Феодосий Григорьевич Добжанский (1900—1975) в США.



**Николай Владимирович
Тимофеев-Ресовский**



**Сергей Сергеевич
Четвериков**

Таким образом, популяционная генетика смогла успешно исследовать генетические процессы внутри вида, однако вопрос о происхождении новых видов не затрагивала. Новые идеи в этой области принадлежали выдающемуся советскому зоологу академику И. И. Шмальгаузену, разработавшему теорию движущего и стабилизирующего отбора. Другим примером плодотворного синтеза генетики и теории эволюции были исследования выдающегося советского ботаника и селекционера академика Николая Ивановича Вавилова (1887—1943). Еще в 1920 г. он сформулировал «закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», согласно которому генетически близкие виды имеют параллельные ряды наследственной изменчивости, так что если знать формы одного вида, можно найти такие же формы у другого. Используя эту закономерность, отражающую общность происхождения близких видов, Вавилов целенаправленно начал собирать коллекции культурных злаков и их диких сородичей с заранее предсказанными свойствами. С 1926 г. на основе изучения созданной им коллекции он разработал теорию центров происхождения культурных растений и организовал сбор образцов семян более 200 тысяч видов растений, произрастающих в очагах древнего земледелия как исходного материала для селекции.

К началу Второй мировой войны в генетике завершается первый период ее развития, который принято называть классическим. Генетика в это время столкнулась с рядом трудностей. Во-первых,



**Феодосий Григорьевич
Добжанский**



**Николай Иванович
Вавилов**



**Александр Сергеевич
Серебровский**

концепция гена как элементарной единицы наследственности была подвергнута сомнению, когда в лаборатории Александра Сергеевича Серебровского (1892—1948) обнаружили дробимость гена *scute* у дрозофилы (1938). Во-вторых, чтобы дальше продолжать генетический анализ с помощью кроссинговера, необходимо было исследовать очень большое число особей. В-третьих, оставалась нерешенной проблема материальной природы гена. Как и в случае клеток в XIX в., ген надо было исследовать как сложную структуру непосредственно. Поэтому во второй половине XX в. генетика переходит на молекулярный уровень. Модельными объектами генетики становятся бактерии и вирусы, она начинает широко использовать методы смежных наук — биохимии, биофизики, микробиологии и вирусологии, создает новые методы исследования структуры и функции генов. История этого этапа развития генетики неразрывно связана с новым методологическим подходом — молекулярной биологией.

4.3. Молекулярная биология

Термин «молекулярная биология» появился в статье английского физика Уильяма Астбери (1898—1961) «Прогресс рентгеновского анализа органических и фибриллярных структур» в 1946 г. У. Астбери и Дж. Бернал первыми применили метод кристаллографии для изучения пространственной структуры белков и ДНК.

Метод рентгеноструктурного анализа заключается в том, чтобы получить картину дифракции рентгеновских лучей на кристалле, обладающем геометрически правильным расположением атомов, и потом, путем измерения координат отраженных от атомов рефлек-



Уильям Астбери

сов, восстановить пространственную структуру молекулы в соответствии с ее предполагаемой моделью. Ранее этим методом исследовали только простые неорганические и органические соли. Идея применить его к белкам и нуклеиновым кислотам основывалась на убеждении, что знание пространственной структуры их молекул позволит понять, как они выполняют свои функции в живом организме.

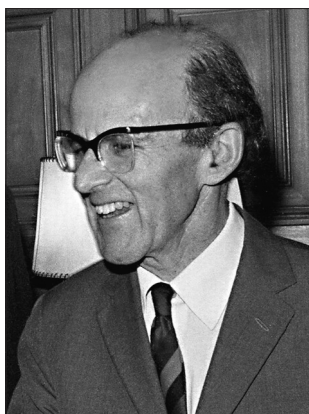
Кристаллы белков давали сложную дифракционную картину, которая в целом свидетельствовала о регулярности их молекул. Это позволяло надеяться, что по мере повышения разрешающей способности метода и совершенствования расчетов трехмерная структура белков может быть расшифрована. Дифракционные картины ДНК оказались менее сложными, обладали выраженной регулярностью, но были нечеткими, поскольку существовали трудности с переводом ДНК в кристаллическое состояние.

После Второй мировой войны кристаллографическим анализом белков стали заниматься Макс Перутц (1914—2002) и Джон Кендрью (1917—1997) в Кембридже, а ДНК — Морис Уилкинс (1916—2004) и Розалинд Франклин в Лондоне.

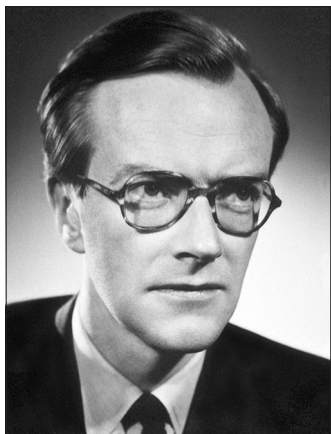
Взросший интерес физиков к биологии был обусловлен тогда рядом причин, но главной из них, по-видимому, было стремление выяснить природу гена. Одним из первых гены стал изучать немецкий физик Макс Дельбрюк (1906—1981). На него большое впечатление произвели идеи Нильса Бора о взаимном дополнении волнового и квантового подходов, и он надеялся найти что-то по-



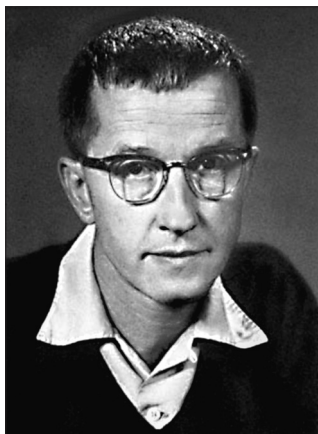
Джон Кендрью



Макс Перутц



Морис Уилкинс

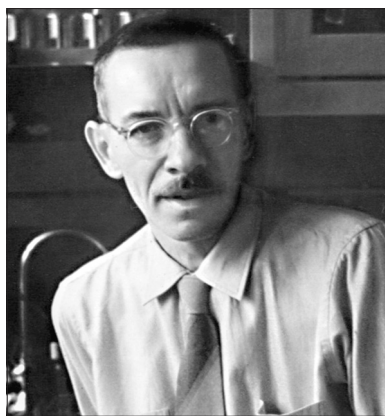


Макс Дельбрюк

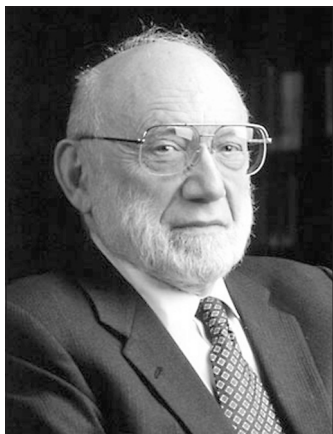
добное в биологии. В 1935 г. выходит статья Тимофеева-Ресовского, Циммера и Дельбрюка «О природе генной мутации и структуре гена». Участвуя в разработке теории «мишени», объясняющей генетические эффекты ионизирующей радиации, Дельбрюк приходит к заключению, что для решения проблемы гена надо исследовать его на молекулярном уровне, используя в качестве модели вирусы. Поэтому с 1939 г. он совместно с микробиологами Сальватором Луриа и Альфредом Херши (1908—1997) начинает гене-



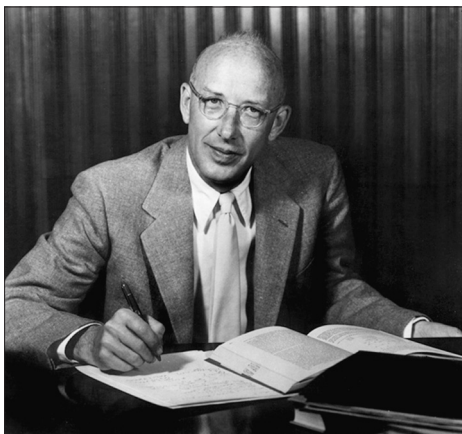
Сальватор Луриа



Альфред Херши



Джошуа Ледерберг



Эдвард Тэйтем

тический анализ вирусов бактерий — бактериофагов, положив тем самым начало молекулярной генетике. В 1943 г. Дельбрюк и Лурия обнаружили у фага спонтанные мутации, а в 1946 г. Дельбрюк и Херши открыли обмен генами между различными линиями фага, которые размножались совместно в одной бактериальной культуре. Этот процесс обмена генов, напоминающий кроссинговер у дрозофилы, позволил проводить генетический анализ фагов. В этом же году Эдвард Тэйтем и Джошуа Ледерберг (р. 1925) показали, что генетический анализ бактерий возможен с помощью прерывания у них примитивного полового процесса — конъюгации.

Генетическими исследованиями Дельбрюка заинтересовался один из создателей квантовой теории австрийский физик Эрвин Шредингер (1887—1961). В 1944 г. он опубликовал книгу «Что такое жизнь с точки зрения физики», где утверждал, что исключительная устойчивость гена возможна только в том случае, если его молекула обладает высокой степенью упорядоченности.

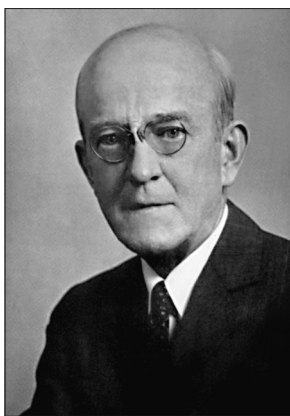
Относительно химической природы гена большинство ученых придержива-



Эрвин Шредингер

лось мнения, что ген состоит из белка. Однако в 1944 г. американский микробиолог Освальд Эвери (1877—1955) обнаружил способность передавать наследственную информацию у бактерий с помощью ДНК. Еще в 1928 г. английский микробиолог Френсис Гриффит показал, что при заражении мышей пневмококком, у которого одни клетки лишены оболочки, а другие убиты нагреванием и поэтому оба типа клеток не могут вызвать инфекцию, наблюдается восстановление как оболочек, так и вирулентности. Это явление, названное бактериальной трансформацией, объяснялось тем, что из мертвых клеток в живые поступало какое-то вещество, которое придавало им способность к синтезу оболочки. Эвери воспроизвел этот эксперимент, заменив в нем убитые клетки выделенной из них ДНК и также получил эффект восстановления оболочек и вирулентности. Таким образом, он впервые обнаружил, что носителем информации, необходимой для построения оболочки бактериальной клетки, является ДНК.

Однако сомнения в том, что наследственная информация закодирована в нуклеиновых кислотах, еще оставались. Поэтому в 1952 г. Альфред Херши и Марта Чейз провели эксперимент с целью выяснить, какие компоненты фага проникают в бактериальную клетку при ее заражении. Они установили, что в клетку попадает только ДНК фага, тогда как белковая оболочка остается снаружи. Окончательно генетическая роль нуклеиновых кислот доказана Хейнцем Френкель-Конратом, который в 1956 г. выде-



Освальд Эвери

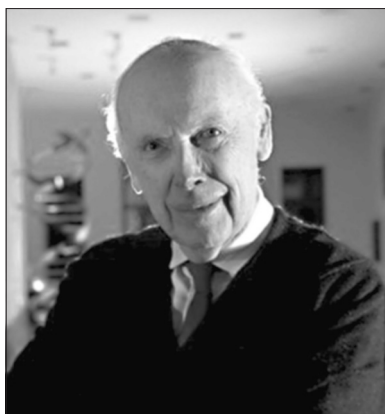


Лайнус Полинг

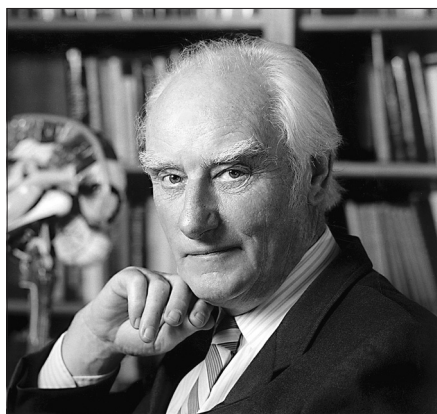
лил РНК из вируса табачной мозаики и воспроизвел ею заболевание у здоровых растений.

Из результатов кристаллографического анализа белков следовало, что их полипептидные цепи закручены в спираль, но для проверки этого надо уметь моделировать структуру сложных молекул. Решение было найдено американским химиком-органиком Лайнусом Полингом (1901—1994), который начал строить модели молекул из проволоки на основе измерений наиболее ярких рефлексов дифракционной картины. Он разработал для белков теорию альфа-спирали (1951), а также предложил первую модель структуры ДНК (1953).

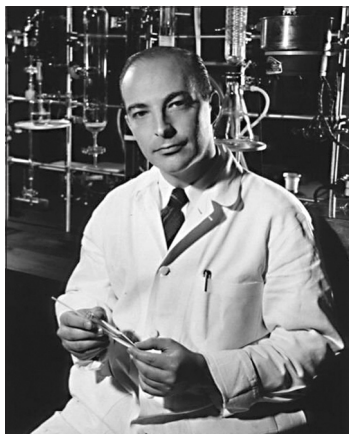
В 1953 г. американский генетик Джеймс Уотсон, который раньше занимался фагами у Лурия и Дельбрюка, и английский физик Френсис Крик, работавший в группе Перутца, изучавшей пространственную структуру гемоглобина, предложили модель молекулы ДНК, получившую известность как «двойная спираль». Используя метод моделирования Полинга и дифракционные картины ДНК, полученные Уилкинсом и Франклин, они показали, что наиболее вероятной пространственной структурой ее молекулы являются две закрученные в спираль цепи, с расположенными внутри и дополняющими друг друга азотистыми основаниями. Возможность такого дополнения следовала из установленного Чаргаффом правила, что в молекуле ДНК количество аденина равно количеству тимина, а количество гуанина — количеству цитозина.



Джеймс Уотсон



Френсис Крик



Артур Корнберг

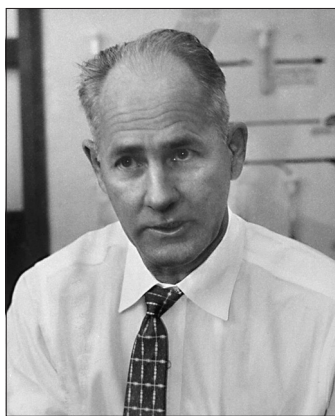
Ключевая идея модели «двойной спирали» заключалась в том, что одна цепь ДНК была дополнительной к другой, или комплементарной, и могла служить матрицей для копирования. Таким образом, модель Уотсона (р. 1928) и Крика (1916—2004) объясняла способность ДНК хранить и передавать наследственную информацию особенностями пространственной структуры ее молекулы. За открытие структуры ДНК Уотсону, Крику и Уилкинсу в 1962 г. была присуждена Нобелевская премия.

Уотсон и Крик предположили, что ДНК реплицируется по полуконсервативному принципу, когда цепи молекулы расходятся и каждая из них достраивает недостающую.

Этот принцип репликации ДНК был экспериментально подтвержден М. Мезельсоном, Ф. Сталем и Д. Рольфом. Позднее Артур Корнберг (1918—2007) выделил ДНК-полимеразу — фермент, который синтезировал ДНК в соответствии с этим принципом.

Еще одним модельным объектом для молекулярно-генетических исследований стал грибок нейроспора, у которого Джордж Бидл (1903—1989) и Э. Тэйтем (1909—1975) получили мутанты, зависящие от аминокислот, витаминов и других компонентов питательной среды. К 1944 г. они выяснили, что каждый ген нейроспоры контролирует синтез только одного фермента. Правило «один ген — один фермент» позднее подтвердилось на других микроорганизмах. Эти исследования позволили сформулировать основные проблемы молекулярной биологии: как организована передача наследственной информации от ДНК к белку и каким способом она закодирована в ДНК.

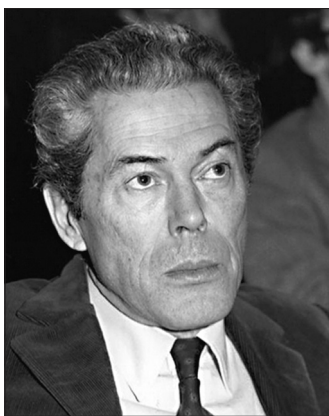
Выяснение механизмов использования закодированной в ДНК информации для синтеза белка заняло не-



Джордж Бидл

сколько лет. Сначала Крик предложил адапторную гипотезу, согласно которой этот процесс обеспечивают особые низкомолекулярные РНК (1954). «Адапторные» РНК выделены в 1957 г. и получили наименование транспортных, или тРНК. Специальные ферменты присоединяли к молекулам тРНК аминокислоты, а затем эти комплексы связывались с рибосомами — состоящими из РНК и белков цитоплазматическими частицами. В 1961 г. французские микробиологи Франсуа Жакоб (р. 1920) и Жак Моно (1910—1976) предположили участие в синтезе белка высокомолекулярных РНК — посредников между ДНК и рибосомами. В этом же году такие РНК были выделены и названы информационными, или иРНК. Таким образом, к 1962 г. стало понятно, что перенос информации от ДНК к белку состоит из двух этапов — транскрипции, или синтеза иРНК на матрице ДНК, и трансляции, в ходе которой на рибосомах с участием иРНК и тРНК синтезируется молекула белка. Так была сформулирована центральная догма молекулярной биологии, которая предусматривает, что перенос генетической информации идет только в направлении ДНК—РНК—белок. Однако в 1970 г. Дэвид Балтимор (р. 1938) и Говард Темин (1934—1994) обнаружили, что у РНК-содержащих опухолеродных вирусов имеется фермент, синтезирующий ДНК на матрице РНК. Позднее подобного типа ферменты, или ревертазы, были открыты и у многоклеточных организмов.

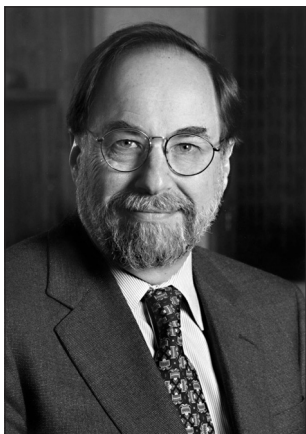
Ответ на вопрос о способе кодирования информации в молекуле ДНК (в 1954, 1957 г.) предложил русский физик Георгий Анто-



Жак Моно



Франсуа Жакоб



Дэвид Балтимор



Говард Темин

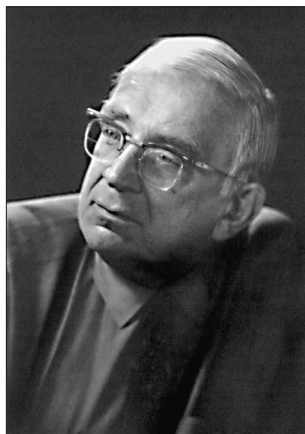
нович Гамов (1904—1968). Он выдвинул гипотезу о существовании генетического кода, ставящего в соответствие последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК последовательности аминокислот в молекуле белка. Но в ДНК только четыре типа нуклеотидов, тогда как в белке двадцать различных аминокислот. Поэтому исходя из правил комбинаторики одной аминокислоте должны соответствовать как минимум три идущих подряд нуклеотида, и полное количество комбинаций кода равно 64. Таким образом, генетический код должен быть триплетным (аминокислота кодируется тремя нуклеотидами, образующими кодон) и вырожденным (аминокислота может кодироваться не только одним кодоном, но двумя, тремя и четырьмя).

Расшифровка генетического кода велась различными методами. Первый из них применялся Френсисом Криком и Сиднеем Бреннером (р. 1927), изучавшими замены нуклеотидов в ДНК фага Т4. Главным результатом этих работ стало открытие останавливающих трансляцию кодонов УАА, УАГ и УГА. Однако более эффективным оказался метод, разработанный Маршаллом Ниренбергом (р. 1927) и Филипом Ледером. Он основан на том, что рибосома связывает комплексы тРНК—аминокислота даже в том случае, когда вместо иРНК в бесклеточную систему трансляции вводят короткие и не транскрибируемые олигонуклеотиды. В результате совместных усилий, указанных выше, а также многих других ученых (особенно С. Очоа, Дж. Маттеи, Г. Кораны,

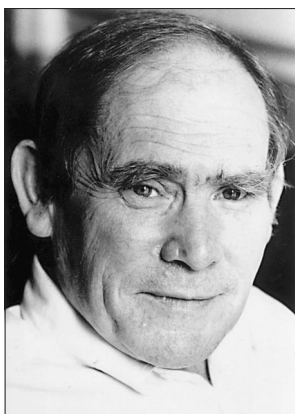
Г. Витмана, Ч. Яновски, Дж. Беквита, А. Герена) генетический код был расшифрован полностью уже к 1966 г.

Принципиально важным для биологии стал также вопрос о минимальном размере гена как единицы рекомбинации, мутации и функции. Классический генетический анализ, основанный на кроссинговере, не обладал достаточным разрешением для ответа на него, поскольку был ограничен численностью потомства и объемом скрещиваний. При использовании микроорганизмов ограничения на разрешающую способность генетического анализа снимались, что давало возможность определить минимальную длину участка ДНК, вовлеченного в рекомбинацию и мутации, а также установить границы гена

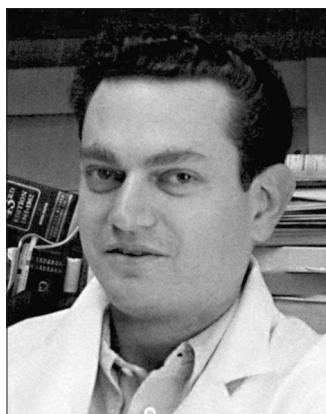
как функциональной единицы. Генетический анализ фага Т4 (1957) Сеймуром Бензером показал, что единица рекомбинации и мутации соответствует одному нуклеотиду, тогда как единица функции (определяется в *цис-транс*-тесте) содержит несколько сотен нуклеотидов. Поэтому в молекулярной биологии вместо термина «ген» стали употреблять термин «цистрон», соответствующий кодирующему полипептид участку ДНК.



**Георгий Антонович
Гамов**



Сидней Бреннер



Маршалл Ниренберг



Сеймур Бензер

Одновременно с изучением структуры и функций нуклеиновых кислот, процессов репликации, транскрипции и трансляции продолжались исследования белков. Крупным достижением было определение первичной последовательности инсулина (51 аминокислота) английским ученым Фредериком Сенгером (р. 1918) с помощью метода хроматографии на бумаге (1953). Следующим белком, у которого расшифровали аминокислотную последовательность, стала панкреатическая рибонуклеаза, состоящая из 124 аминокислот (В. Стейн, С. Мур, 1960). Изучая этот фермент, Кристиан Анфинсен (1916—1995) показал, что сохранение трехмерной структуры белка критично для выполнения им биологических функций. В дальнейшем ввиду большой трудоемкости химического анализа белков для этого были разработаны автоматические анализаторы, а полученную информацию стали вносить в компьютерные базы данных. В настоящее время сначала выделяют и секвенируют цистрон, а затем рассчитывают аминокислотную последовательность полипептида с помощью таблицы генетического кода.

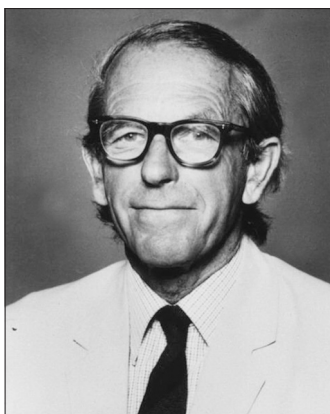
Начатые сразу после Второй мировой войны в Кембридже кристаллографические исследования трехмерной структуры белков ввиду огромного объема измерений и расчетов дали результаты только через много лет. В 1959 г. Перутц представил первый вариант модели гемоглобина, а в 1961 г. Кендрию завершил работу над молекулой миоглобина. За исследования пространствен-

ной структуры этих белков Перутц и Кендрью награждены Нобелевской премией в 1962 г.

В последней четверти XX в. в молекулярной биологии и генетике наметились новые тенденции. Во-первых, были начаты исследования регуляции активности генов на уровне транскрипции и трансляции. Во-вторых, наряду с изучением отдельных генов, стали исследовать их взаимодействие в структуре генома. И, наконец, в качестве модельных объектов молекулярная биология все чаще стала использовать кроме вирусов и бактерий культуры клеток человека, животных и растений, а также простые многоклеточные организмы.

Первая модель регуляции активности генов была предложена Жакобом и Моно в 1961 г. Их идея состояла в том, что существует иерархическая соподчиненность генов, в которой структурные гены находятся под контролем регуляторных. На кишечной палочке Жакоб и Моно показали, что функциональной единицей генома является оперон — группа структурных генов и примыкающий к ним участок ДНК, или оператор, способный принимать молекулярные сигналы от других генов и регулировать активность генов группы. Теория оперона сыграла важную роль в развитии молекулярной биологии, позволив понять, что структурные гены находятся под контролем не кодирующих белки регуляторных участков ДНК.

В конце 50-х гг. XX в. биологи обнаружили, что нагревание вызывает обратимую денатурацию ДНК. Основанный на принци-



Фредерик Сенгер



Кристиан Анфинсен

пе комплементарности метод «гибридизации» нуклеиновых кислот позволил исследовать степень гомологии ДНК из различных источников, а также установить, что кроме характерных для структурных генов уникальных последовательностей в молекуле ДНК имеются многочисленные повторы. Часть из них также относится к структурным генам, но в основном это не кодирующая белки ДНК. У человека, например, структурные гены составляют лишь одну треть ДНК, а остальная представлена высокоповторяющимися не кодирующими последовательностями. Постепенно стало выясняться, что такая ДНК может выполнять важные биологические функции. В частности, было показано, что повторяющиеся последовательности ДНК необходимы для стабилизации структуры хромосом, с них также могут считываться многочисленные короткие РНК, контролирующие активность генов.

В 1990 г. начато крупнейшее научное исследование за всю историю биологии — международный проект «Геном человека», на который страны-участницы выделили 13 миллиардов долларов. Руководителем проекта назначили Джеймса Уотсона, цель проекта заключалась в полном прочтении ДНК человека, содержащей более трех миллиардов нуклеотидов. Кроме человека проект предусматривал также расшифровку геномов кишечной палочки, дрозофилы и мыши. Для его реализации были разработаны новые модели секвенаторов ДНК, огромный массив полученных данных обрабатывался с помощью компьютерных сетей. Основной объём секвенирования был выполнен в университетах и исследовательских центрах США, Канады и Великобритании, однако в проекте принимали участие также многие другие лаборатории по всему миру.

В результате выполнения проекта, законченного к 2003 г., установлено, что ДНК человека содержит около 21 тысячи структурных генов. Полученная последовательность нуклеотидов хранится в специальных базах данных, доступных через Интернет, и служит исходным материалом для поиска структурных генов и регуляторных участков.

Ожидается, что по мере аннотации генома, т. е. подробной характеристики составляющих его генов и их белковых продуктов, будут созданы принципиально новые возможности для оценки предрасположенности человека к заболеваниям, поиска причин возникновения злокачественных опухолей, разработки методов диагностики генетических дефектов и решения многих других проблем биологии, медицины и биотехнологии.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

Микулинский, С. Р. История биологии с древнейших времен до начала XX века / С. Р. Микулинский. М., 1972.

Бляхер, Л. Я. История биологии с начала XX века до наших дней / Л. Я. Бляхер. М., 1975.

Дополнительная

Азимов, А. Краткая история биологии. От алхимии до генетики / А. Азимов. М., 2002.

Алексютовіч, Н. А. Скарына, яго дейнасць і светапогляд / Н. А. Алексютовіч. Мінск, 1961.

Асветнікі зямлі беларускай. Мінск, 2001.

Базилевская, Н. А. Краткая история ботаники / Н. А. Базилевская, И. П. Белоконь, А. А. Щербакова. М., 1968.

Биологи (биографический справочник) / Т. П. Бабий [и др.]. Киев, 1984.

Брызгалина, Е. В. История биологии как смена парадигмального знания / Е. В. Брызгалина. М., 1996.

Вермель, Е. М. История учения о клетке / Е. М. Вермель. М., 1970.

Вернан, Ж.-П. Происхождение древнегреческой мысли / Ж.-П. Вернан. М., 1988.

Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии / Н. Н. Воронцов. М., 1999.

Гайсинович, А. Е. Зарождение и развитие генетики / А. Е. Гайсинович. М., 1988.

Дарвин, Ч. Автобиография / Ч. Дарвин. М., 1957.

Каганова, З. В. Проблемы философских оснований биологии / З. В. Каганова. М., 1979.

Карпинская, Р. С. Философские проблемы молекулярной биологии / Р. С. Карпинская. М., 1971.

Кацнельсон, З. С. Клеточная теория в ее историческом развитии / З. С. Кацнельсон. Л., 1963.

Князев, Г. А. Краткий очерк истории Академии наук СССР / Г. А. Князев, А. В. Кольцов. М.; Л., 1964.

- Колчинский, Э. И.* Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? / Э. И. Колчинский. СПб., 2002.
- Кун, Т.* Структура научных революций / Т. Кун. М., 1977.
- Лункевич, В. В.* От Гераклита до Дарвина / В. В. Лункевич. М., 1960.
- Люди русской науки / под ред. И. В. Кузнецова. М., 1963.
- Музрукова, Е. Б.* Роль цитологии в формировании и развитии общебиологических проблем / Е. Б. Музрукова. М., 1988.
- Нидхэм, Дж.* История эмбриологии / Дж. Нидхэм. М., 1947.
- Полянский, Ю. И.* Клеточная теория — история, современность, перспективы / Ю. И. Полянский. М., 1989.
- Рьюз, М.* Философия биологии / М. Рьюз. М., 1977.
- Сойфер, В. Н.* Очерки истории молекулярной генетики / В. Н. Сойфер. М., 1970.
- Уотсон, Дж.* Двойная спираль / Дж. Уотсон. М., 1969.
- Томпсон, М.* Философия науки. / М. Томпсон. М., 2003.
- Филипченко, Ю. А.* Эволюционная идея в биологии / Ю. А. Филипченко. М., 1977.
- Философские проблемы биологии. М., 1973.
- Фролов, И. Т.* Философия и история генетики / И. Т. Фролов. М., 1988.
- Шредингер, Э.* Что такое жизнь с точки зрения физики / Э. Шредингер. М., 1981.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
1. Биология Древнего мира и Средневековья	7
1.1. Возникновение биологических наук	7
1.2. Биологические знания в период Средневековья	10
2. Биологические науки в XVI—XVIII веках	12
2.1. Систематика растений и животных	15
2.2. Анатомия и физиология человека и животных	21
2.3. Преформизм и эпигенез	25
3. Биология XIX века	27
3.1. Сравнительная анатомия и палеонтология животных	30
3.2. Эмбриология животных	33
3.3. Гистология	34
3.4. Теория эволюции	38
3.5. Физиология человека и животных	45
3.6. Цитология	50
3.7. Микробиология	54
4. Биология XX века	58
4.1. Биохимия	59
4.2. Генетика	65
4.3. Молекулярная биология	76
Литература	89

На первой сторонке обложки:

Томмазо да Модена «Doctor universalis Альберт Великий», 1352 г.
Фреска в церкви Сан-Никколо, Тревизо, Италия.

Учебное издание

Глушен Сергей Витальевич

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

Пособие

Редактор *Е. А. Логвинович*

Художник обложки *Т. Ю. Таран*

Технический редактор *Т. К. Раманович*

Корректор *А. Г. Терехова*

Компьютерная верстка *С. Н. Егоровой*

Подписано в печать 09.04.2010. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.

Гарнитура SchoolBook. Печать офсетная. Усл. печ. л. 5,35.

Уч.-изд. л. 5,1. Тираж 100 экз. Зак. 368.

Белорусский государственный университет.

ЛИ № 02330/0494425 от 08.04.2009.

Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Отпечатано с оригинала-макета заказчика.

Республиканское унитарное предприятие

«Издательский центр Белорусского государственного университета».

ЛП № 02330/0494178 от 03.04.2009.

Ул. Красноармейская, 6, 220030, Минск.