



СИБИРСКИЙ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ

SIBERIAN
FEDERAL
UNIVERSITY

Электронный учебно-методический комплекс

История и методология биологии и биофизики

Учебная программа дисциплины

- **Учебное пособие**
Методические указания по самостоятельной работе
Методические указания к семинарским занятиям
Банк тестовых заданий в системе UniTest



Красноярск
ИПК СФУ
2009

УДК 573:577(075)
ББК 28Вя73
И90

Авторы:

**В. А. Кратасюк, Е. В. Немцева, Е. Н. Есимбекова,
И. В. Свидерская, С. И. Барцев, В. В. Межевикин,
Н. В. Пахарькова, И. Е. Суковатая, Н. А. Сетков, В. А. Сапожников**

Электронный учебно-методический комплекс по дисциплине «История и методология биологии и биофизики» подготовлен в рамках реализации Программы развития федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ) на 2007–2010 гг.

Рецензенты:

Красноярский краевой фонд науки;
Экспертная комиссия СФУ по подготовке учебно-методических комплексов дисциплин

И90 История и методология биологии и биофизики [Электронный ресурс] : электрон. учеб. пособие / В. А. Кратасюк, Е. В. Немцева, Е. Н. Есимбекова и др. – Электрон. дан. (12 Мб). – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (История и методология биологии и биофизики : УМКД № 1314/599-2008 / рук. творч. коллектива В. А. Кратасюк). – 1 электрон. опт. диск (DVD). – Систем. требования : *Intel Pentium* (или аналогичный процессор других производителей) 1 ГГц ; 512 Мб оперативной памяти ; 50 Мб свободного дискового пространства ; привод *DVD* ; операционная система *Microsoft Windows XP SP 2 / Vista* (32 бит) ; *Adobe Reader 7.0* (или аналогичный продукт для чтения файлов формата *pdf*).

ISBN 978-5-7638-1639-6 (комплекса)

ISBN 978-5-7638-1742-3 (учебного пособия)

Номер гос. регистрации в ФГУП НТЦ «Информрегистр» 0320902463 (комплекса)

Настоящее издание является частью учебно-методического комплекса по дисциплине «История и методология биологии и биофизики», включающего учебную программу дисциплины, методические указания по самостоятельной работе, методические указания к семинарским занятиям, контрольно-измерительные материалы «История и методология биологии и биофизики. Банк тестовых заданий», наглядное пособие «История и методология биологии и биофизики. Презентационные материалы».

В учебном пособии в соответствии с учебной программой дисциплины изложены вопросы истории и методологии науки вообще, а также биологии и биофизики в частности. Задачи изучения дисциплины заключаются в освоении научной методологии биологии и биофизики, рассмотренных с позиций методологии науки всех периодов развития от протознания к естественной истории и до начала XXI в.

Предназначено для студентов направления подготовки бакалавров 020000.68.24 «Биология» укрупненной группы 020000 «Естественные науки».

© Сибирский федеральный университет, 2009

Рекомендовано к изданию
Инновационно-методическим управлением СФУ

Редактор А. А. Назимова

Разработка и оформление электронного образовательного ресурса: Центр технологий электронного обучения Информационно-телекоммуникационного комплекса СФУ; лаборатория по разработке мультимедийных электронных образовательных ресурсов при КрЦНИТ

Содержимое ресурса охраняется законом об авторском праве. Несанкционированное копирование и использование данного продукта запрещается. Встречающиеся названия программного обеспечения, изделий, устройств или систем могут являться зарегистрированными товарными знаками тех или иных фирм.

Подп. к использованию 30.11.2009

Объем 12 Мб

Красноярск: СФУ, 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	10
ГЛАВА 1. МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИИ И БИОФИЗИКИ	13
1.1. Предмет и основные задачи курса истории науки	13
1.2. Наука, научная методология. Методология и проблемы в биологии и биофизике	18
1.3. О научном методе в общем	19
1.4. О научной методологии чуть более строго	21
1.5. Что такое научное знание и как оно развивается	24
1.6. Методология об этапах развития научного знания	31
1.7. Эвристика индивидуального научного поиска	36
1.8. Определение, методология и проблемы биологии	37
1.9. Основные проблемы современной биологии	39
1.10. Определение, методология и проблемы биофизики	42
ГЛАВА 2. ОТ ПРОТОЗНАНИЯ К ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ (ОТ ПЕРВОБЫТНОГО ОБЩЕСТВА К ЭПОХЕ ВОЗРОЖДЕНИЯ)	46
2.1. У истоков биологического знания	46
2.2. Культурный переворот в античной Греции: от мифа к логосу, от теогонии к возникновению природы	50
2.3. Эллинизм как синтез восточной и древнегреческой науки	54
2.4. Отношение к образованию и к науке в Средневековье	58
2.5. Эпоха Возрождения и революция в идеологии и естествознании	70
2.5.1. Изобретение книгопечатания	71
2.5.2. Развитие науки в период становления капитализма	77
2.5.3. Новые организационные и материальные возможности развития науки	78
2.5.3.1. Организация Академий наук	78
2.5.3.2. Открытие обсерваторий	79
2.5.3.3. Открытие ботанических садов	79
2.5.3.4. Организация музеев	80
2.5.3.5. Публикация трудов Академий	81
2.5.3.6. Создание библиотек	82
2.5.3.7. Изобретение приборов	82
2.5.3.8. Путешествия	82
2.5.4. Разработка новых принципов познания	83



2.5.5. Развитие принципов естественно-научного познания природы в трудах Бэкона, Галилея и Декарта.....	84
2.5.6. Лейбниц и идея «лестницы существ»	88
2.5.6. И. Ньютон	89
2.5.7. Французский материализм XVIII в.	90
2.6. Создание Российской академии наук	93
2.6.1. Исторические условия создания Российской академии наук	93
2.6.2. Первые учреждения Российской академии наук.....	97
2.6.3. Социокультурные условия формирования науки в России	102

ГЛАВА 3. ОТ ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ

К СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ (БИОЛОГИЯ НОВОГО ВРЕМЕНИ ДО СЕРЕДИНЫ XIX В.) 114

3.1. Развитие ботанических исследований.....	114
3.1.1. Попытки классификации растений в XVI в.	114
3.1.2. Систематика и морфология растений в XVII в.	116
3.1.3. Развитие микроскопической анатомии растений в XVII в.	117
3.1.4. Система К. Линнея.....	118
3.1.5. Попытки создания «естественных» систем в XVIII в.	120
3.1.6. Зарождение физиологии растений	122
3.1.7. Развитие учения о поле и физиологии размножения растений.....	126
3.2. Развитие зоологических исследований	129
3.2.1. Описания и попытки классификации животных в XVI–XVII вв.	129
3.2.2. Зоологические исследования в XVIII в.	131
3.2.3. Изучение ископаемых организмов	133
3.3. Развитие исследований по анатомии, физиологии, сравнительной анатомии и эмбриологии животных	135
3.3.1. Анатомия животных и человека в XVI–XVII вв.	135
3.3.2. В. Гарвей и становление физиологии	137
3.3.3. Микроскопическая анатомия и изучение простейших.....	139
3.3.4. Физиология в XVIII в.	142
3.3.5. Становление сравнительной анатомии	142
3.3.6. Эмбриология животных. Преформизм и эпигенез.....	144
3.4. Господство метафизического мировоззрения в естествознании XVII–XVIII вв.....	148
3.4.1. Достижения биологии XVII–XVIII вв.	148
3.4.2. Господство метафизического мышления	149
3.4.3. Концепция постоянства видов и преформизм	150
3.4.4. Идеалистическая трактовка органической целесообразности	151
3.5. Возникновение и развитие представлений об изменчивости живой природы.....	153
3.5.1. Допущение ограниченной изменчивости видов.....	153

3.5.2. Представление о "естественном средстве" и "общих родоначальниках"	157
3.5.3. Фактор времени в изменении организмов.....	158
3.5.4. Последовательность природных тел. "Лестница существ"	158
3.5.5. Идея «прототипа» и единства плана строения организмов	160
3.5.6. Идея трансформации органических форм	161
3.5.7. Идея самозарождения и ее отношение трансформизму	162
3.5.8. Естественное возникновение органической целесообразности	163
3.6. Первая попытка создания концепции эволюции органического мира (Ламарк и его учение)	165
3.6.1. Ламарк. Краткие биографические сведения.....	166
3.6.2. Философские воззрения Ламарка.....	166
3.6.3. Сущность жизни по Ламарку	167
3.6.4. Представления Ламарка о происхождении жизни	167
3.6.5. Развитие от простого к сложному и градация форм по Ламарку	168
3.6.6. Отрицание реальности видов.....	170
3.6.7. Причины развития живой природы по Ламарку	170
3.7. Основные черты учения Ч. Дарвина.....	173
3.7.1. Зарождение эволюционной идеи Ч. Дарвина	173
3.7.2. Содержание теории эволюции Ч. Дарвина.....	176
3.8. Создание и развитие эволюционной палеонтологии	187
3.8.1. Роль теории Ч. Дарвина в перестройке палеонтологии.....	187
3.8.2. В. О. Ковалевский и создание эволюционной палеонтологии	190
3.8.3. Попытки ламаркистского истолкования данных палеонтологии.....	193
3.8.4. Развитие палеонтологического метода в трудах Л. Долло	195
3.8.5. Обнаружение новых ископаемых форм	196
3.9. Создание эволюционной эмбриологии животных	198
3.9.1. Сравнительное изучение эмбрионального развития.....	198
3.9.2. Создание А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым эволюционной эмбриологии	199
3.9.3. Подтверждение гомологии зародышевых листков позвоночных.....	205
и беспозвоночных	205
3.9.4. Проблемы происхождения многоклеточных организмов и соотношения онтогенеза и филогенеза	208
3.10. Перестройка сравнительной анатомии на основе Дарвинизма	213
3.10.1. Возникновение филогенетического направления в морфологии....	214
3.10.2. Учение о гомологии	216
3.10.3. Проблемы эволюции черепа и конечностей позвоночных.....	218
3.10.4. Новая трактовка зоологических типов.....	220
3.10.5. Кризис филогенетического направления в морфологии.....	221
3.11. Развитие филогенетической систематики животных	223
3.11.1. Представления Ч. Дарвина и Э. Геккеля о принципах естественной систематики	223

3.11.2. Эмбриологическое направление в систематике.....	227
3.11.3. Пересмотр основных типов в систематике животных.....	228
3.12. Развитие физиологии животных и человека	233
3.12.1. Общая характеристика развития физиологии XIX в.....	233
3.12.2. Новые физиологические методы	236
3.12.3. Организация первых физиологических лабораторий и институтов.....	237
3.12.4. Развитие физиологии в отдельных странах.....	238
3.12.5. Достижение физиологии в XIX столетии.....	258
3.13. Развитие эмбриологии растений	285
3.13.1. Ч. Дарвин и раскрытие значения перекрестного опыления.....	285
3.13.2. Изучение зародышевого мешка и пыльцевых зерен. Выяснение Э. Страсбургером и И. Н. Горожанкиным механизма оплодотворения.....	287
3.13.3. Дальнейшие исследования процесса оплодотворения. Работы В. И. Беляева, М. Трейба, С. Г. Навашина и других	291
3.13.4. Открытие С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных	293
3.14 Начало перестройки морфологии и систематики растений на эволюционной основе	295
3.14.1. Поиски свидетельств филогенетического единства растительного мира.....	295
3.14.2. Разработка систематики низших растений.....	296
3.14.3. Первые попытки создания филогенетических систем в трудах Э. Краузе и Ю. Сакса	298
3.14.4. Филогенетические системы конца XIX века. Разработка эколого-географического критерия	300
3.14.5. Позднейшие системы растений.....	303
3.15. Оформление физиологии растений в самостоятельную науку	303
3.15.1. Продукты и схемы процесса фотосинтеза.....	304
3.15.2. Пигменты растений.....	307
3.15.3. Фотосинтез и различные факторы среды	309
3.15.4. Почвенное питание растений.....	310
3.15.5. Азотное питание растений.....	312
3.15.6. Осмос и передвижение растительных соков.....	314
3.15.7. Транспирация растений	317
3.15.8. Дыхание и брожение	318
3.15.9. Рост растений	319
3.15.10. Раздражимость и движение растений	320
3.15.11. Экспериментальная морфология растений	323
3.16. Изучение процесса размножения клеток	324
3.16.1. Представления о способах возникновения клеток до начала 70-х годов. Первые неполные описания митозов в начале 70-х годов XIX в.	324
3.16.2. Детальные описания митозов во второй половине 70-х годов XIX в.....	329
3.16.3. Выяснение невозможности «свободного образования» клеток.....	332

3.17. Эволюционная теория во второй половине XIX в.	333
3.17.1. Дарвинизм – единственная подлинно научная теория эволюции ...	333
3.17.2. Борьба за утверждение дарвинизма	337
3.17.3. Неоламаркизм и его разновидности	342
3.17.4. Телеологические концепции эволюции	345
3.17.5. Предтечи мутационной теории эволюции	346
3.17.6. Особенности развития эволюционной теории в России	347
3.17.7. Гипотеза «органического», или «совпадающего», отбора	348
3.17.8. Первые экспериментальные доказательства эффективности естественного отбора.....	349

ГЛАВА 4. СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ (С СЕРЕДИНЫ XIX В. ДО НАЧАЛА XXI В.)

4.1. Изучение физико-химических основ жизни.....	353
4.1.1. Первые попытки создать специфическую физику и химию живого	353
4.1.2. Создание теорий химического строения, жиров, углеводов и белков	356
4.1.3. Появление калориметрии	360
4.1.4. Первые успехи в изучении природы биокаталитических реакций.....	361
4.1.5. Разработка биохимических основ учения о питании.....	364
4.1.6. Открытие витаминов и коэнзимов	366
4.1.7. Открытие гормонов	368
4.1.8. Создание новых методов	371
4.1.9. Структура и функции белков	375
4.1.10. Изучение структуры нуклеиновых кислот.....	377
4.1.11. Биосинтез белка	383
4.1.12. Решение проблемы аэробного дыхания	384
4.1.13. Создание представлений о системе биохимических обменных процессов.....	389
4.1.14. Исследования в области молекулярной биоэнергетики.....	390
4.1.15. Попытки реконструировать предбиологическую эволюцию.....	394
4.2. Микробиология и ее преобразующее воздействие на биологию.....	405
4.2.1. Открытие микроорганизмов	406
4.2.2. Учения о брожениях, открытие анаэробнозиса	408
4.2.3. Опровержение Л. Пастером теории самопроизвольного зарождения микроорганизмов.....	412
4.2.4. Формирование представлений о микробной природе инфекционных заболеваний. Подтверждение Л. Пастером микробной теории инфекционных заболеваний	413
4.2.5. Золотой век медицинской микробиологии.....	416
4.2.6. Фагоцитарная концепция И.И. Мечникова	418

4.2.7. Развитие гуморальной теории иммунитета.....	421
4.2.8. Практическое применение иммунизации и химиотерапии	423
4.2.9. Открытие антибиотиков.....	427
4.2.10. Разработка методов микробиологических исследований.....	429
4.2.11. Изучение участия микробов в природных процессах.....	433
4.2.12. Открытие хемосинтеза. Создание почвенной и экологической бактериологии	434
4.2.13. Физиология и биохимия микроорганизмов.....	437
4.2.14. Изучение фотосинтезирующих и азотфиксирующих бактерий	439
4.2.15. Теория биохимического единства жизни.....	441
4.2.16. Морфология и цитология микроорганизмов.....	442
4.2.17. Систематика микроорганизмов, построение филогенетического древа.....	444
4.2.18. Молекулярная палеонтология	449
4.2.19. Практическое использование биосинтетической и трансформирующей деятельности микробов	451
4.2.20. Проблема управляемого культивирования	454
4.2.21. Основные этапы развития генетики микроорганизмов.....	456
4.2.22. Генетика бактерий.....	457
4.2.23. Изучение трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии	459
4.3. Возникновение и развитие вирусологии	465
4.3.1. Открытие вирусов	465
4.3.2. Биоразнообразие вирусов	468
4.3.3. Этапы развития вирусологии	470
4.3.4. Развитие концепции о природе вирусов	473
4.3.5. Принципы организации вирусов.....	474
4.3.6. Вирусы бактерий.....	478
4.3.7. Вирусы как возбудители заболеваний человека	480
4.3.8. Вирусы и рак.....	493
4.3.9. Применение вирусов	498
4.3.10. Интерферон.....	500
4.4. Развитие клеточной теории во второй половине XIX в., начало цитологических исследований, изучение структуры клетки.....	502
4.5. От экспериментальной эмбриологии к генетике эмбриогенеза	522
4.6. Основные направления в физиологии животных и человека.	545
4.7. Экология и биосфера	568
Введение понятия экологии.....	568
Аутоэкология и синэкология.....	570
Концепция экосистемы.....	570
Экосистемные исследования	571
Учение В. И. Вернадского о биосфере.....	572

4.8. Антропология и эволюция человека575
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 592



ВВЕДЕНИЕ

Дисциплина "История и методология биологии и биофизики" играет объединяющую и централизующую роль в системе биологических и физических дисциплин, составляющих основное содержание современной биофизики. Этот курс также устанавливает взаимосвязь между естественно-научными и гуманитарными предметами, помогает студентам, выполняющим свою научную работу, овладеть методологией научного творчества.

В рамках методологической части курса дается развернутое определение биофизики, характеризующее специфику и место этой науки среди других естественных наук, рассматриваются важнейшие понятия и модели, используемые в главных биологических и физических дисциплинах, и их отражение в системе подходов и методов, применяемых в биофизике. Методология биофизики не является разделом философии и, не имеет прямого отношения к последней, это часть биологии и физики, соотнесенная с общей методологией естествознания. При этом биофизика не просто сумма биологии и физики, она имеет свою хорошо развитую методологию.

Основная задача исторической части курса состоит в том, чтобы представить формирование биофизических понятий на основе исторического развития биологии, физики и химии не только во времени, но и в пространстве (кроме истории здесь подразумевается и ее "география"). Последовательная смена естественно-научных представлений о мире, создание картины мира – эти центральные стержневые темы – основываются на фактах, датах, именах, представленных в истории биологии. Одной из целей курса является тщательный подбор фактического материала, стремление к отражению лишь капитальных обстоятельств истории, включение только тех данных, которые необходимы для убедительного изложения основных идей. В то же время обстоятельно представлены биографии величайших биофизиков, биологов и физиков прошлых веков и настоящего времени, тех, кто определил магистральные направления развития науки. Для того чтобы их имена и заслуги, биографические сведения запомнились, студентам предоставляется возможность самостоятельно подготовить презентации о великих ученых, провести исторический анализ отдельных отраслей биофизики и биологии вплоть до современности для понимания неразрывной связи прошлого и настоящего науки и практической ценности предмета. Курс полезен и для подготовки дипломных и курсовых работ, а также магистерских диссертаций, поскольку студенты составляют обзор по истории изучения вопроса по теме их диссертации. Презентации и новые материалы, подготовленные студентами, будут способствовать постоянному расширению и совершенствованию курса.

Главное место в курсе (по значимости и по объему) занимает история биологии и биофизики. Изложение вопросов истории и методологии опирается на конкретные факты и обобщения, которые рассматриваются через призму современных представлений. Каждому образованному естествоиспытателю, инженеру, преподавателю, конечно же, необходимо знать основные

исторические факты, относящиеся к области его деятельности. Однако биофизика находится в этом отношении в особой позиции. Индуктивный, эмпирический характер этой науки неизбежно приводит к сосуществованию в ней весьма различных, а иногда и исключаящих друг друга теоретических представлений, причем появление новых, более строгих подходов далеко не всегда отменяет активное использование старых упрощенных моделей. Историческая картина рождения, расцвета и девальвации научных концепций в биологии, физике и химии очень помогает разобраться в сложном конгломерате воззрений, сосуществующих в современной науке.

Дисциплина «История и методология биологии и биофизики» относится к циклу М. – профессиональный цикл, профильная (вариативная) часть, по направлению 010700 «Физика» укрупненной группы 010000 «Физико-математические науки» и имеет своей целью расширить, углубить знания студентов по вопросам истории и методологии науки вообще и биологии и биофизики в частности, обучить их научному проектированию и научному методу.

Задачи изучения дисциплины заключаются в освоении научной методологии биологии и биофизики, рассмотрении с позиций методологии науки всех периодов развития биологии и биофизики:

- от протознания к естественной истории (от первобытного общества к эпохе Возрождения);
- от естественной истории к современной биологии (биология Нового времени до середины XIX в.) ;
- становление и развитие современной биологии (с середины XIX в. до начала XXI в.).

Изучение дисциплины направлено на подготовку выпускника в области основ естественно-научных знаний, получение высшего углубленного профессионального образования, позволяющего выпускнику успешно работать в избранной сфере деятельности, обладать следующими универсальными и предметно-специализированными компетенциями, способствующими его социальной мобильности и устойчивости на рынке труда:

а) универсальными:

- углубленными научными компетенциями (УНК): углубленные знания в области математики и естественных наук (УНК-1);
- системными компетенциями (СК): способность порождать новые идеи (креативность) (СК-1);

б) профессиональными:

- углубленными профессиональными компетенциями (в соответствии с видами деятельности) (УПК), а именно:

1) научно-исследовательская деятельность: свободное владение фундаментальными разделами физики, необходимыми для решения научно-исследовательских задач в соответствии со своей магистерской программой по биологии и биофизике (УПК-1);

2) способность использовать знания современных проблем биологии и физики, новейших достижений в своей научно-исследовательской деятельности (УПК-3);

– профессионально-профилированными компетенциями:

1) способность самостоятельно ставить конкретные задачи научных исследований в области биологии и физики в соответствии с профилем магистерской программы по биофизике и решать их с помощью современной аппаратуры, оборудования и информационных технологий с использованием новейшего отечественного и зарубежного опыта (ППК-1);

2) способность и готовность применять на практике навыки составления и оформления научно-технической документации, научных отчетов, обзоров, докладов и статей в соответствии с профилем магистерской программы по биофизике (ППК-2).

Для успешного освоения предлагаемого курса в полном объеме необходимо предварительное изучение курсов «Биология», «Биохимия», «Молекулярная биология и геновая инженерия», «Физиология человека и животных», «Физико-химические методы анализа биологических объектов», «Регуляция метаболизма», «Биофизика», «Биофизика наземных и водных экосистем», «Математическая биофизика», «Физико-химические механизмы ферментативного катализа», «Фотобиофизика», «Биофизика популяций», «Биофизика сложных систем», «Физические принципы биологической эволюции». Курс «История и методология биологии и биофизики» служит основой для освоения студентами таких дисциплин, как «Современные проблемы биофизики», «Избранные главы биофизики» и др., а также в подготовке дипломных работ и магистерских диссертаций по биологии и биофизике. Курс готовит магистрантов к поступлению в аспирантуру, так как одним из условий успешного завершения аспирантуры является сдача кандидатского экзамена по курсу «История и философия науки».

ГЛАВА 1. МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИИ И БИОФИЗИКИ

1.1. Предмет и основные задачи курса истории науки

История биологии отражает процесс последовательного накопления знаний об органическом мире и его развитии, о законах органической жизни и способах управления биологическими процессами в интересах человека. Отсюда вытекает тесная связь истории биологии как отрасли знания с самой биологией. Но в отличие от науки биологии, где главным является результат, история науки должна раскрыть не только результат, но и процесс получения новых знаний, т. е. исследовать пути и логику накопления знаний об органическом мире, процессы зарождения, развития и преобразования теорий и методов биологии, место и роль этих теорий, гипотез и методов в истории познания биологических явлений и закономерностей. Биологию как науку нельзя свести к простой сумме составляющих ее отраслей, также как и история биологии не может быть сведена к сумме историй развития этих отраслей. История биологии все дальше отходит от простого описания событий и фактов (хотя изучение конкретных фактов остается в ней, как и в любой другой науке, основой) и все больше становится формой критического анализа путей и методов познания жизни, своеобразной формой научной критики, значение которой в нашу эпоху бурного развития науки становится особенно велико. Этим история науки служит современности и этим объясняется все возрастающий интерес среди естествоиспытателей всего мира к истории биологии.

Наука, история науки и науковедение – сильно различающиеся между собой по предмету исследования науки.

Современные историко-научные и науковедческие исследования словно поставили своей целью раскрыть глубину замечательной метафоры Лазаря Карно: “Науки подобны величественной реке, по течению которой легко следовать после того, как оно приобретает известную правильность; но если хотят проследить реку до ее истока, то его нигде не находят, потому что его нигде нет, в известном смысле источник рассеян по всей поверхности земли”.

Рассмотрим предмет и задачи истории биологии.

1. Источником формирования новых научных теорий служит столкновение старых теорий с новым фактическим материалом, поэтому одной из основных задач курса является задача отобрать из всего колоссального многообразия фактов, имен и событий то, что характеризует магистральную линию развития науки и одновременно раскрывает характер и уровень конкретных биологических знаний и представлений определенной эпохи. На основе этого фактического материала складывались, развивались и преобразовывались ведущие концепции биологии.



На [рис. 1.1](#) представлена схема общего хода развития науки, на которой плоскости а, б, в, г и т. д. отражают последовательные ступени ее развития. После того, как в данной науке сложились определенные методы исследования и создана теория, обобщившая и систематизировавшая накопленные факты, эти методы или теория находят довольно широкое применение в различных областях науки и практики. По мере накопления новых данных на каком-то участке этой плоскости, большей частью в результате обнаружения фактов, не укладывающихся в рамки существующей теории, начинает возникать новое направление поиска и происходит скачок, переход к изучению явления с новой стороны, в новом аспекте. Как правило, такой скачок осуществляется, когда открывается новый метод исследования. Это, так сказать, ароморфозы в развитии науки, узловые моменты в ее истории, знаменующие революционные преобразования в ней и переход исследований в новую плоскость, на новый уровень. Затем изв55кадестное время продолжается изучение новых объектов с помощью прежних методов и теорий и расширение сферы их применения в практике, что отражено в схеме продолжением плоскостей а, б, в, г после возникновения точек скачка А, Б, В, Г. Изучение истории биологии показывает, что длительность периодов плавного развития до очередного скачка, чем ближе мы приближаемся к нашему времени, сокращается. Тот путь, который выражается в предложенной схеме плоскостями а, б, в, г, может быть назван экстенсивным, а выраженный линиями подъема А, Б, В, Г – интенсивным.

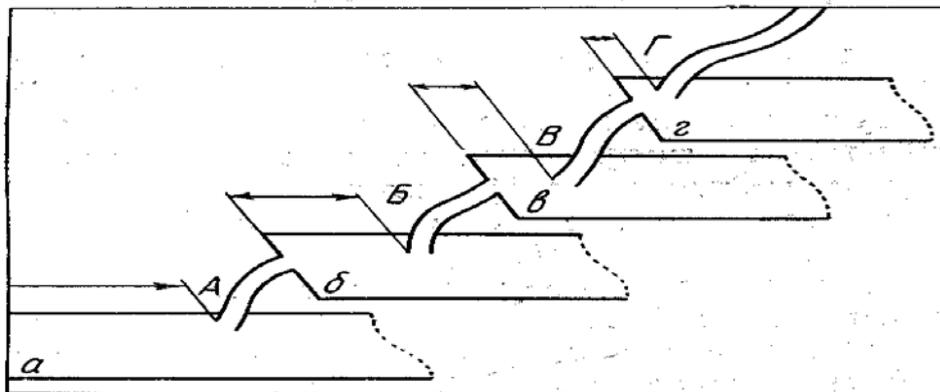


Рис. 1.1. Схема общего хода развития науки: а, б, в, г – экстенсивный путь развития науки; А, Б, В, Г – интенсивный путь развития науки

Общая схема развития науки реализуется в концепции каждой из моделей европейской науки: донаучной, греческой, схоластической (характерной для эпохи Средневековья), механистической (время создания классической физики), статистической (время создания основных классических наук), системной (концепция модели сводится к существованию единственно правильного решения) и, наконец, современная диатропическая модель, которая предполагает существование нескольких отличающихся взглядов на решение проблемы и множественность правильных решений.

Вторая задача курса – рассмотрение теории и истории познания, т. е. раскрытие логики и основных закономерностей получения новых знаний, понимание того, каким образом и какими средствами были достигнуты успехи биологической науки.

Курс предполагает также раскрытие исторической обусловленности основных этапов развития биологии и ее достижений.

Важнейшими факторами, определяющими развитие науки, являются:

а) потребности общественного производства и производственная деятельность людей, стимулирующая их к познанию;

б) влияние социальных условий, т. е. – политические и идеологические условия в обществе, культурно-исторические традиции, интеллектуальный климат и т. п. Знание социальных условий очень важно для понимания особенностей развития науки в той или иной стране в ту или иную эпоху, при этом следует учитывать, что упомянутые факторы являются производными от материальных условий жизни общества, развития общественного производства.

Один из разделов истории биологии имеет дело с ролью личности ученого, чертами его характера и неповторимого психологического склада, своеобразием исследовательских подходов, мотивацией творчества, соотношением личности ученого с результатами его творческой деятельности. На стыке истории науки и психологии зародилась специальная отрасль исследования – психология науки.

В судьбе ученого интересно все – как он выбирал цель исследования, что он превозмогал в себе, с кем сотрудничал, что читал, каковы его способы анализа и острота интуиции, какие вопросы он задавал себе, природе, людям, как он ошибался и как шел к открытию, каким стал миг его торжества. Известный в нашей стране и за рубежом академик Н. Семенов писал, что у настоящего ученого занятие наукой является непреодолимой потребностью, более того, подлинной страстью, которая всегда романтична.

Наиболее революционизирующими моментами в развитии науки являются возникновение новых методов исследования, с которыми всегда сопряжены новые концепции и взгляды, интенсификация исследований в новых научных направлениях, переход к новой, более высокой ступени познания.

Можно привести множество примеров из разных областей биологии. Например, изобретение микроскопа открыло новый мир живых существ. Следующей ступенью было открытие методов окраски препаратов и серийных срезов, затем прижизненная окраска и прижизненное наблюдение, наконец, принципиально новый метод – электронная микроскопия. Каждый из этих методов знаменовал собой последовательные ступени углубления знаний о микроорганизмах и микроскопических, а затем ультрамикроскопических структурах в организме. Параллельно расширялось применение прежних методов к изучению все новых объектов.

Подобный пример можно привести из эмбриологии животных. Разработка Х. И. Пандером и К. М. Бэрмом метода наблюдения за развитием куриного эмбриона привела к открытию зародышевых листков, установлению то-

го факта, что развитие идет путем дифференциации более простых закладок, а применение К. Бэрм сравнительного метода позволило ему сформулировать учение об основных типах развития. Все это подняло эмбриологию на новую ступень, создало предпосылки для возникновения сравнительной эмбриологии. Следующим шагом было появление сравнительной и эволюционной эмбриологии в результате применения А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым эволюционного принципа (исторического метода) в эмбриологии. Однако и после возникновения этого направления многие эмбриологи еще долгое время руководствовались методом К. Бэра, распространяя его на новые объекты. Следующую страницу в развитии эмбриологии открыло применение в ней экспериментального метода, а в самое последнее время – метода меченых атомов.

Глубокое воздействие эволюционной теории Ч. Дарвина на всю биологию определилось утверждением в ней исторического метода изучения биологических явлений.

Хорошо известны слова К. А. Тимирязева о том, что всеми своими достижениями физиология XIX в. обязана применением к изучению явлений жизни физических и химических методов исследования.

Примерно с середины 40-х годов прошлого века начали быстро накапливаться данные о биохимических основах жизни. Наука стала проникать в область химических и физических процессов, протекающих в организме на молекулярном уровне. Начался бурный рост новых отраслей науки, стоящих на грани биологии, физики и химии, таких как биохимия, биофизика, радиобиология. Возникла молекулярная биология, которая теперь и преобразовывает все отрасли биологической науки.

Таким образом, если создание нового научного метода, как правило, связано с возникновением новых теоретических представлений, то открытие принципиально нового научного метода, в свою очередь, всегда вызывает перестройку установившихся теоретических представлений, а новая теория становится исходным пунктом пересмотра накопленного наукой материала, в том числе ее методов, и в этом смысле играет роль инструмента углубления знания (см. [рис. 1.1](#)).

Следующей задачей курса «История и методология биологии» является изучение формирования научных представлений в определенной историко-культурной среде. Наука была во все времена важнейшей компонентой социальной и культурной жизни. В свою очередь историко-культурная среда существенно влияет на развитие науки, что подтверждают примеры открытий, относящихся к разным историческим примерам открытий. Влияние историко-культурной среды тесно связано с национальными особенностями развития науки в разных регионах и странах.

Известны примеры «прививки» западно-европейской традиции экспериментальных исследований развивающимся странам. Самая главная проблема при этом связана с незнанием успеха такой «пересадки». Различаются и возможности науки в различных регионах мира. Для культуры и общества, связавших свой путь развития с научно-техническим прогрессом, наука –

важнейшая компонента социальной и культурной жизни. Для многих стран Азии и Африки, Латинской Америки вопрос о необходимости перенесения научной традиции в контекст национальной культуры, "прививка" западно-европейской традиции экспериментального исследования природы, критического рационального мышления, к имеющимся культурным традициям – это вопрос сложный, болезненный и ответственный. Но даже если государственные и общественные деятели данных регионов признают это перенесение и заимствование необходимым, встает вопрос о принципиальной возможности такой пересадки, такой культурной прививки.

Рассмотрение происхождения научных идей в истории науки было принято дополнять историей социальных институтов науки – историей деятельности научных школ, обществ и учреждений, т. е. восстановлением определенного "организационного" контекста, в рамках которого порождались эти идеи.

Мало-помалу все более актуальным становилось исследование формирования национальных научных сообществ, а также культурной среды, в которой функционируют научные сообщества и порождаются определенные научные представления. Можно даже сказать, что некоторые направления современной истории науки и науковедения занимались и занимаются изучением окружающей науку "среды", а следовательно – "экологией науки".

Мы используем словосочетание "экология науки" в несколько метаморфическом смысле, однако ныне широко распространенный термин "экология" позволяет достаточно точно и емко определить тот круг представлений, в рамках которых легко указать на новые исследовательские программы для истории науки и науковедения в целом.

Термин "экология культуры" ввел Д. С. Лихачев. Он считал, что экологию нельзя ограничивать только задачами сохранения природной биологической среды. Для жизни человека не менее важна среда, созданная культурой его предков и им самим. Сохранение культурной среды – задача не менее существенная, чем сохранение окружающей природы... Убить человека биологически может несоблюдение законов биологической эволюции, убить человека нравственно может несоблюдение законов экологии культурной.

Важно подчеркнуть, что появление науки как особого института – показатель социального и культурного развития всего общества. Экология науки – это изучение культурной среды, в которой формируется и живет ученый, изучение явных и неявных правил (предпочтений) выбора будущих профессий, традиций пользования книгами и другими источниками информации; это реконструкция явных или неявных представлений о смысле жизни, об отношениях с людьми – вне круга профессиональных обязанностей и с коллегами, определенное понимание общения, видение долга и ответственности человека перед людьми и обществом.

М. К. Петров писал о том, что специфика текущего момента состоит в следующем: до недавнего времени вопрос о возникновении науки волновал только малочисленную группу специалистов по истории и социологии науки. Теперь же это вопрос иного ранга. Многие страны, не имевшие ранее науки в

наличном наборе социальных институтов, стараются сегодня привить ее на своей почве, видят в этом одно из условий перехода из “развивающегося” в “развитое” состояние. В процессе таких попыток накапливаются огромные массивы информации о строительстве науки и трудностях такого строительства, о том, что именно строится, как оно сочленяется в целое.

Что может принести прививка, например, американской науки в какой-либо из стран Африки? Прививка науки осуществляется в процессе образования в рамках классических университетов, когда преподаватель – активно работающий ученый и в общении со студентом невольно делает такую «прививку».

При обсуждении – является ли образование в университетах «прививкой науки студентам» возникают другие методологические вопросы. На каком курсе имеет смысл студенту начинать заниматься научными исследованиями? Одни считают, что для успешного включения в науку студенту необходимо получить сначала базовые знания на начальных двух курсах, и только на третьем курсе приступить к выполнению первых научных исследований. С другой точки зрения, ранняя ориентация на научные исследования повышает мотивацию у студентов младших курсов для получения базовых знаний. Важен вопрос профессиональной ориентации. Понятно, что не всякий человек расположен к занятиям наукой. На эти и подобные вопросы помогает ответить изучение истории и методологии науки.

1.2. Наука, научная методология. Методология и проблемы в биологии и биофизике

Детальное обсуждение научного метода вообще и методологии биофизики и биологии в частности уместно проводить в рамках специального курса по методологии науки и/или на философском факультете. Для студентов, готовящихся к научной деятельности, гораздо важнее приобрести навыки и знания практического плана, способные помочь им в будущей работе в рамках выбранной ими научной дисциплины.

Успех научного поиска во многом определяется правильностью выбранного пути, точностью самого метода исследования. Известный русский физиолог И. П. Павлов отмечал, что «метод держит в руках судьбу исследования», «от метода, от способа действия зависит вся серьезность исследования».

Конечно, научный подход вообще и методологические установки данной конкретной научной дисциплины в той или иной степени осваиваются ученым (часто неосознанно) в процессе накопления опыта научной работы, особенно если его работа происходит в коллективе, придерживающемся высоких методических и методологических стандартов научного исследования. Однако предварительное и явное ознакомление с методологией научного исследования может ускорить ее освоение.

Обсуждение и сопоставление методологических подходов биологии и биофизики невозможно без рассмотрения научного метода вообще и его реализации в процессе развития той или иной научной дисциплины. Особый интерес представляет вопрос о том, как научный метод воплощается в индивидуальной исследовательской деятельности, что с точки зрения данного курса представляет наибольший интерес.

1.3. О научном методе в общем

Сразу следует отметить, что дать короткое определение научного метода можно, но это определение будет включать термины, требующие развернутого объяснения. Ситуация напоминает попытку кратко растолковать новичку одно из правил формальной генетики: "Рецессивная аллель только тогда проявляется в фенотипе, когда генотип гомозиготен".

Понимание того, что е. наука, а что к ней не относится, важно не только тем студентам, которые намерены заниматься научной работой, но представляет важный компонент мировоззрения культурного человека XXI в. На фоне расцветающего мракобесия в СМИ и резкого уменьшения доли познавательных программ умение отличать научное знание от маскирующихся под него иллюзий, фантазий и простой лжи, а также знание границ применимости научного метода позволяет критично подходить к валу наукообразной информации, которая далеко не всегда бывает безобидной.

Начнем, тем не менее, с краткого описания научного метода, апеллируя к уже имеющимся у студентов представлениям о входящих в него терминах, которые в дальнейшем будут обсуждены более подробно.

Можно сказать, что научный метод представляет собой непрерывный процесс проверки, изменения и развития идей и теорий в соответствии с имеющимися фактическими данными. Этот процесс проходит через ряд этапов ([рис. 1.2](#)).

Важным этапом развития научного знания является выдвижение некоторой удобной гипотезы, которая если и не полностью, то в значительной мере объясняет эмпирические факты и, что особенно важно, может быть в дальнейшем опровергнута новыми данными. Принципиальное значение имеет возможность проверить справедливость гипотезы. Такая гипотеза, которую невозможно опровергнуть (хотя бы в принципе), по существу бессмысленна.

Гипотеза, исходно уже представляющая собой по существу теоретическое знание, выдержавшая ряд экспериментальных проверок, становится теорией, которая постоянно подвергается все новым и новым экспериментальным проверкам.

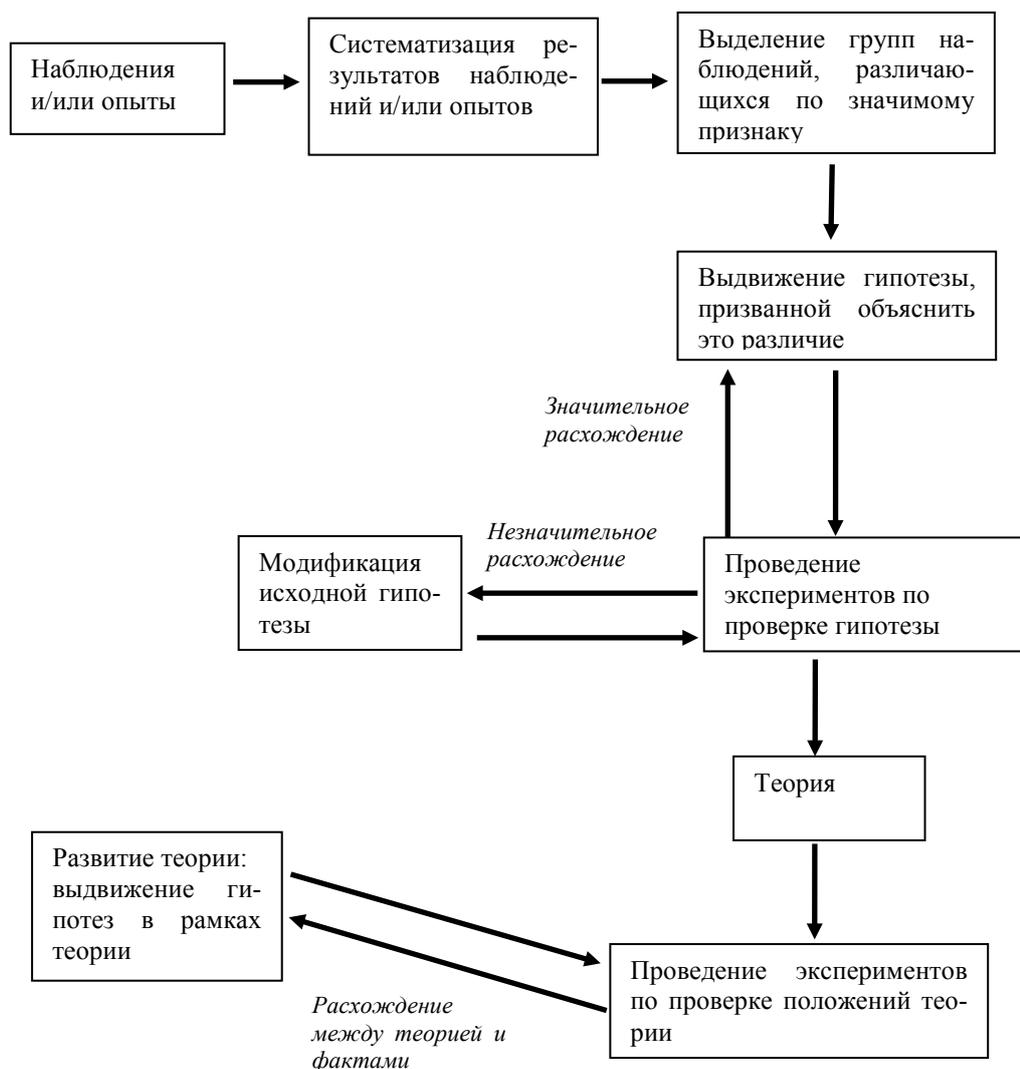


Рис. 1.2. Упрощенная схема этапов развития научного знания

Теория не только дает удобный и доступный способ описания широкого круга взаимосвязанных явлений, но и подсказывает новые гипотезы, которые могут быть проверены и дают новые знания. С практической точки зрения весь этот процесс позволяет непрерывно расширять наши знания и проверять их.

Такова в общих чертах сущность научного метода. Его философия в основном прагматическая и эмпирическая. Гипотезы и теории ценны лишь до тех пор, пока они действуют. Наши знания не являются абсолютной истиной – они справедливы лишь до тех пор, пока они не противоречат известным фактам. Обычно развитие науки происходит на основе пересмотра и изменения существующих идей. При этом иногда отвергается вся теория как непригодная. Однако даже и в этом случае создаваемая ею интеллектуальная основа может сыграть полезную роль в том смысле, что способствует выполнению точных исследований и стимулирует проведение новых экспериментов.

В то время как изолированную гипотезу можно полностью отвергнуть, если она противоречит экспериментальным данным, гипотеза, выведенная из вполне установившейся теории, имеет прочную основу, даже если она не да-

ет удовлетворительного объяснения новых наблюдений. В этом случае необходимо произвести некоторые небольшие изменения, которые позволили бы согласовать новые данные с существующей теорией. При этом основная масса знаний остается нетронутой, хотя при необходимости она подвергается пересмотру, изменению или развитию. Теория не только дает удобный и доступный способ описания широкого круга взаимосвязанных явлений, но и подсказывает новые гипотезы, которые могут быть проверены и дают новые знания. С практической точки зрения весь этот процесс позволяет непрерывно расширять наши знания и проверять их.

Кажется, что в этой схеме развития научного знания все ясно и вопросов не возникает. Однако при более внимательном рассмотрении или если задаться целью практически включиться в этот процесс, то не уйти от вопросов типа:

- 1) Чем различаются опыты, наблюдения с одной стороны и эксперименты – с другой?
- 2) Что такое факты и чем они отличаются от данных?
- 3) Как и на основе чего выдвигаются гипотезы?
- 4) В чем специфика теоретического знания?
- 5) При каких условиях гипотеза отвергается?
- 6) Что такое научная проблема и чем она отличается от научной задачи?

И ряд других более тонких вопросов.

Уже по приведенной выше схеме видно, что научное познание представляет собой циклический (итерационный) процесс. Подобной циклическостью обладает и структура понятий, этот процесс описывающих. Если начать отвечать на поставленные вопросы, то мы с неизбежностью сталкиваемся с циклическими ссылками, и объяснить методологические термины отдельно, вне системы, не представляется возможным.

Поэтому при чтении следующего текста читателю придется либо воспользоваться хорошей памятью, либо иногда возвращаться к началу текста.

1.4. О научной методологии чуть более строго

Методологию науки можно охарактеризовать как *учение о методе научно-познавательной деятельности*. *Научный метод* – это система регулятивных принципов и приемов, с помощью которых достигается объективное познание действительности.

Эмпирический и теоретический уровни научного знания и их структура

Эмпирическое исследование в основе своей ориентировано на изучение явлений и зависимостей между ними. Эмпирическая зависимость представ-

ляет собой *вероятностно-истинное знание*, выведенное в результате индуктивного обобщения опыта.

На уровне *теоретического исследования* происходит выделение *сущностных* связей в чистом виде. Теоретический закон – это *достоверное знание*, требующее использования особых исследовательских процедур.

На *эмпирическом уровне* выделяют два подуровня:

1) *данные наблюдения*. В процессе наблюдения за объектом мы непосредственно получаем первичную информацию, которая выступает в особой форме – в форме непосредственных чувственных данных субъекта наблюдения, которые затем фиксируются в форме протоколов наблюдения. Данные наблюдения еще не являются достоверным знанием, и на них не может опираться теория, ибо базисом теории служат не данные наблюдения, а *эмпирические факты*;

2) *эмпирические факты*. В отличие от данных наблюдения, *факты* – это всегда достоверная, объективная информация, в которой сняты в процессе описания явлений и связей между ними, субъективные наслоения.

Переход от данных наблюдения к эмпирическому факту представляет собой довольно сложную процедуру, включающую следующие познавательные операции:

а) рациональную обработку данных наблюдения и поиск в них устойчивого, повторяющегося содержания; сравнение между собой множества наблюдений; выделение в них повторяющегося и устранение случайных погрешностей;

б) для установления факта необходимо истолкование выявляемого в наблюдениях инвариантного содержания, которое предполагает *широкое использование ранее полученных теоретических положений*.

Таким образом, *факт* (от лат. – *factum* – сделанное, свершившееся) – это особого рода положения, фиксирующие *эмпирическое* знание. Факт науки включает в себя инвариант эмпирических данных наблюдения или эксперимента и их истолкование, выражение на определённом языке. Сама возможность получения эмпирических данных основывается на системе *априорных* принципов. На основе таких принципов производится выделение существенных и несущественных черт объекта познания, выбор методов получения данных, процедура калибровки приборов – т. е. формирование предпосылок учёного, формулировка вопроса, с которым исследователь подходит к изучению своего предмета. Факт предстаёт как продукт деятельности научного сообщества, воссозданный на основе присущего данному сообществу стиля мышления, который формирует идеал научного факта соответствующего периода развития науки.

Факты зависят от *теории*, которая формирует их концептуальную основу, язык, средства и методы *экспериментального* исследования. По словам И. П. Павлова, если нет в голове идеи, то нет и фактов.

Теория – наиболее сложная и развитая форма научного знания. В широком смысле слова теория означает систему взглядов, представлений, идей, направленных на истолкование и объяснение каких-либо явлений. В более

узком и специальном смысле слова *теория* – это высшая, самая развитая форма организации научного знания, дающая целостное, системное представление о закономерностях и существенных связях изучаемых объектов. По отношению к фактам теория выполняет такие функции, как *объяснительную*, подчиняя факты некоторым теоретическим обобщениям; *систематизирующую*, организуя в более широкий теоретический контекст знаний; *предсказательную*, обосновывая научные прогнозы и возможные, будущие состояния соответствующей области исследования.

В организации теоретического уровня знаний можно выделить два подуровня.

1) *Частные теоретические модели и законы*. Они выступают как теории, относящиеся к достаточно ограниченной области явлений. Примерами таких частных теоретических законов могут служить закон колебания маятника в физике или закон движения тел по наклонной плоскости, которые были найдены *до того*, как была построена ньютоновская механика. Теоретическая модель включает идеализированные объекты и связи между ними.

2) *Развитая теория*, в которой все частные теоретические модели и законы обобщаются таким образом, что они выступают как следствия фундаментальных принципов и законов теории. Здесь строится некоторая обобщающая теоретическая модель, которая охватывает все частные случаи, и применительно к ней формулируется некоторый набор законов, которые выступают как обобщающие по отношению ко всем частным теоретическим законам.

Непосредственно закон характеризует отношения идеальных объектов теоретической модели, а опосредованно он применяется к описанию эмпирической реальности.

В процессе своего становления научное знание проходит разные этапы, которым соответствуют определенные формы развития знания: *проблема (задача), гипотеза, факт, теория*.

Импульсом к развитию научного знания служат объективно возникающие в ходе его развития *проблемы* (от греч. – преграда, трудность, задача). Главный источник появления проблем и задач в науке – *противоречия между теорией и фактами*.

Различие между *научной проблемой* и *научной задачей* заключается в следующем: под *научной задачей* следует понимать решаемый наукой вопрос, характеризующийся достаточностью средств для своего разрешения; если же средств для решения недостаточно, то такой научный вопрос называется *научной проблемой*.

Гипотеза (от греч. – основа, предположение) – это научное допущение или предположение, истинное значение которого не определено. Научная гипотеза выдвигается в процессе развития научного знания для решения конкретной *проблемы* с целью объяснения новых экспериментальных данных либо устранения противоречий *теории* с результатами *экспериментов*. Как научные положения, гипотезы должны удовлетворять условию принципиальной проверяемости, означающему, что они обладают свойствами фальси-

фицируемости (опровержения) и верифицируемости (подтверждения). Вопрос о фальсифицируемости и верифицируемости знания как необходимом условии его научности имеет долгую и весьма поучительную историю, на которой мы очень кратко остановимся.

1.5. Что такое научное знание и как оно развивается

Представление о том, что такое наука и в чем специфика научного знания менялось со временем. Большую роль в этом вопросе играло понятие фальсифицируемости или опровержимости теории. Первым шагом было признание того, что научная теория должна содержать положения, которые допускают эмпирическую проверку. По словам К. Поппера, исследователь должен "быть смелым, выдвигая гипотезы, и беспощадным, опровергая их" и "честь интеллекта защищается не в окопах доказательств, или "верификаций", окружающих чью-либо позицию, но точным определением условий, при которых эта позиция признается непригодной для обороны". В качестве примера неопровержимой теории можно привести теорию пассионарности Л. Гумилева.

Изначально большое значение придавалось и верифицируемости, т. е. эмпирической проверяемости научного знания. В то же время следует признать, что критерий достоверности научного знания вряд ли достижим. Давно было понято, что конечной конъюнкции фактуальных высказываний недостаточно для "индуктивного" *доказательного обоснования* универсальной теории. Т. е. никакое научное высказывание не может быть вполне обосновано фактами и индуктивной логикой. Отсюда следует, что все теории в равной степени не могут иметь доказательного обоснования.

Представляется обоснованным, что единичного высказывания, выражающего твердо установленный факт, достаточно для *опровержения* универсальной теории. Отсюда следует, что поскольку нам не дано все потенциально бесконечное множество фактов, соответствующих данной теории, то всегда в будущем может найтись факт, ее опровергающий. Поэтому с точки зрения потенциально бесконечного множества фактов все теории в равной степени гипотетичны.

Наука не может *доказательно обосновать* ни одной теории, но наука может *опровергать*. Это означает, что допускается существование фундаментального эмпирического базиса – множества фактуальных высказываний, каждое из которых может служить опровержением какой-либо теории.

Тогда *научными* считаются не только те высказывания, которые доказательно обоснованы фактами, но и те, которые всего лишь опровержимы, другими словами, "*научные*" высказывания должны иметь *непустое множество потенциальных фальсификаторов*. Научная честность требует постоянно стремиться к такому эксперименту, чтобы в случае противоречия между его результатом и проверяемой теорией последняя была отброшена.

Другими словами, *теория является "научной" (или "приемлемой"), если она имеет "эмпирический базис"*.

Приведенная концепция имеет характерные черты, вступающие в диссонанс с действительной историей науки:

- 1) проверка – это обоюдная схватка между теорией и экспериментом;
- 2) единственно важным для ученого результатом такого противоборства является фальсификация: "настоящие открытия – это опровержения научных гипотез".

Однако история науки показывает нечто иное:

- 1) проверка – это столкновение, по крайней мере, трех сторон: соперничающих теорий и эксперимента;
- 2) некоторые из наиболее интересных экспериментов дают скорее подтверждение, чем опровержение.

Ни эксперимент, ни сообщение об эксперименте, ни предложение наблюдения, ни хорошо подкрепленная фальсифицирующая гипотеза низшего уровня не могут сами по себе вести к фальсификации. Не может быть никакой фальсификации прежде, чем появится лучшая теория.

По мнению методолога науки И. Лакатоса, в теории важнее всего, что она позволяет предсказывать новые факты. По словам Лейбница, лучшей похвалой гипотезе (когда ее истинность уже доказана) является то, что с ее помощью могут быть сделаны предсказания о неизвестном ранее явлении или еще небывалом эксперименте.

Формальная теория удерживается до тех пор, пока проблематичные примеры смогут быть объяснены путем изменения вспомогательных гипотез, присоединенных к этой теории. При этом изменении увеличивается эмпирическое содержание.

Экспериментами не так просто опрокинуть теорию, никакая теория не запрещает ничего заранее. Дело обстоит не так, что мы предлагаем теорию, а Природа может крикнуть "НЕТ"; скорее, мы предлагаем целую связку теорий, а Природа может крикнуть: "ОНИ НЕ СОВМЕСТИМЫ".

И. Лакатос вместо понятия *теории* вводит в логику открытия в качестве основного понятие *ряда теорий*. Именно ряд, или последовательность, теорий, а не одна изолированная теория, оценивается с точки зрения научности или ненаучности. Но элементы этого ряда связаны замечательной непрерывностью, позволяющей называть этот ряд *исследовательской программой*.

В настоящее время наибольшее распространение получили две концепции развития науки – концепция Т. Куна о научных революциях и сменах парадигм и концепция И. Лакатоса – методология научно-исследовательских программ. Прежде чем подробно рассмотреть концепцию Лакатоса, кратко опишем концепцию Т. Куна, чтобы было понятно, почему предпочтение было отдано первой.

Важное в концепции Т. Куна понятие парадигмы означает признанные всеми научные достижения, которые в течение определенного времени дают модель постановки проблем и их решений научному сообществу.

С точки зрения Т. Куна, изменение научного знания – от одной "парадигмы" к другой – процесс, у которого нет и не может быть рациональных правил. Это связано с тем, что разные парадигмы несоизмеримы, поскольку для их сравнения нет рациональных критериев. Каждая парадигма имеет свои собственные критерии. Нет никаких сверхпарадигматических критериев. Изменение в науке – лишь следствие того, что ученые примыкают к движению, имеющему шансы на успех. Следовательно, с позиции Куна, научная революция иррациональна и ее нужно рассматривать специалистам по психологии толпы. *С точки зрения Куна, не может быть никакой логики открытия – существует только психология открытия.* Изменение научного знания подобно перемене религиозной веры. Если следовать этой концепции, то стратегическое планирование научной работы, как коллективной, так и государственной невозможно, и тогда принятие концепции Т. Куна в практическом плане не отличается от ее игнорирования.

Поэтому имеет смысл обратиться к концепции, которая допускает существование закономерностей в развитии научных дисциплин – методологии научно-исследовательских программ И. Лакатоса. В основу своей концепции Лакатос взял положение о том, что развитие научного знания – это процесс, важнейшие характеристики которого не могут быть втиснуты в схемы индуктивизма. Историческое движение науки может быть объяснено как соперничество научных теорий, победа в котором обеспечивается не накоплением подтверждений, выдвинутых гипотез, а прежде всего эвристическим потенциалом теории, ее способностью обеспечивать получение нового эмпирического знания, ее научной продуктивностью.

Согласно Лакатосу в науке образуются не просто цепочки сменяющих одна другую теорий, о которых пишет Поппер, но научные исследовательские программы, т. е. совокупности теоретических построений определенной структуры.

Начало программы может быть положено самыми абстрактными утверждениями. Программа складывается из методологических правил: часть из них – это правила, указывающие, каких путей исследования нужно избегать (отрицательная эвристика); другая часть – правила, указывающие, какие пути следует избирать и как по ним идти.

Отрицательная эвристика: "твердое ядро" программы.

По словам Лакатоса, у всех исследовательских программ есть "твердое ядро". Отрицательная эвристика запрещает использовать *modus tollens*¹, когда речь идет об утверждениях, включенных в "твердое ядро". Вместо этого мы должны напрягать нашу изобретательность, чтобы прояснить, развивать уже имеющиеся или выдвигать новые "вспомогательные гипотезы", которые

¹ **Modus ponens** и **modus tollens** (Лат. «модус утверждающий» и «модус отрицающий»). В логике два типа умозаключения, которые могут быть получены при использовании гипотетических высказываний, т. е. из высказываний вида «Если p , то q » (символически $p \supset q$). *Modus ponens* относится к умозаключениям вида $p \supset q$; p , следовательно q . *Modus tollens* относится к умозаключениям вида $p \supset q$; $\neg q$, следовательно, $\neg p$. Пример *modus tollens*: «Если угол вписывается в полукруг, то это прямой угол; данный угол не является прямым; следовательно, он не вписывается в полукруг».

образуют *защитный пояс* вокруг этого ядра; *modus tollens* своим острием направлен именно на эти гипотезы. Защитный пояс должен выдержать главный удар со стороны проверок; защищая таким образом окостеневшее ядро, он должен приспособливаться, переделываться или даже полностью заменяться, если этого требуют интересы обороны. Если все это дает прогрессивный, сдвиг проблем, исследовательская программа может считаться успешной.

Пример успешной программы – теория тяготения Ньютона. Отрицательная эвристика запрещала применять *modus tollens* к трем ньютоновским законам динамики и к его закону тяготения.

Положительная эвристика: конструкция "защитного пояса" и относительная автономия теоретической науки.

Положительная эвристика выручает ученого от замешательства перед океаном аномалий. Положительной эвристикой определяется программа, в которую входит система более сложных *моделей* реальности: внимание ученого сосредоточено на конструировании моделей, соответствующих тем инструкциям, какие изложены в позитивной части его программы. На *известные* "контрпримеры" и наличные данные он просто не обращает внимания.

Положительная эвристика программы о "моделях", с помощью которых происходит ее развитие. "Модель" – это множество граничных условий (возможно, вместе с некоторыми "наблюдательными" теориями), о которых известно, что они должны быть заменены в ходе дальнейшего развития программы. "Опровержения" какой-либо конкретной модели полностью предвидимы, и положительная эвристика является стратегией этого предвидения и дальнейшего "переваривания". "Положительная эвристика" исследовательской программы может быть сформулирована как "метафизический принцип". Например у Ньютона: "Планеты – это вращающиеся волчки приблизительно сферической формы, притягивающиеся друг к другу".

Методология научных исследовательских программ объясняет *относительную автономность теоретической науки*, что является историческим фактом. То, какие проблемы подлежат рациональному выбору ученых, работающих в рамках мощных исследовательских программ, зависит в большей степени от положительной эвристики программы, чем от психологически неприятных, но технически неизбежных аномалий. Аномалии регистрируются, но затем о них стараются забыть, в надежде, что придет время и они обратятся в подкрепление программы. Повышенная чувствительность к аномалиям свойственна только тем ученым, которые занимаются упражнениями в духе теории проб и ошибок или работают в регрессивной фазе исследовательской программы, когда положительная эвристика исчерпала свои ресурсы.

По И. Лакатосу, *зрелая наука состоит из исследовательских программ, которыми предсказываются не только ранее неизвестные факты, но, что особенно важно, предвосхищаются также новые вспомогательные теории; зрелая наука, в отличие от скучной последовательности проб и ошибок, обладает «эвристической силой».*

Положительная эвристика мощной программы с самого начала задает общую схему предохранительного пояса: эта эвристическая сила *порождает автономию теоретической науки*.

Подход Лакатоса позволяет увидеть слабость *двух* – по-видимому весьма различных – видов теоретической работы.

Во-первых, слабость программ, которые подобно марксизму или фрейдизму, конечно, являются "едиными", предлагают грандиозный план, по которому определенного типа вспомогательные теории изобретаются для того, чтобы поглощать аномалии, но которые в действительности всегда изобретают свои вспомогательные теории вослед одним фактам, не предвидя в то же время других.

Во-вторых, она бьет по приглаженным, не требующим воображения скучным сериям "эмпирических" подгонок, которые так часто встречаются, например, в современной социальной психологии. Подобного рода подгонки способны с помощью так называемой "статистической техники" сделать возможными некоторые "новые" предсказания и даже «наволхвовать» несколько неожиданных крупниц истины. Но в таком теоретизировании нет никакой объединяющей идеи, никакой эвристической силы, никакой непрерывности. Из них нельзя составить исследовательскую программу, и в целом они бесполезны.

В отличие от Куна, для описания того, как соизмерить или сравнить две конкурирующие программы, Лакатос вводит представление о сдвиге проблем.

Исследовательская программа считается прогрессирующей, когда ее теоретический рост предвосхищает ее эмпирический рост, т. е. когда она с некоторым успехом может предсказывать новые факты ("прогрессивный сдвиг проблемы"). Программа регрессирует, если ее теоретический рост отстает от ее эмпирического роста, т. е. когда она дает только запоздалые объяснения либо случайных открытий, либо фактов, предвосхищаемых и открываемых конкурирующей программой ("регрессивный сдвиг проблемы").

Если исследовательская программа прогрессивно объясняет больше, нежели конкурирующая, то она "вытесняет" ее, и эта конкурирующая программа может быть устранена (или, если угодно, "отложена").

Существенный вклад в развитие научной методологии внесли и отечественные исследователи. Так, одну из линий развития представляют методологические концепции развития физики М. В. Мостепаненко, В. С. Степина и В. П. Бранского. Согласно "итоговой" концепции Бранского физическое исследование проходит в своем развитии стадии эмпирического, нефундаментального теоретического, умозрительного и фундаментального теоретического исследования. Высшей формой эмпирического знания является феноменологическая конструкция (некоторая формализованная дедуктивная система). Она строится на основе фундаментального эмпирического закона, полученного методом "проб и ошибок".

На стадии эмпирического исследования получают эмпирические факты, эмпирические законы и т. д., причем последние основаны на статистиче-

ском резюме наблюдений. Наблюдаемость явления предполагает соответствующее орудие наблюдения – измерительный прибор. Таким образом, реальный эксперимент в физике принимает форму измерительного эксперимента, а “продуктом” измерений является количественный чувственный образ. При помощи измерительного эксперимента происходит знаковая фиксация последнего в его приборной части, тем самым объективируя ощущения и восприятия, поскольку они субъективны, ибо не могут включаться в систему физического знания. Следовательно, процедура измерения выделяет из ощущения и восприятия (от эмпирической наглядности) их объективную сторону. Они впоследствии подвергаются эмпирическому анализу, результатом которого является общее эмпирическое представление.

Переход от эмпирического представления к эмпирическому понятию осуществляется выделением совокупности наглядных признаков в первом, потом синтезируют их, т. е. путем описания наблюдательных процедур, с помощью которых фиксируются эти признаки (“операциональные определения”). В терминах эмпирических понятий формулируются всевозможные (элементарные, интегральные и фундаментальные) законы эмпирического уровня физического исследования.

Также уровень непосредственного “конкретного” образует и подтверждающий пункт формирования теории. Таким образом, эмпирическое исследование подразделяется на два фрагмента: исходный (или объясняемый) и подтверждающий (или предсказываемый). Следует иметь в виду, что оба указанных фрагмента относятся к разным предметным областям действительности и представляют собой единство. Поэтому непосредственный переход между ними невозможен.

На стадии нефундаментального теоретического исследования научный работник пытается объяснить известный фундаментальный эмпирический закон и предсказать новый при помощи старого эмпирического знания. Таким образом, главной проблемой нефундаментального теоретического исследования, по словам В. П. Бранского, является поиск *нового нефундаментального теоретического закона*. Эта проблема решается посредством дедуктивного вывода (“теоретическое доказательство”). Из множества доказательств надо выбрать правильное (“строгое”) доказательство, удовлетворяющее известным селективным критериям – логическим и математическим аксиомам и теоремам. При этом возможны три варианта в форме: а) фрагментной теории (как фрагмент старой теории); б) комплексной теории (построенной из фрагментов двух теорий, относящихся к разным предметным областям); в) гибридной, или метафорической, теории, в рамках которой можно объяснить лишь часть известного эмпирического знания и правильно предсказать часть нового эмпирического знания (некоторые предсказанные эмпирические законы подтверждаются, а некоторые нет). При этом в метафорической теории возникают парадоксы, разрешить которые можно “лишь путем построения новых неэмпирических понятий”.

Проблема построения новых неэмпирических понятий – “конструктов” разрешается посредством умозрительного исследования. Отмечается, что

здесь основную роль играет творческое воображение исследователя (создание необычных комбинаций из старого знания), в процессе которого возникают новые представления и понятия.

В целом все исследовательские процедуры, используемые на стадии умозрительного исследования, при построении новых конструкций и принципов можно назвать “концептуальной интуицией”.

Фундаментальное теоретическое исследование начинается с процедуры выбора из множества возможных умозрительных принципов, ограниченного числа таких принципов, в частном случае – одного в качестве умозрительной концепции, объясняющей известный закон и предсказывающей новый, причем предсказание согласуется с экспериментом. Она разрешает не только парадоксы метафорической теории, но и эмпирический парадокс, связанный с тем, что исследование, достигнув ступени феноменологической конструкции, не может продолжаться посредством эмпирических методов.

Ключевой вопрос заключается в том, что является источником “внеэмпирического” содержания нового теоретического знания. По Мостепаненко, источником такого знания служит Физическая Картина Мира (ФКМ).

Физику образуют, по В. Гейзенбергу, несколько “замкнутых систем понятий”, т. е. независимых друг от друга физических теорий, которые объединяют общие положения. В процессе приведения этих положений в соответствие друг с другом, по словам М. В. Мостепаненко, возникает единая система исходных понятий и принципов физики, которая, во-первых, служит средством связи между различными теориями и, во-вторых, общей характеристикой состояния на данном этапе ее развития.

Связь таких положений в систему, реализованных с помощью (и на основе) философских идей, надо полагать, образует ФКМ. Она несводима к теоретическим предпосылкам уже имеющихся теорий.

Эта система “развивается как единое целое по присущим ей законам и служит источником теоретических предпосылок еще не созданных физических теорий”.

Вот обобщенное определение ФКМ, данное М. В. Мостепаненко, физическую картину мира следует понимать как идеальную модель природы, включающую в себя наиболее общие понятия, принципы и гипотезы физики и характеризующую определенный исторический этап ее развития.

Различные ФКМ, существовавшие в истории физики, как и парадигмы Т. Куна, возникали и разрушались. Перестройка ФКМ, как и парадигмы Куна, связана с накоплением “аномальных” опытных данных, необъяснимых теориями, которые возникают в рамках данной ФКМ. Поэтому возникает необходимость выдвижения качественно новых понятий, гипотез, принципов, выходящих за пределы существующей ФКМ. Поскольку всякая физическая теория исходит из некоторых общих понятий, гипотез, принципов, входящих в физическую картину мира, пишет М. В. Мостепаненко, постольку построению каждой теории должно предшествовать создание физической картины мира или по крайней мере некоторых ее элементов.

Методологические представления об устройстве научного знания и о зрелой научной дисциплине формировались на основе материала физики как образца развитой науки. Но поскольку нас интересует возможность применения методологии не только к физике, но и изучению биологических объектов, то определенный интерес представляет общий подход, который развивался в нашей стране Г. П. Щедровицким. Много внимания в его работах было уделено вопросам практического и сознательного применения методологии в научном поиске.

1.6. Методология об этапах развития научного знания

В качестве первого этапа развития научного знания выделяется этап обобщения, индуктивного вывода. На этом этапе посредством измерительных процедур исследователи получают "данные", которые составляют особую группу знаний, и затем перерабатываются в обобщенные знания (рис. 1.3). Можно считать, что это – первая технологическая линия порождения и использования знаний которую можно назвать *преднаучной*. Это согласуется с современным пониманием, что развитие научного знания – это процесс, важнейшие характеристики которого не могут быть втиснуты в схемы индуктивизма.

Г. П. Щедровицкий подчеркивает, что все проблемы индукции принадлежат принципиально донаучному этапу развития мышления. Эти структуры мышления имеют дело с миром явлений, и они не могут дать ответ на вопрос, как из мира, в котором все со всем связано, выделить такие относительно устойчивые и инвариантные образования, какими являются объекты.

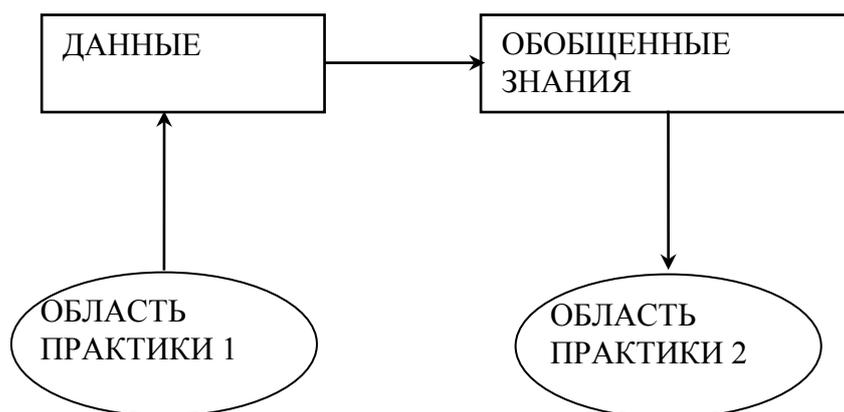


Рис. 1.3. Этап индуктивного обобщения эмпирических данных

Так, например, простое обобщение данных о движении тел не позволяет вывести ньютоновские законы движения. Законы движения Аристотеля – тела сохраняют свою скорость, пока и поскольку на них действуют силы, что тела падают тем скорее, чем они тяжелее. Законы движения Галилея и Нью-

тона: тела сохраняют скорость пока и поскольку на них не действуют силы; тела падают на землю одинаково скоро, независимо от их веса. Законы Аристотеля чувственные, а Галилея – Ньютона абстрактно-логические. Первые – ложные, вторые – истинные. Но законы Аристотеля отражают реальную объективную действительность точнее, вернее, чем истинные законы Галилея-Ньютона, взятые сами по себе.

Например, только благодаря тому, что так называемый "закон постоянства весовых соотношений" был принят в качестве принципа, выделяющего и задающего объект собственно химических исследований, можно сказать даже резче: в качестве задающего "химическое соединение" как объект изучения в его отличии от "физической смеси" – только благодаря этому химия смогла выделить свой предмет, оуклилась на базе этого представления о своем объекте и оформилась в самостоятельную науку.

Тем самым, для того, чтобы выйти за пределы индуктивизма, нужно использовать внешние (по отношению к данным и полученным из них обобщенным знаниям) понятия – конструкции (рис. 1.4).

И. Кант писал, что понятия сами по себе не бывают ни истинными, ни ложными; ко лжи приводит неуместное употребления понятий. Для решения проблемы *уместности применения* тех или иных понятий или обобщенных форм знаний и вводятся *онтологий*, т.е. *представления об объектах как таковых*.

Онтология – это такое представление об объекте, которое мы отождествляем с самим объектом (каким он является "на самом деле"), мы рассматриваем такое представление как сам объект. Этим онтологическое представление принципиально отличается от знания.

Известный математик Лебег писал, что средний математик на вопрос, сколько будет два плюс два, всегда ответит, что четыре. Ему и невдомек, что это определяется жизнью объекта. Если я сажу двух зайчиков и двух лисичек – то получается два, или смешиваю одну жидкость с другой, то получается одна жидкость." Это не что иное, как разные онтологические картины.

Онтологическая картина – такое изображение объекта рассмотрения, которое в определенном процессе мышления рассматривается как сам объект, т. е. полагается точным и адекватным, абсолютно соответствующим самому объекту. В физике онтологической картиной является упомянутая ранее ФКМ.

Можно привести пример разных онтологий из области философского языкознания: "люди организуют свое общение пользуясь языком" и "язык организует поведение и общение людей".

Онтологии настолько вплетаются (врастают, точнее – формируют) нашу картину мира, что у нас создается впечатление, будто в камере Вильсона мы видим сами частицы. Это потому, что мы соединяем в одно целое сложное знание, и онтологические картины, и данные. Видим мы всегда только то, что знаем. Или резче: мы всегда видим только то, что знаем благодаря онтологии и из онтологии. Как говорил Г. В. Ф. Гегель, предметы видятся сквозь призму понятий.

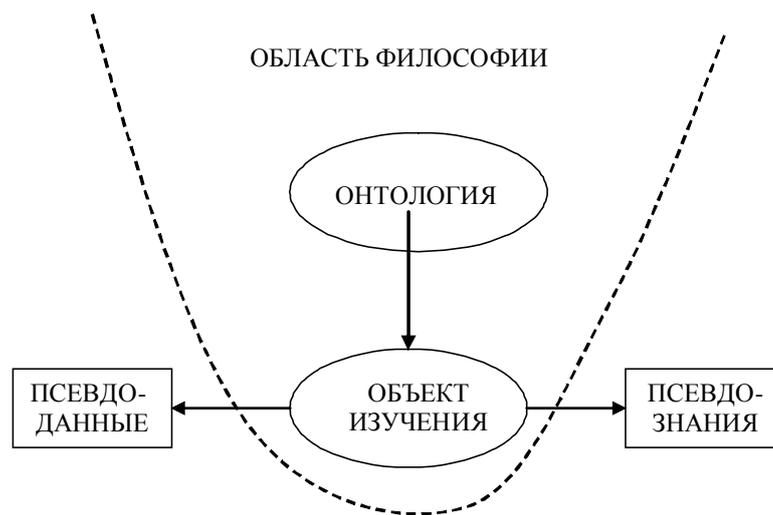


Рис. 1.4. Этап "наложения" онтологии на объект исследования

Однако онтология может быть ошибочной, ложной, и тогда появляется эксперимент. Галилей в отличие от Леонардо да Винчи, который всю жизнь занимался опытами, создает эксперимент и тем самым науку в современном смысле слова, а рядом из того же самого начала возникают модель и моделирование.

Эксперимент есть прямая и непосредственная проверка наших онтологий. Эт. е. реализация в деятельности (и, следовательно, на практике) нашего идеального объекта, представленного в онтологии, средствами и методами инженерии.

Не знания мы проверяем в эксперименте, а наши онтологические картины, наши идеальные объекты. Мы отвечаем на вопрос, можем ли мы создать такую ситуацию, благодаря которой получит реальное существование зафиксированный в нашей онтологической картине идеальный объект.

Это значит, что наряду с обычной практикой возникает, создается нами еще особая, экспериментальная практика. И из нее теперь начинают выводиться как новые, экспериментальные факты и данные, так и новые знания, которые, будучи единичными, трактуются нами как обобщенные (рис. 1.5).

И далее "факты" и "знания" начинают сопоставляться с уже имеющимися данными и знаниями, полученными в первой технологической линии, и псевдо-данными и псевдо-фактами, полученными во второй линии.

На следующем этапе развития науки основная задача состоит уже не в том, чтобы проверять реальность идеального объекта, а в том, чтобы получить на этом объекте новые знания – такие, которые мы, в силу тех или иных причин, не можем получить на наших практических и экспериментальных объектах. Для решения этой задачи создается модель как аналог экспериментального объекта.

Каждая конструкция-модель определяется и задается процедурой измерения, а измерение предполагает натуральный объект (след пути, пройденного телом, количество рыбы в пруду, температура тела, и т. п.); последний же создается самой природой независимо от искусства и техники человека.

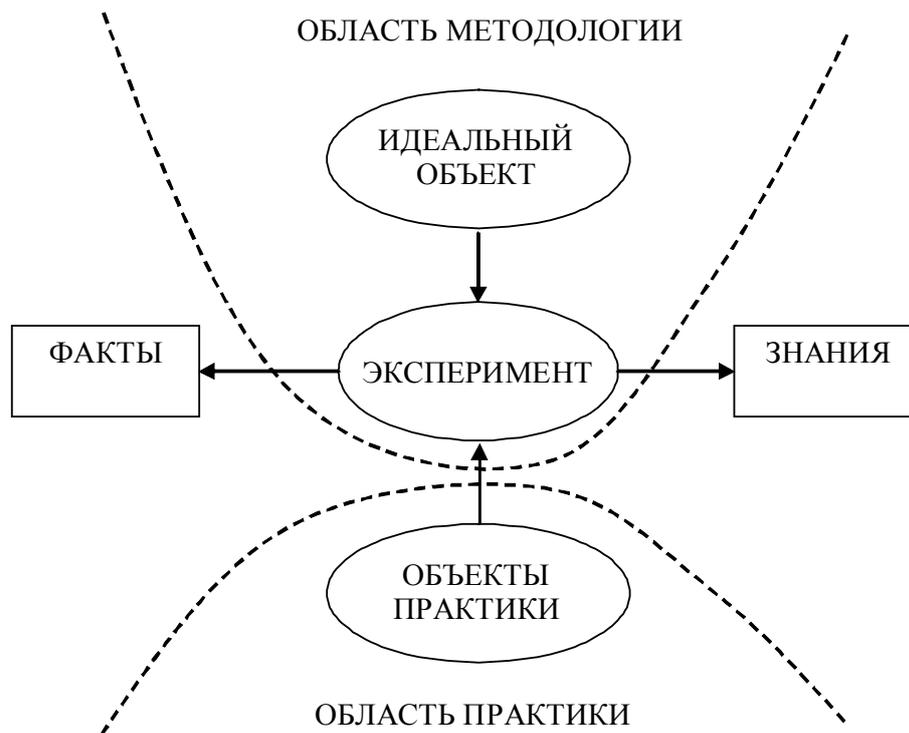


Рис. 1.5. Этап получения новых экспериментальных фактов и данных

Описание исследуемого объекта даже в терминах модели не гарантирует адекватного прогноза поведения системы в неисследованных ранее условиях, то, что составляет ценность научного знания. Для имитации и воспроизведения будущего поведения объекта не хватает того, что получило название естественного закона.

Естественный закон – это определенное правило конструирования моделей, правило для нашей конструктивной деятельности. С помощью закона природа отразилась в мышлении, и оно приобрело автономный характер. Закон есть некая рефлексия нашей конструктивной деятельности по построению моделей.

*Научное мышление*² – это то, которое производит оестествление какой-то части своих правил конструирования; именно эта часть конструктивных правил образует научное ядро науки, а все остальные должны быть подчинены им и включены в их систему.

Уже Аристотель показал, что наука описывает не единичные и не эмпирические объекты, а "начала", т. е. конструктивную действительность, заданную категориями. Современные же методологические представления позволяют утверждать, что любые объекты науки представляют собой объективации и конструктивизации соответствующих форм научного познания и организации знаний.

² Под мышлением понимается замещение операций над объектами операциями над знаками и знаковыми формами.

На первый взгляд парадоксальным примером принципиальной важности теоретических представлений в формировании науки является астробиология. Задача астробиологии – поиск внеземной жизни. Интересно, что в этой научной дисциплине эмпирического материала вообще нет, однако наука существует, причем весьма богатая содержанием и достаточно глубокой проработкой представлений о природе жизни вообще. Эта наука явно демонстрирует ключевую роль в науке именно теоретического знания, поскольку больше ничего в ней (пока) нет.

Важно отметить: для того, чтобы сложилась наука, должен быть выделен некоторый *идеальный предмет*. Это значит, что наряду с собственно эмпирическим знанием строится модель объекта, и все описание строится в соответствии с этой моделью, а результаты относятся затем непосредственно к эмпирическому материалу. Хотя описания получаются на моделях, а модели отнесены к эмпирическому материалу, очень часто затем мы начинаем употреблять эти описания непосредственно по отношению к объекту и эмпирическому материалу. Кстати, в астробиологии в качестве эмпирического материала выступают разнообразные модели, включая формальные модели живого, создаваемые в рамках направления, которое называется "Искусственная жизнь" (*Artificial Life*).

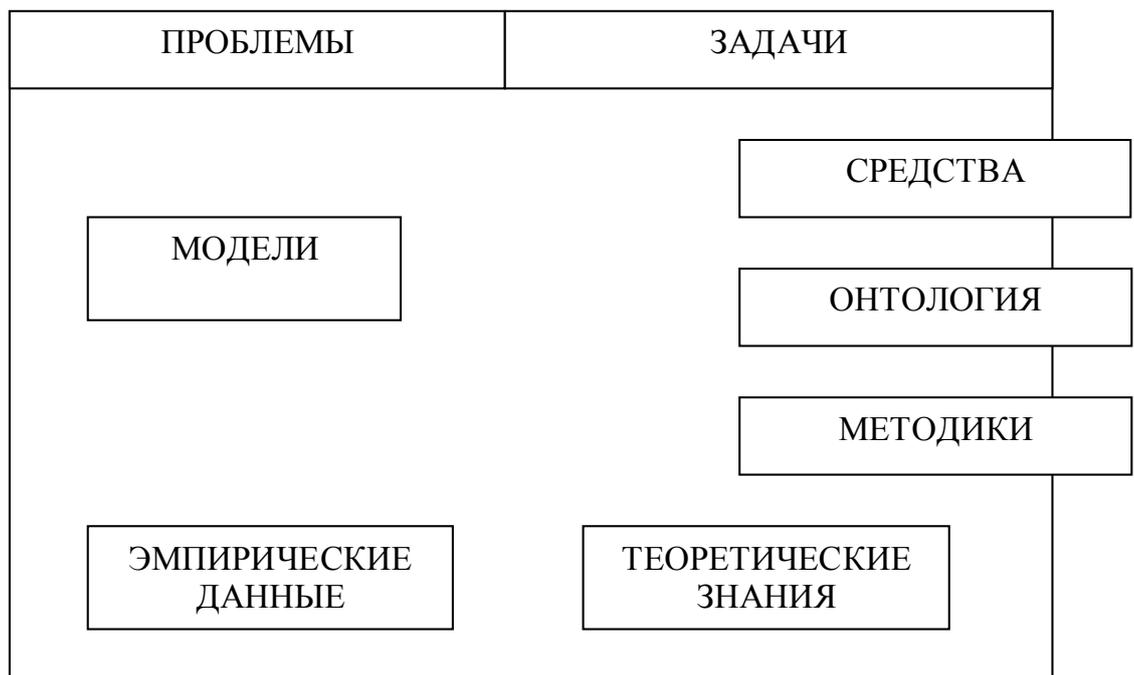


Рис. 1.6. Блок-схема зрелой научной дисциплины

Предметом называется область объектов и эмпирического материала, замещенную определенной моделью. Когда эмпирический материал выступает через призму этой модели и когда модель выступает как модель именно этого эмпирического материала, тогда становится возможным развертывание теоретических систем, которое происходит на уровне описания. Теоретические системы строятся по-разному, но характерно, что здесь должны быть

особые знания – связки типа: "если будут такие-то и такие-то свойства, то затем будет то-то и то-то".

По Щедровицкому любая достаточно развитая наука может быть представлена в определенном наборе блоков (рис. 1.6). Степень и качество заполнения этих блоков характеризуют зрелость научного предмета. Причем проблемы внутри научного предмета понимаются как разрывы между наполнениями разных блоков, составляющих систему научного предмета.

Данная блок-схема может быть использована для сравнения состояния дел в биологии и биофизике.

1.7. Эвристика индивидуального научного поиска

Предположим, перед ученым поставлена задача. Это значит, что ему указан вид того продукта – научного знания, которое он должен получить, и те объекты – предметы деятельности, которые он должен "обрабатывать" и к которым должно относиться это знание. Кроме того, чтобы решить задачу, исследователь должен владеть определенными *средствами решения* и должен суметь построить из них процедуру, или *процесс решения задачи*.

Совершенно очевидно, что избавиться здесь от обезьяньего пути чистых "проб и ошибок" можно только при условии, что существуют еще особые дополнительные положения, говорящие о том, какие средства нужно использовать и какие процедуры (или процессы) деятельности надо строить, чтобы решить задачи определенного типа. Эти положения и являются тем, что обычно называют "методом".

Методологические положения выступают в деятельности ученого-исследователя в особой роли: они регулируют и направляют выбор средств и построение процедур решения задач. Поэтому эти положения должны иметь вид *предписаний* к деятельности, т. е. примерно такую форму: если (следует описание условий и требований задачи), то нужно (следует указание на объекты деятельности, средства и порядок самих действий в процедуре решения).

Если использование известных средств и методик не дает результата, то исследователь оказывается в проблемной ситуации, что означает потребность в получении результата при отсутствии средств.

В этом случае типична приводимая далее последовательность действий, которая не гарантирует результата, но позволяет начать двигаться в проблеме.

1. Вначале предположим, что результат получен. Какой вид он имеет? Что мы должны получить в результате нашей работы?

2. Задав требование к продукту нашей работы, мы затем ставим вопрос: какие средства нужны, чтобы получить именно этот продукт? Это "переворачивание" задачи и изменение объекта рассмотрения – прием, на котором очень многое в мышлении построено.

3. Эти средства должны представлять некоторый конструкт, который потенциально может организовать имеющиеся часто противоречивые данные. Поскольку из имеющихся данных мы средства взять не можем, то мы создаем конструкции, исходя из наших общих интуитивных представлений.

4. Потом, построив эти конструкции, мы начинаем накладывать их на имеющиеся данные. Мы используем эти конструкции в качестве средств анализа и организации данных.

5. Вероятнее всего построенная нами конструкция очень мало соответствует имеющемуся набору данных и теоретических представлений. Применяя наши конструкции, мы начинаем получать разного рода несоответствия и парадоксы. После этого мы начинаем исследовательский процесс, имеющий "челночный" характер.

6. На каждом шаге мы спрашиваем себя, как нужно изменить нашу конструкцию, чтобы эти расхождения исчезли. Мы начинаем перестраивать имеющиеся у нас схемы, чтобы устранить эти расхождения. И проделав всю эту работу, мы получаем новую конструкцию, снова применяем ее, получаем новую группу характеристик, фиксирующих расхождения нашей конструкции с действительным объектом, снова изменяем конструкцию, чтобы элиминировать эти расхождения, и т. д. И каждый такой шаг в челночном движении приближает нас к конструкции, более точно изображающей анализируемый объект.

Описанный путь есть путь всякого и любого научного исследования. И тогда становится понятно, почему так медленно развивается человеческая наука. Но никакого другого пути, по-видимому, у людей нет.

Вместе с тем очевидно, что если первую конструкцию, изображающую ваш объект, вы будете брать не с потолка, если она с самого начала будет "похожей" на объект, то работа по осуществлению последовательных приближений будет резко сокращена. Выбор "похожей" на объект первой конструкции называется в науке методом аналогий. Ярким примером использования этого метода является создание Максвеллом уравнений электродинамики. Еще один метод, который направлен на облегчение доступа к интуитивным представлениям, полушутя называется "методом вдумчивого рассмотрения". Суть его понятна из названия.

Рассмотренное методологическое описание науки вообще и зрелой научной дисциплины в частности построено на примере физики и химии как наиболее развитых научных дисциплин. То есть фактически мы познакомились с методологией физики. Тогда возникает естественный вопрос о том, насколько близки к "зрелости" биология и биофизика. Начнем с биологии.

1.8. Определение, методология и проблемы биологии

Биология (от *био...* и *...логия*) определяется как совокупность наук о живой природе (Энциклопедический словарь). Предмет изучения биологии – все проявления жизни: строение и функции живых существ и их природных

сообществ, их распространение, происхождение и развитие, связи друг с другом и с неживой природой. Задачи биологии состоят в изучении всех биологических закономерностей, раскрытии сущности жизни и её проявлений с целью познания и управления ими. Термин «биология» предложен в 1802 г. независимо друг от друга двумя учёными – французом Ж. Б. Ламарком и немцем Г. Р. Тревиранусом.

Следует отметить, что кажущаяся однозначность такого толкования влечет за собой целый комплекс проблем, связанных с четким определением того, чт. е. “живая природа”.

Основные методы биологии:

- наблюдение, позволяющее описать биологическое явление;
- сравнение, дающее возможность найти закономерности, общие для разных явлений;
- эксперимент, или опыт, в ходе которого исследователь искусственно создаёт ситуацию, помогающую выявить глубже лежащие свойства биологических объектов;
- исторический метод, позволяющий на основе данных о современном органическом мире и его прошлом познавать процессы развития живой природы.

Следует отметить, что построение теории биологических систем и их моделей не упоминается в списке методов биологического исследования. Это конечно, не означает, что в биологии отсутствуют теоретические представления, без которых упоминания об эксперименте были бы неправомерны. Это означает, что существуют определенные сложности построения теорий, которые по описательным и, главное, прогностическим качествам соответствовали теориям физики.

Большое разнообразие уровней и проявлений жизни приводит к тому, что биология неоднородна. В отдельных областях уровень развития соответствует этапу "преднауки" ([рис. 1.2](#)), а в других областях – этапу проверки онтологий, т. е. теоретических положений, организующих биологические данные.

Методологические установки биологии развивались медленно, начиная с середины XVIII в. вплоть до начала XX в. В общих чертах содержание методологических установок биологии состоит в следующем.

- *Признание объективного, не зависящего от сознания и воли человека, существования органических форм – главная мировоззренческая посылка биологического познания.*
- *Классическая биология исходила из того, что мир живого, органических форм имеет определенные объективные закономерности, порядок, структуру; эти закономерности познаваемы средствами науки.*
- Важную методологическую роль играло представление о том, что органический мир есть, с одной стороны, некое многообразие форм, явлений, процессов, а с другой – одновременно должен представлять собой и некоторое единство. Методологической установкой биологии, рубежом, разделявшим до-научный и научный этапы ее развития, выступало представление о

том, что органический мир имеет свою историю, его нынешнее состояние есть результат предшествующей исторической естественной эволюции.

Нужно отметить, что первые две установки не являются специфическими для биологии, они присущи рационализму, основанному на признании того, что мир познаваем в понятиях.

1.9. Основные проблемы современной биологии

К основным проблемам современной биологии относятся:

- строение и функции макромолекул (структурно-функциональное соответствие);
- регуляция функций клетки (согласованность внутриклеточных процессов);
- индивидуальное развитие организмов (дифференцировка клеток и морфогенез);
- историческое развитие организмов (механизмы и направление эволюции);
- происхождение жизни (механизмы химической эволюции и переход к эволюции биологической);
- биосфера и человечество (устойчивость биосферы к антропогенному воздействию).

Сформулированные проблемы, помимо очевидного фундаментального и практического значения, имеют также эвристический смысл, поскольку фактически соответствуют основным точкам глобального непонимания сущности живого вообще.

Однако в настоящее время существуют сомнения, что биология в ее современном виде способна существенно продвинуться в решении этих проблем. Основная критика ученых направлена на используемые сейчас в биологии представления и методологию. Вот высказывания некоторых ученых о состоянии в биологии.

В самой последней своей статье С. Мейен пишет, что смена модных тем для теоретического обсуждения и философского осмысления создает впечатление динамичности биологического познания. Однако это впечатление обманчиво. Биология уже давно вступила в полосу теоретической стагнации, и среди наиболее обсуждаемых идей новых нет вообще. Популярные темы для дискуссий не выходят за рамки определенного господствующего мировоззрения, а широко обсуждаемые якобы новаторские идеи по существу являются лишь вариантами доминирующих сейчас или пользовавшихся популярностью в прошлом идеи... Устойчивость и тематика дискуссий и выдвигаемых альтернатив указывает на то, что фундаментальные проблемы биологии остаются в действительности нерешенными.

По мнению Ю. Шрейдера, оказалось, что занятия биологией только как наукой, имеющей дело с конкретными фактами и логическими выводами,

буквально невозможны. Биолог-ученый обязан отдавать себе отчет в природе изучаемой им реальности, в средствах и методах ее изучения и, наконец, в том, как вообще возможно знание о живых объектах.

Биология как система знаний до сих пор мало изучена. Это говорит о слабо выраженном самоосознании биологии. Может ли социальная роль науки осуществляться удовлетворительно (не говоря – оптимально!) без рефлексии, регулярного самомониторинга?.. Среди функций биологии ее описательная и даже объясняющая роль сегодня уже далеко не так ценны, как деятельность, открывающая путь к управлению процессами в живой природе, к био- и экотехнологиями. Именно последняя форма деятельности, по мнению К. Хайлова, больше всего страдает без осознания наукой самой себя.

Одна из причин подобного состояния заключается в склонности к натурализации биологической реальности. Дело в том, пишет В. Назаров, что биологическая жизнь как объект изучения (науки) не является непосредственно наблюдаемой. Это, скорее, наши объективации, приписанные "биологической природе", обусловленные методами изучения в биологии, поддерживаемые практиками использования биологических знаний. Даже столь очевидные сегодня представления, как естественный отбор, получены не столько из обобщения наблюдений за биологическими объектами, сколько дедуктивным и конструктивным (в плане идеально типических построений) путем.

Другая причина заключается, по-видимому, в объективной неоднородности объектов изучения. Основной путь формирования образа биологии в современных условиях – «мозаичный», и, по крайней мере в ближайшем будущем, ожидать достижения единства биологии не приходится (В. Крисаченко).

А. Любищев и Ю. Шрейдер делают еще более сильное утверждение, полагая существование в биологии разных, не сводимых друг к другу уровней реальности. Любищев писал, что совершенно невозможно отразить существование разных уровней бытия, практически не сводимых друг к другу и пользующихся разными формами причинности, разным характером законов и пр. В формулировке Шрейдера высказанная методологическая установка звучит по-другому, существуют различные уровни реальности. Скажем, таксон реален по-другому, чем входящий в него организм. И не следует пытаться редуцировать эти уровни друг к другу. Идея, что реальность носит фактически многоуровневый характер, помогает снять ненужные споры о реальности таксонов или теленомических факторов эволюции.

В конечном счете делается вывод, что если биологическая реальность многоуровневая или даже мозаичная ("суть жизни" каждого уровня организации, пишет К. Хайлов, заключена в нем самом, в его собственно "глубине"), то не имеет смысла говорить вообще о биологических законах в том смысле, как о них говорят, например, в физике.

Вряд ли можно согласиться с настолько пессимистичной позицией. Из того, что до настоящего времени не удалось существенно продвинуться в решении приведенных проблем, вовсе не следует отказываться от естественно-научного подхода в пользу гуманитарного или переходить, как нам ка-

жется, к эклектичным понятиям (например, понятие "диспозитива"), имеющим малое отношение к принципам научного познания.

По В. Розину, в наше время биолога все больше интересуют ситуации, существенно различающиеся позицией исследователя или характером воздействия на жизненные процессы. В этом случае естественно-научный подход теряет свою значимость, уступая место гуманитарному.

«Что я пытаюсь ухватить под этим именем (диспозитива), – писал Фуко, – так это, во-первых, некий ансамбль – радикально гетерогенный, – включающий в себя дискурсы, институции, архитектурные планировки, регламентирующие решения, законы, административные меры, научные высказывания, философские, но также моральные и филантропические положения, – стало быть: сказанное, точно так же, как и несказанное, – вот элементы диспозитива».

Переход к подобным ансамблям смыслов полностью снимает вопрос о достоверности и опровержимости научного знания, т. е. фактически устраняет науку вообще. Еще не все возможности естественно-научного подхода опробованы. Определенное замедление в развитии биологии может означать, что для исследования биологических систем нужно строить другие онтологии и теоретические конструкции, а не пытаться копировать подход физики.

"Степень зрелости современного биологического знания как раз вполне достаточна для перевода всех дискуссий и споров такого рода на рельсы продуктивного диалога, а не лобовой конфронтации". Однако как быть толерантным, если исследователь отождествился с собственной концепцией, "влип" в биологическую реальность, которую он же сам и породил? Выход один – "*распредметить*" биологическую реальность, отрефлексировать собственный подход, попробовать встать в заимствованную позицию по отношению к другому исследователю" (В. Борзенков).

Т. е., во-первых, действительно нужно отрефлексировать, методологически проанализировать имеющиеся (и собственный) подходы, парадигмы, дисциплины, предмет. Подобная рефлексия, в свою очередь, требует задания определенного "пространства описания". Координаты такого пространства могут быть следующие: анализ методологических установок, контекстов использования знаний, характера онтологии, форм организации и обоснования знаний, основных этапов формирования.

И второе, что нужно сделать для методологической организации биологического знания, – это создать схемы, фиксирующие связи и отношения, объединяющие разные подходы, парадигмы и предметы. Эти схемы будут описывать частично саму организацию биологического знания, частично гипотетические связи и формы организации жизни в рамках биологической реальности. По мере развертывания биологических исследований и практик подобные связи и формы из разряда гипотетических могут переходить в категорию реальных (конечно, для данного достигнутого уровня развития биологии). При таком подходе удастся решить и ряд старых проблем биологической науки.

Развитие биологии может привести к возникновению науки, которую известный биолог Дж. Бернал назвал истинной биологией: биология – это в основном описательная наука, больше похожая на географию. Несомненно, должна существовать также подлинная и общая биология. Истинная биология в полном смысле этого слова была бы наукой о природе и активности всех организованных объектов, где бы они ни находились – на нашей планете, на других планетах солнечной системы или в иных звездных системах.

В контексте нашего рассмотрения возникает вопрос о роли биофизики в решении биологических проблем и становлении "истинной биологии".

1.10. Определение, методология и проблемы биофизики

Биофизика, в отличие от биологии, – молодая наука, что проявляется, в частности, в том, что еще не существует ее общепринятого и устоявшегося определения.

Биофизика – это наука, изучающая физические и физико-химические явления в живых организмах, структуру и свойства биополимеров, влияние различных физических факторов на живые системы (Энциклопедический словарь).

Основной недостаток этого определения заключается в том, что используемые понятия слишком широки и, взятые без дополнительного ограничения, подразумевают отнесение к биофизике весьма далеких от нее областей знания.

Другое определение тоже трудно назвать удачным: "**биофизика** – наука, изучающая физические явления и свойства, важные для функционирования биологических систем, и использующая для этого комплекс экспериментальных и теоретических методов физики и физической химии" (Ю. П. Мешалкин). Остается открытым вопрос, что считать важным для функционирования биологических систем. Из того, что, например, диффузия и теплоперенос важны для функционирования, совсем не следует, что эти явления изучаются биофизикой.

Еще одно определение биофизики перекликается с определением физики. Сравните: "**Биофизика** – наука о наиболее простых и фундаментальных взаимодействиях, лежащих в основе биологических процессов" (А. Б. Рубин) и "Физика – наука о природе, изучающая простейшие и вместе с тем наиболее общие свойства материального мира". Сложность в применении этого определения состоит в том, что еще не выявлены наиболее простые и фундаментальные взаимодействия, сохраняющие при этом специфику живого.

Опосредованное через перечисление задач определение биофизики предложил классик отечественной биофизики М. В. Волькенштейн – задачи **биофизики** состоят в познании явлений жизни, основанном на общих принципах физики, и изучении атомно-молекулярной структуры вещества.

Ключевое в этом определении – замечание методологического характера о том, что познание явлений должно основываться на общих принципах физики. Из общих соображений следует, что это не могут быть принципы какого-либо из направлений физики, а быстрее всего – именно методологические принципы, обсуждаемые ранее.

В том же направлении ориентировано парадоксальное по форме определение, предложенное Л. А. Блюменфельдом: **биофизика** – это область биологии, в которой должны предпочтительно работать ученые, имеющие фундаментальное физическое образование. На первых взгляд, это определение выглядит довольно странным. Постараемся понять, что Блюменфельд имел в виду. Похоже, он считал, что фундаментальное физическое образование имеет свои особенности и способ мышления человека, получившего это образование, отличается от способа мышления других специалистов.

Это различие в мышлении должно проявляться при работе разных специалистов с одним и тем же объектом. И биология и биофизика работают с одними и теми же объектами, но по-разному. В чем же различие?

Суть физического подхода к биологическим системам исчерпывающе выразил известный биофизик Н. Рашевский: «Мы начинаем с исследования в высшей степени идеализированных систем, которые могут не иметь никаких прямых аналогов в реальной природе. Этот момент следует особо подчеркнуть. Против такого подхода можно выдвинуть возражение, что подобные системы не имеют никакой связи с действительностью и что поэтому никакие заключения относительно таких систем не могут быть перенесены на реальные системы. Тем не менее именно этот подход применяли и всегда применяют в физике. Физик занимается детальным математическим исследованием таких нереальных вещей, как «материальные точки», «абсолютно твердые тела», «идеальные жидкости» и т. п. *В природе подобных вещей не существует.* Однако же физик не только изучает их, но и применяет свои выводы к *реальным вещам.* И что же? Такое применение ведет к практическим результатам – по крайней мере, в известных пределах. Все дело в том, что в этих пределах реальные вещи имеют свойства, общие с воображаемыми идеальными объектами! Только сверхчеловек мог бы охватить в математическом аспекте сразу всю сложность реального предмета. Мы, обыкновенные смертные, должны быть скромнее, и нам следует подходить к реальности асимптотически, путем постепенного приближения» (цитируется с небольшими сокращениями по Морвиц).

Здесь Рашевский практически описал особенности мышления человека с фундаментальным физическим образованием, способ его работы с объектами живой природы. Биофизик, в отличие от биолога, не занимается поиском обобщений и закономерностей, свойственных широкому классу изучаемых объектов, вернее, он это тоже делает, но не это является главным в его подходе к живому. Биофизик отличается от биолога не применением физических теорий и физических приборов к исследованию живых систем, а тем, что он работает с **идеализированными системами.** И в какой мере это удастся – в той же мере можно говорить о биофизическом подходе.

Если вспомнить приведенную эвристику индивидуального научного поиска, то в ней важными шагами являются начальное представление параметров конечного результата и выбор начального конструкта – средства для организации имеющихся данных и начальной точки собственно работы с проблемой. Тогда отличие физиков от представителей других наук состоит в том, что в ходе фундаментального физического образования им прививаются образцы научного продукта, обязательно содержащие теоретическое знание, кроме того, они имеют навык использования конструктов для упорядочения эмпирических данных на уровне развитой науки.

Тогда, с учетом сказанного, рабочее определение биофизики может звучать так: *биофизика – это наука, занимающаяся построением и исследованием идеализированных систем, моделирующих ключевые свойства живого на разных уровнях его организации.*

Если обратиться к рассмотренным этапам становления зрелой научной дисциплины, то можно видеть, что введение идеальных объектов является необходимым этапом формирования зрелой научной дисциплины и предпосылкой к построению теоретических представлений, которые в дальнейшем, в процессе оестествления, могут стать законами природы. Если еще обратить внимание на то, что ключевые проблемы биофизики являются ключевыми проблемами биологии, то становится понятно, что биофизика представляет собой неявную попытку развить биологию до стадии зрелой науки путем последовательного применения методологических подходов, хорошо зарекомендовавших себя в физике. Фактически биофизика включает в себя теоретическую биологию, дополненную эмпирическим материалом, полученным в соответствии с экспериментальными критериями физики.

Несмотря на определенные успехи и достижения биофизики в описании и моделировании биологических систем разного уровня организации ее вклад в решение перечисленных проблем не так велик, как это можно было бы ожидать от применения физической методологии.

Можно предположить, что это связано с попыткой механического применения онтологий физики к биологическим объектам. В то же время биологические объекты исследования разительно отличаются от физических. Один из аспектов этого различия – "текучесть" форм и свойств – отметил Макс Дельбрюк, физик и биолог одновременно. Он писал, что зрелого физика, впервые сталкивающегося с проблемами биологии, ставит в тупик то обстоятельство, что в биологии нет «абсолютных явлений». Каждое явление представляется иным в разных местах и в разное время. Любое животное, растение или микроорганизм... лишь одно звено в эволюционной цепи изменяющихся форм, ни одна из которых не остается сколько-нибудь постоянной.

Кроме того, важно, что биологические системы – это самоорганизующиеся системы, сложившиеся в процессе эволюции, им присущи многие свойства, не имеющие места в неживой природе. Сложность биологических систем обеспечивает протекание процессов, маловероятных для условий, обычно рассматриваемых в физике. Традиционное в физике разложение исследуемой системы на более простые компоненты и исследование отдельных

свойств объекта в случае с биологическими системами часто дает сбой, потому что практически все свойства живого обусловлены кооперативным взаимодействием компонентов системы, ее целостностью.

По-видимому, причина низких темпов продвижения в решении ключевых проблем биологии заключается в том, что до настоящего времени не предложены подходящие онтологии, адекватные сущности биологических объектов. Тогда задача современного этапа состоит в построении адекватных конструктов (онтологий) и выделении идеальных объектов, хорошо представляющих сущность биологических процессов на разных уровнях организации живого. Но эта работа еще ждет своих исполнителей.

Трудно удержаться от небольшого замечания, которое может оказать эвристическое воздействие на заинтересовавшихся читателей. Удивительным, но вполне закономерным образом весьма экзотическая дисциплина – астробиология (другое название – экзобиология) оказалась близка биофизике по принципиальной проблеме. Практической задачей астробиологии является поиск внеземной жизни. Однако эффективный поиск внеземных форм жизни невозможен без концептуального описания жизни вообще, жизни как явления. Принятие земных форм жизни как руководящих паттернов (образцов) существенно сужает горизонт поиска. Поэтому астробиология нуждается в выделении имманентного свойства (атрибута) жизни вообще и описании его возможных внешних проявлений. Подобная задача выделения наиболее простых и фундаментальных взаимодействий, сохраняющих специфику живого, стоит и перед биофизикой. Выражение сущности жизни ее "начала" невозможно представить иначе как в виде некоторого теоретического и достаточно абстрактного конструкта.

ГЛАВА 2. ОТ ПРОТОЗНАНИЯ К ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ (ОТ ПЕРВОБЫТНОГО ОБЩЕСТВА К ЭПОХЕ ВОЗРОЖДЕНИЯ)

2.1. У истоков биологического знания

Каждая историческая эпоха в качестве мировоззренческого основания системы интеллектуальной и нравственной ориентации имела свою концепцию природы и человека. Однако концепция эта всегда являлась многослойной, содержащей разные аспекты рассматриваемого отношения, которые могут переплетаться и создавать противоречивую картину. На наш взгляд, можно выделить, по крайней мере, этический, деятельностный, религиозный, экологический аспекты отношения «человек – природа».

Этот период изучения и понимания живого начался еще тогда, когда первобытные люди подражали поведению животных во время ритуальных поединков и танцев, пытались предсказывать будущее по их повадкам, рисовали образы животных или растений на стенах своих пещер. Биоморфные (основанные на животных/растительных мифологических образах) мифы были весьма характерны для древних культур Египта, Индии и Крита. Так, критские вазы начала II тысячелетия до нашей эры украшались биоморфными орнаментами (например, образами осьминогов и других обитателей морских глубин). Много биоморфных и, в частности, зооморфных (подобных животным) мифологических персонажей, обожествляемых в микенскую эпоху (XVI–XII вв. до н. э.), были в дальнейшем включены в состав пантеона Античной Греции. Так вошел в состав древнегреческого пантеона, например, козлоногий Пан. Критская богиня Ма обыкновенно изображалась в виде прекрасной молодой женщины, держащей змей в обеих руках. Биоморфные мифы, переплетаясь с эмпирическими многовековыми наблюдениями, были в дальнейшем (в античную эпоху) подвергнуты рационализации и систематизации, что привело к возникновению первых научных теорий.

Первая попытка систематизировать, критически осмыслить и обобщить накопленные знания о растениях и животных и их жизнедеятельности была осуществлена Аристотелем в IV в. до н. э., но задолго до него в литературных памятниках различных народов древности (египтян, вавилонян, индийцев и китайцев) излагались отрывочные сведения о растениях, о строении, развитии, образе жизни животных, об устройстве и жизнедеятельности человеческого тела, главным образом, в связи с агрономией, животноводством и медициной.

Корни биологических знаний уходят в глубокую древность, их источник – непосредственная практическая деятельность людей. По наскальным и пещерным рисункам и резным изображениям эпохи кроманьонского человека (верхний палеолит: 13 тыс. лет до н. э.) можно установить, что уже в то

время люди хорошо различали большое число животных, служивших объектом их охоты.

Встречаются удивительно точные, динамические изображения шерстистого носорога, северного оленя большерогого и благородного оленя, древнего слона, шерстистого носорога, лося, сайги, косули, бизона, первобытного и мускусного быков, мамонта, кабана, пещерного медведя, россомахи, пещерного льва и гиены, волка, лисицы, песца, зайца, сурка и птиц – белой и тундряной куропаток, утки, гуся, лебедя, орла, из рыб – лосося, форели, карпа, леща, щуки, голавля. Из беспозвоночных – краба, – моллюсков, известен верхнепалеолитический рисунок, который изображает женщину, обирающую мед диких пчел.

Древнему человеку были известны сезонные кочевки оленьих стад, сезонность, появление перелетных птиц, миграции морских рыб и время их появления в реках.

В неолите (VI–II вв. тыс. до н. э.) были одомашнены овца, коза, свинья, крупный рогатый скот, осел, лошадь и верблюд. На ранней стадии одомашнивания растений и животных человек улучшал и изменял породы животных. Ч. Дарвин показал, что искусственный отбор лучших особей на племя должен был возникнуть стихийно на самых начальных стадиях скотоводства. Бессознательный отбор привел к образованию разных пород собак, лошадей, рогатого скота.

В позднем неолите возделывают много культурных растений. Так, в XI–V тыс. до н. э. в Передней и Западной Азии и Северной Африке культивировали пшеницу и ячмень. В неолите появились рожь, кукуруза и огородные культуры, плодовые деревья и технические культуры (лен, конопля). В Китае, Индонезии и Индии начали разводить рис, чай и хлопок, в Абиссинии – кофе, в Америке – какао, помидоры, картофель, подсолнечник.

Древний человек не противопоставлял себя природе: все предметы и явления казались ему «живыми». Так возник первобытный антропоморфизм и, как его следствие, религиозные верования в форме анимизма, для которого характерно представление о "душе", обладающей способностью выходить из тела и вести самостоятельное существование. Возникают представления о «живом» и «мертвом» (без души). Затем, в эпоху неолита, бронзы и железа сформировалось представление о "душе" как о самостоятельной сущности, которая при жизни находится в какой-либо важной части тела – голове, груди, сердце, крови. Возникло представление и о множественности душ, каждая из которых, находясь в том или ином органе, выполняет присущую данному органу функцию.

В период цивилизации Древнего Востока человечество сделало значительный шаг вперед в познании природы, что оказало впоследствии воздействие на науку античной Греции и Рима.

Элементы древних представлений об организмах часто облекались в религиозную форму, а медицина развивалась как система магических воздействий в руках жрецов, но постепенно медико-биологические воззрения начина-

ли обособляться от религии и магии и приобретать характер натурфилософских систем.

Древнейшие сведения о биологических объектах (IV тыс. до н. э.) в Месопотамии содержатся в клинописных табличках. Это списки животных и растений. Народы Месопотамии делили животный мир на "рыб" (водные животные), членистых, змей, птиц и четвероногих. Среди последних различали плотоядных (собаки, гиены, львы) и травоядных (ослы, лошади, верблюды).

Растения подразделялись на деревья, овощи, лекарственные травы и пряности.

В медицинских табличках описаны различные болезни и способы их лечения, однако в них нет сведений о строении и деятельности органов человека. По мнению вавилонян жизнь связана с кровью, а печень – главный орган жизни, содержащий запас крови. Органом мышления считали сердце.

Значительные успехи были достигнуты народами Месопотамии при выведении новых пород домашних животных (верховых лошадей). В середине XIV в. до н. э. появился трактат о коневодстве – одна из наиболее древних рукописей на биологическую тему и, вероятно, одно из самых первых сочинений по биологии, сохранивших имя автора – Киккули из Митаннии (область в Малой Азии в верховьях Евфрата). В Месопотамии выведены крупные породы ослов, рабочих лошадей, овец и крупного рогатого скота, здесь скрещивали домашний рогатый скот с диким туром, при спаривании осла и кобылы был получен мул.

Важным практическим открытием было искусственное опыление финиковой пальмы, что привело к широкому применению гибридизации ее разновидностей и получению большого разнообразия ее сортов.

Биологические знания и воззрения древнего Египта очень близки к упомянутым представлениям ассиро-вавилонян. Папирус Эберса (XVI в. до н. э.) содержит дифференцированную анатомическую терминологию по заболеваниям разных органов. Сердце считается важным органом тела, а биение пульса показывало, что "голос сердца" может быть услышан во всех "членах". Перечень приведенных в папирусе лекарственных растений показывает, как много культурных растений было освоено в древнем Египте.

Больших успехов достигло земледелие: египтяне культивировали несколько видов хлебных злаков, множество овощей, фруктовых деревьев, лен, маслину.

В Египте разводили крупный рогатый скот, лошадей, ослов, овец, коз, свиней. Одомашнены одnogорбый верблюд, антилопы, кошка, гуси, утки, лебеди, голуби. Из Индии завезены куры, инкубировали яйца в печах.

В Индии уже в середине III тысячелетия до н. э. выращивали культурные растения и разводили рогатый скот, собак и голубей. Здесь были впервые одомашнены куры и в древности приручен слон.

Анатомия, физиология и эмбриология развивались в связи с религиозной медициной, но уже с VIII в. до н. э. начинает проявляться тенденция к обособлению медицины от религии и магии. Это отразилось в главном медицинском сочинении индийцев "Аюр-веды" (VI в. до н. э.).

По мнению древних индийцев в природе существует пять стихий, или элементов: огонь, земля, вода, воздух и эфир. Сочетаясь с ними, три вещества организма (слизь, желчь, воздух) образуют хилус, кровь, мясо, жир, кости и мозг.

Уже в I тысячелетии до н. э. в индийской философии возникли материалистические течения, согласно которым единственным источником познания мира является восприятие органами чувств предметов внешнего мира. Из комбинаций 4-х элементов (земли, воды, воздуха и огня) образуются все тела природы, в том числе и живые организмы – растения и животные. После смерти они распадаются на те же элементы.

Великие памятники индийского народного эпоса «Махабхарата» и «Рамаяна» (VI–V вв. до н. э.) очень ярко описывают явления природы, содержат сведения по экологии животных и растений, тонкие описания их образа жизни).

Древний Китай – один из крупнейших очагов возникновения многих важных видов культурных растений и домашних животных. Во II тысячелетии до н. э. в Китае существовало очень интенсивное земледельческое и скотоводческое хозяйство. Старинные гравюры показывают посев риса и крестьян, работающих на рисовом поле.

Разведение шелковичного червя началось здесь еще раньше. На этой старинной гравюре показано производство шелка в Китае. Гусеницы шелкопряда, поедая листья шелковицы, выпускают тонкую нить, образующую коконы. Из коконов нить разматывают и делают из нее пряжу.

Биологические представления в Китае развивались в тесной связи с медициной под воздействием натурфилософских учений. В IX–VII вв до н. э. развивались представления о том, что все вещи состоят из полярных по своей природе материальных частиц. При их взаимодействии возникают 5 основных стихий, или элементов, – вода, дерево, огонь, земля и металл, которые дают начало всему многообразию мира, включая растения, животных и человека.

Анатомия примитивна из-за запрета касаться ножом живого и мертвого тела, поэтому расположение и форму внутренних органов знали лишь в самых общих чертах.

Стихийно-материалистические воззрения древнего Китая были обобщены в учении китайского философа-материалиста I в. до н. э. Ван Чуна. Он создал учение о естественной необходимости, согласно которому природа материальна и развивается в силу слепой естественной необходимости. Это учение привело Ван Чуна к решительному отрицанию телеологического понимания явлений природы, характерного для религиозного мышления.

2.2. Культурный переворот в античной Греции: от мифа к логосу, от теогонии к возникновению природы

Поскольку природа есть система вещей, явлений и отношений между ними, то восприятие природы человеком будет зависеть от формы практической человеческой деятельности. В античной культуре ремесленник, создавая вещь, выражал в ней себя, свою индивидуальность, не случайно ремесло в мире античной культуры неотлично от искусства. Такая деятельность сформировала и соответствующее отношение к природе – как одушевленной, живой.

Этический аспект взаимоотношений «человек-природа» в культуре античности проявляется в том, что люди еще чувствовали себя погруженными в природу и свое социальное поведение соизмеряли с законами природы. Считалось, что благополучия можно достичь, неукоснительно следуя законам природы. Идея блага, понимаемая как благо целого, стала звеном, связующим мир вещей и человеческих отношений. Идею единства мира Платон в диалоге «Зенон» выразил так: «Все, что возникло, возникает ради всего в целом, с тем, чтобы осуществить присущее жизни целого блаженное бытие, и бытие это возникает не ради тебя, а, наоборот, ты – ради него».

Античное восприятие природы основано на изначальном, ничем не нарушаемом единстве сущего, где все – люди, вещи, боги... – все едино, гармонично и естественно. Природа виделась как драма, в которой каждая вещь играет свою роль. А. Ф. Лосев рисует образ античного космоса. Космос, природа есть театральная сцена. А люди – актеры, которые появляются на этой сцене, играют свою роль и уходят. Откуда они приходят? С Неба, ведь люди – эманация космоса, и уходят туда же и там растворяются, как капли в море. А Земля – это сцена, где они исполняют свою роль. Какую же пьесу разыгрывают эти актеры? Сам космос сочиняет драмы и комедии, которые мы исполняем. Философу достаточно знать только одно: что он актер и больше ничего.

Космос есть абсолютное тело, прекрасное и божественное, космос – это абсолютизация природы. Анализируя аристотелевское толкование природы, М. Хайдеггер приходит к выводу: фюзис есть из самой себя и в самое себя путешествующее присутствие отсутствия ее самой. Фюзис есть один из родов бытия, а именно тот, который в самом себе имеет начало своего бесконечного движения по пути к тому, что он сам. Природа соотносится с истинной самораскрывающегося бытия. Изначально, полагает М. Хайдеггер, философия понимала не природу как род бытия, но бытие как природу. Поэтому и стоит это слово в центре рассмотрения досократической натурфилософии. Аристотелевская концепция природного сущего явилась отзвуком первоначальной слитности природы, истины и бытия.

Образ природы в античности – гармоничное тело. Такой образ выражает чувство природы греков, которое отлично от чувства природы современного человека.

Важной особенностью понимания природы в античности являлось представление о самодостаточности природы. Природа для античного мира есть то, что имеет причину своего существования в себе. Не нужно привлекать никакие сущности для объяснения природы, все есть природа, и бытие – природа. Познавательное отношение к природе выражается в умном созерцании, реализацией этого знания является образ жизни мудреца. Ремесленник имеет дело с природой лишь косвенно, при этом он старается перехитрить природу, реализует ее потенции в случайных и противоестественных для самой природы формах. Умное созерцание природы считалось наиболее адекватным путем к истине. Мудрость поступка занимала ступень ниже.

Уже античные натурфилософы обращали свои взоры на органический мир и строили первые умозрительные схемы, объяснявшие его происхождение и развитие. На основе таких умозрительных представлений в конце концов сложились два противоположных подхода к решению вопроса о происхождении жизни.

Первый, религиозно-идеалистический, исходил из того, что возникновение жизни не могло осуществиться естественным, объективным, закономерным образом на Земле; жизнь является следствием божественного творческого акта (креационизм), и потому всем существам свойственна особая, независимая от материального мира “жизненная сила” (*vis vitalis*), которая и направляет все процессы жизни (витализм).

Наряду с таким идеалистическим подходом еще в древности сложился и материалистический подход, в основе которого лежало представление о том, что живое может возникнуть из неживого, органическое из неорганического под влиянием естественных факторов. Так сложилась концепция самозарождения живого из неживого. Например, согласно учению Анаксимандра живые существа образуются из алейрона по тем же законам, что и вещи неорганической природы. Он считал, что животные родились первоначально из влаги и земли, нагретых солнцем. Первые животные были покрыты чешуей, но, достигнув зрелости, они вышли на сушу, чешуя их лопнула, и, освободившись от нее, они начали вести свойственный каждому их них образ жизни. Все виды животных возникли независимо друг от Друга. Здесь, в древней натурфилософии еще нет идеи генетической связи между видами, представления об историческом развитии животного мира. Правда, в отношении человека Анаксимандр, по-видимому, уже допускал возможность его происхождения от организмов другого вида.

Еще более обстоятельная теория происхождения живого была создана Эмпедоклом, с именем которого связывают первую догадку о том, что существуют ископаемые остатки вымерших организмов. Биологические воззрения Эмпедокла были тесно связаны с его философией. Он исходил из существования четырех элементов (“стихий”) мира (огонь, воздух, вода и земля), каждый из которых состоит из вечных частиц, способных вступать во взаимодействие друг с другом, и двух “сил” – Любви и Вражды, которые соединяют (Любовь) или разъединяют (Вражда) разрозненные частицы. Эти две силы – двигатели всех процессов во Вселенной.

Возникновение живых существ Эмпедокл представлял себе так. Жизнь началась на нашей планете еще до того, как народилось Солнце. В ту дальнюю, досолнечную пору Землю непрерывно орошали обильные дожди. Поверхность Земли превратилась в тинообразную массу. Из недр Земли, которая содержит внутренний огонь, наружу периодически прорывался огонь, который поднимал вверх комья тины, принимавшей различную форму. В этом взаимодействии земли, воды, воздуха и огня создавались сперва растения – предшественники и предтечи подлинных живых существ. Со временем стали появляться и сами эти животные формы, но это были причудливые существа. По сути, это были даже не животные существа, которые мы знаем, а лишь их отдельные обрывки, части, органы. Эмпедокл рисует прямо-таки сюрреалистическую картину биогенеза: “Головы выходили без шеи, двигались руки без плеч, очи блуждали без лбов”.

Но влекомые силой Любви, все эти органы, беспорядочно носясь в пространстве, как попало соединяясь друг с другом, образовывали самые различные уродливые создания, большинство из которых были нежизнеспособными и недолговечными. Велением Вражды всем несовершенным и неприспособленным формам суждено было со временем погибнуть. Остались лишь немногие целесообразно устроенные организмы, которые могли питаться и размножаться. Эти гармоничные целесообразные организмы стали размножаться половым путем и тем самым сохранились до наших дней.

При всей примитивности этой картины, нельзя не отметить в ней рациональных представлений, гениально предвосхищавших дарвиновскую идею естественного отбора. И у Эмпедокла и у Дарвина решающая роль принадлежит случаю и отрицается телеологизм – принцип целесообразной направленности органического развития. Несмотря на свою примитивность, первые исторические формы концепции самозарождения сыграли свою прогрессивную роль в борьбе с креационизмом.

Питание и рост живых организмов Эмпедокл объяснял стремлением частиц стихий соединиться с себе подобными. Главную роль в организме, по его мнению, играет кровь. Чем больше в органе крови – тем он важнее. При умеренном охлаждении крови наступает сон, при сильном ее охлаждении – смерть. Душа умирает вместе с телом. Любопытно, что Эмпедокл, например, считал, что слух зависит от напора воздуха на ушной хрящ, который, словно колокольчик, колеблется под напором воздуха.

Аристотелю были глубоко чужды представления Эмпедокла об органическом мире и его происхождении. Мировоззрение Аристотеля проникнуто телеологизмом и отрицанием эволюционизма. При этом биологический мир как объект исследования особенно увлекал Аристотеля.

И млекопитающие, и птицы, и рыбы, и насекомые – все это вызывало у Аристотеля живой, неподдельный интерес, подлинное воодушевление и даже эстетическое восхищение. Он писал: «... Надо и к исследованию животных подходить без всякого отвращения, так как во всех них содержится нечто природное и прекрасное. Ибо не случайность, но целесообразность присутствует во всех произведениях природы, и притом в наивысшей степени, а ради

какой цели они существуют или возникли – относится к области прекрасного». Именно целесообразность органической природы делает ее прекрасной и достойной изучения.

Огромное разнообразие живых существ, поражающая их приспособленность к среде, функциональная и структурная целесообразность их строения, рост, рождение, способы размножения, смерть все эти и другие черты биологического мира интересовали Аристотеля-биолога, требовали, по его мнению, детального описания и теоретико-философского обоснования. В качестве такого обоснования у него, естественно, выступает учение о материи и форме.

Любой растительный или животный организм – это некое законченное целое, представляющее собой реализацию определенной формы. Такой организм состоит из многих неоднородных частей или органов, каждый из которых выполняет свою вполне определенную функцию, необходимую для поддержания жизнедеятельности всего организма. Выполнение этой функции и есть цель, ради которой этот орган существует. Выполнение функций органом требует, как правило, не одной, а нескольких способностей (двигаться, сжиматься и расширяться, воспринимать ощущение и др.). Поэтому орган должен состоять не из одной, а многих однородных частей. Так, рука и другие подобные части тела состоят из костей, нервов, мяса и др. К числу таких однородных частей Аристотель относит также волосы, когти, Кровь, жир, мозг, желчь, молоко и другие аналогичные вещества у животных, а у растений – древесину, сок, кору, мякоть плода и др. Эти однородные вещества и представляют собой материю, из которой образованы органы и весь организм в целом. Онтогенез он рассматривал с позиций категорий возможности и действительности. Органический рост – это актуализация возможностей, скрытых в исходной материи. Такая трактовка близка современным представлениям о том, что все особенности структуры взрослого организма зашифрованы в виде генетического кода.

Аристотель, бесспорно, был величайшим биологом своего времени. Если в области астрономии, физики, механики Аристотель во многом оставался спекулятивным мыслителем, то к живой природе он относился с исключительной наблюдательностью, проницательностью, стремился к постижению мельчайших деталей. Он вскрывал трупы различных животных, делая при этом выводы и об анатомическом строении человека; он изучил свыше пятисот видов животных, описал их внешний вид и где мог – также и строение; рассказал об их образе жизни, нравах и инстинктах, сделал множество более частных открытий. Альбомы рисунков результатов анатомического расчленения животных и их органов, именовавшиеся “Анатомиями”, служили приложениями к “Истории животных”; к сожалению, эти альбомы позднее оказались утерянными.

Но Аристотель не только описывал мир живого; он заложил традицию систематизации видов животных. Он первый поставил классификацию животных на научную основу, группируя виды не только по сходству, но и по родству. Всех животных Аристотель подразделял на кровяных и бескровных.

Такое деление примерно соответствует современному делению на позвоночных и беспозвоночных. К кровяным он относил:

живородящих – человек, киты и четвероногие, т. е., по сути, млекопитающие;

яйцеродных – птицы, яйцекладущие четвероногие (рептилии, амфибии), змеи и рыбы;

К бескровным он относил:

мягкотелые (головноногие);

панцирные (ракообразные);

моллюски (кроме головоногих);

насекомые, пауки и черви.

Человеку он отводил место на вершине кровяных. Кроме того, Аристотель описывает живые существа, которые, по его мнению, занимают промежуточную ступень между животными и растениями. Это – губки, акалефы (медузы), титни (асцидии). В свою очередь, и растения подразделяются им на высшие и низшие.

Аристотель знал, что главнейшими признаками млекопитающих являются: наличие у них органов воздушного дыхания (легких и горячей крови), что они – живородящие, питают детей молоком и др. Аристотель вводит в биологию понятия аналогичных и гомологичных частей тела, идею о сходстве путей эмбриогенеза у животных и человека, понятие “лестницы существ”, т.е. расположения живых существ на определенной шкале, и др. Отдельные ошибки Аристотеля в зоологии не идут ни в какое сравнение с богатством его действительного вклада в биологию.

Сознание греков историки называют космичным, где под космизмом понимается мировосприятие, в котором все события внутри и вне Я причастны космосу. Греки сами в своем языке раскрыли тайну понимания личности, выразив термином «сома», чт. е. не что иное, как «тело», понятие личности. Личность – это хорошо организованное и живое тело. В этом и проявляется огромный внеличный и, одновременно, возвышенный космологизм античности. Важно подчеркнуть, что единство человека и космоса не достигается в деятельности человека, оно не становится, не творится, а изначально и предзадано. Космос же представляется воплощением вечного закона круговорота.

2.3. Эллинизм как синтез восточной и древнегреческой науки

Натурфилософия представляла собой исторически первую научную парадигму – систему теоретических представлений и подходов к получению научных знаний – господствовавшую в науке о живом примерно начиная с V–IV вв. до н. э. (время основополагающих работ Гиппократ, Эмпедокла, Аристотеля и других античных мудрецов) вплоть до начала Нового Времени

(XVI–XVII вв. н. э.). При всем различии вариантов натурфилософских концепций Греции, Рима, средневековой (и ренессансной) Европы, Арабского Востока, Индии, Китая, вся натурфилософия была пронизана едиными в своей сущности идеями о том, что живые существа одушевлены, одухотворены, внутренне близки человеку. В представлении натурфилософов, весь Космос был построен по единым принципам, из единых элементов/стихий, которые наполняют собой как исследуемое живое существо, так и исследователя, поэтому "объект" (познаваемое живое) весьма тесно связан с "субъектом" (познающим человеком). Так, Гиппократ ввел представление, что четыре первоэлемента Космоса (огонь, вода, воздух и земля), проникающие в любое одушевленное и неодушевленное тело, в то же время соответствуют четырем выделениям животного организма (слизь/флегма, кровь, желчь и черная желчь) и четырем темпераментам человеческой психики (флегматики, сангвиники, холерики и меланхолики). Натурфилософские тексты были полны метафор, сравнений, аналогий и художественных образов. Они обращались не только к логическому мышлению читателя, но и к его образному видению предмета, артистическому воображению. Предмет научного изыскания формулировался в столь широких терминах, что текст фактически имел дело со всем Космосом (и поэтому заслуживал название *Opera omnia*, «повести обо всем», много раз использовавшееся в эту эпоху). В отличие от современной науки, в которой преобладает "поиск новизны", натурфилософская наука стремилась "избегать новизны". Например, средневековые европейские и арабские мыслители часто рассматривали свои труды всего лишь как комментарии к работам древних классиков (Гиппократа, Аристотеля, Галена).

Наряду с формированием умозрительных схем о происхождении живого античность постепенно накапливает эмпирические биологические знания, формирует концептуальный аппарат протобиологии. Биологические идеи и исследования Аристотеля развивали его ученики и последователи (Теофраст и др.). Как и в других областях естествознания, в накоплении биологических знаний конструктивную роль сыграла пифагорейская школа. К представителям пифагорейской школы относится Алкмеон Кротонский, которого считают основоположником античной анатомии и физиологии. О нем сообщают, что он первый начал анатомировать трупы животных для научных целей. Алкмеон признавал мозг органом ощущений и мышления и уяснил роль нервов, идущих от органов чувств (глаз, ушей) к мозгу. Он считал, что нормальное функционирование организма предполагает равновесие заключающихся в нем "сил", "стихий" – влажного и сухого, теплого и холодного, горького и сладкого и др. Нарушение этих равновесий (например, охлаждение) и является, по его мнению, главной причиной заболеваний.

Одной из древних медико-биологических школ была Книдская школа, сложившаяся еще в VI в. до н. э. под влиянием восточной медицины. Она продолжала традиции вавилонских и египетских врачей. Ее принципы нацеливали на детальное описание отдельных комплексов болезненных симптомов и требовали разработки для каждой болезни свой особой (и часто слож-

ной) терапии. Сочинения представителей Книдской школы до нас не дошли, но их фрагменты, очевидно, вошли в состав трактатов Свода Гиппократов.

С именем Гиппократов, современника Демокрита, связан тот период развития биологии и медицины, когда медико-биологические знания начали отпочковываться от религии, магии и мистицизма. С этого времени биология и медицина отказываются от объяснения биологических явлений, происхождения и сущности болезней вмешательством потусторонних, сверхъестественных сил. Гиппократ и его ученики считали, что медицина должна основываться не на умозрительных схемах и предположениях или фантазиях, а на скрупулезном, тщательном (эмпирическом) наблюдении и изучении больного на накоплении и обобщении медицинского опыта.

Гиппократ развивает идею о естественных причинах болезней. К таким причинам он относит и факторы, исходящие из внешней среды, и возраст больного, и его образ жизни, и его наследственность и др. Гиппократ учил, что лечить надо не болезнь, а больного, поэтому все назначения должны быть строго индивидуальны. Один из теоретических принципов гиппократова учения – единство жизни как процесса. Он считал, что основу всякого живого организма составляют четыре “жидкости тела” – кровь, слизь, желчь желтая и черная. Отсюда – и четыре типа темпераментов людей – сангвиники, флегматики, холерики и меланхолики. Весь организм оживотворяется пневмой – воздухоподобным веществом, которое во все проникает и все осуществляет – жизненные процессы, мышление, движение и проч.

Свод Гиппократов сложился в Косской медицинской школе, получившей свое наименование от острова Кос, где жили поколения врачей, которые считали себя потомками легендарного героя, получеловека-полубога Асклепия. Лишь некоторые из трактатов Свода могут быть приписаны самому Гиппократу; большинство же из них было написано его учениками и последователями. Из Косской медицинской школы вышли пользовавшиеся известностью и славой Праксагор и его ученик Герофил, который в первой половине III в. до н. э. считался величайшим греческим врачом. В конце своей жизни Праксагор с группой учеников переселился в Александрию и заложил здесь основания Александрийской медицинской школы.

Герофил развивал эмпирическую традицию античной биологии и медицины, выше всего ставил наблюдение и опыт. В его эпоху в Александрии уже не имел силы предрассудок, запрещавший анатомирование трупов. Более того, древние авторы сообщают слухи о том, что Герофил проводил опыты по вивисекции над преступниками, которые поставлялись ему царем. Он изучал строение и функционирование нервной системы, провел четкое различие между артериями и венами и пришел к правильному заключению (окончательно доказанному лишь несколько столетий спустя Галеном), что артерии получают кровь от сердца. Герофил впервые оценил диагностическое значение пульса, хотя связывал его с механизмом дыхания. Герофил дал подробное описание анатомии глаза, печени и других органов тела, провел сопоставительное изучение устройства человека и животных, внес существенный вклад в разработку анатомической терминологии. В сфере практиче-

ской медицины он уделял большое внимание фармакологии, действию лекарственных препаратов, особенно тех, которые изготовлялись из трав, разработке правил диеты, лечебной физкультуры.

Завершителем античной биолого-медицинской традиции был Клавдий Гален. Родился в Пергаме, в семье архитектора, изучал философию и медицину, с 162 г. жил в Риме. Гален – универсальный и плодовитый писатель и ученый. Его перу принадлежит свыше 250 сочинений.

Гален был прекрасным анатомом. Поскольку в Риме в ту эпоху вскрытие трупов было запрещено, он изучал анатомию не только человека, но и разных животных – быков, овец, свиней, собак и др. Он заметил большое сходство в строении человека и обезьяны, проводя опыты над маленькой мартышкой, которая в то время водилась на юге Европы. Физиологические воззрения Галена базировались во многом на трудах Гиппократов. Гален детально изучал центральную и периферическую нервные системы, искал связь спинно-мозговых нервов с процессами дыхания и сердцебиения. Он окончательно доказал, что артерии наполнены кровью, а не воздухом. Гален закладывал предпосылки научного экспериментального метода в биологии и физиологии. Хотя истинные закономерности работы сердца и кровообращения остались им так и не разгаданными.

С окончательным разложением первобытного общества, возникновением рабовладельческой формации, усилением классовых антагонизмов проблема происхождения человека приобретает острую идеологическую направленность и выделяется как одно из важных, ключевых звеньев в цепи мировоззренческих проблем своего времени.

Наряду с идеалистическим, креационистским пониманием антропогенеза в древности развивались и материалистические представления о естественном происхождении человека. Так, еще философы античного мира высказывали мысли о том, что происхождение человека во многом сходно с происхождением животных: те и другие образуются в результате соединения исходных стихий в части и органы, которые под действием тепла соединяются в тело. Такую концепцию развивал, в частности, великий материалист и атомист древности Демокрит. Аристотель трактовал человека как некое “политическое животное”, которое отличается от животного только наличием нравственности и на этой основе стремлением к “совместному жительству”.

В первые века нашей эры обострились социально-экономические, политические и культурные противоречия, свойственные рабовладельческой формации. Римская империя в V в. н. э. распалась под действием внутренних и внешних сил – восстаний рабов, бедноты, покоренных народов и нападений варварских племен. На смену рабовладельческому пришел феодальный строй. Формирование феодальных отношений было связано со значительными потрясениями во всех сферах общественной жизни, в том числе в области культуры и науки.

По сути, формировался новый исторический тип сознания, новый тип культуры, духовного освоения мира человеком. Его основу составляло монотеистическое религиозное сознание, в котором на первом плане – не позна-

ние мира и получение нового знания, а переживание, прочувствование мира и вера во всемогущего Бога, в существо, которое создало мир и постоянно творит его своей волей и активностью. Вмешательство божественных, потусторонних сил может проявиться в любой момент, в любой части мира. Такое прямое активное проявление действия божества и есть чудо. Природа наполнена чудесами, поэтому ни о каких ее объективных закономерностях не может быть и речи. В системе такого мировоззрения естествознание лишается своего действительного предмета, реальных целей и задач. Иррационализм и мистицизм способствовали упадку античной науки.

Одной из существенных ограниченностей античной науки являлся ее отрыв от производства, отрыв теории от практики, знания от опыта. Рабовладельческий способ производства, в котором главной производительной силой был раб, не нуждался в науке как средстве развития производительных сил. Наука развивалась отдельно от материального производства. Последнее достигло такого уровня, что смогло выделить часть людей из непосредственного участия в производстве, дать им возможность заниматься духовной деятельностью. Но античное материальное производство в результатах духовной деятельности не нуждалось. Отсюда и недооценка связи знания и опыта, непонимание познавательного значения опыта, эксперимента. Эксперимент как метод познания в античности не был известен.

И наконец, упадок античной науки во многом был обусловлен и отсутствием надежных средств хранения, обмена и передачи информации. Рукописи были дорогим, редким, а в эпоху непрерывных войн, миграций народов, исчезновения в пожарищах культур, этносов и ненадежным средством хранения информации. Как материальный носитель мысли, рукописи, к сожалению, все-таки горят. В VI в. н. э. в истории европейской культуры начался период «темных» веков.

2.4. Отношение к образованию и к науке в Средневековье

В средневековом мировоззрении отношение к природе меняется с точностью до наоборот относительно античности. Путь к истине рассматривается как результат особого поступка – акта веры, поэтому изучение природы становится второстепенным по отношению к истинам откровения. Вещь, трактуемая как выраженное слово, перестала иметь источник существования в себе. Природа в средневековом мировоззрении впервые начинает рассматриваться как прах, лишенный жизни.

В центре мировосприятия Средневековья вместо безличного космоса оказался Бог – создатель всего сущего, а монистическое видение сменилось дуалистическим. Формируются дуалистические концепции мира природы и истории: мир природы в известной лестнице творений разделяется на мир небесный и мир подлунный (земной), а история – на историю светскую и ис-

торию священную. Удваивается и способ деятельности человека, не только созерцание, но, прежде всего, вера позволяет ориентироваться в мире. Дуализм деятельности Августина выразил так: «То, что мир есть, мы видим, в то, что Бог есть, мы верим».

Именно дуализм мира и истории сделал возможным следующий шаг. Если абсолютный космологизм античности означал причастность всех событий, связанных с Я, к вселенской драме, то важнейшей истиной христианства стала мысль о том, что раскрыть смысл человеческой драмы можно лишь вчитываясь в человеческую тысячелетнюю историю. Эта истина стала кардинальной среди того, что свершилось в области историзма на рубеже классической древности и Средневековья, поскольку в ней выражен отрыв чувств и помыслов человека от природы. Вместе с евангелием верующий усваивал ту непреложную истину, что ключ к познанию мира не в естественном порядке вещей, как полагали римляне, а в истории человека. Именно здесь проходила грань между двумя культурно-историческими эпохами – античностью и Средневековьем. Это и есть отход от гармонии мира природы и бытия людей, осознание различия и самостоятельности бытия природы и этики земных поступков.

Средневековая культура положила начало процессу структурирования изначально единого и неделимого космоса. Она не разрушила гармонию космоса, но начала этот процесс, задав совершенно иной принцип гармонизации. Если гармония античного космоса изначально, она есть способ бытия сущего, то в Средневековье принцип гармонизации уже вне космоса, вне природы, это – Бог. Формируется новая целостность бытия, имеющая иерархическую структуру. В этой иерархии природа заняла нижнюю ступень.

Сравнивая чувство бытия в античности и Средневековье, заметим, что если в античности все – природа, и бытие – природа, и она в самой себе имела причину своего существования, то средневековая природа говорит о Боге. Весь внешний мир есть знак или символ внутреннего мира, это произнесенное слово, творящее божественное Слово.

В эпоху Средневековья возникает не просто иное понимание природы, но само движение мысли по поводу природы начинает осуществляться в ином культурном пространстве. Оно формируется двумя взаимоисключающими мировоззренческими установками: античной и библейской мифологиями. Изваянию античного космоса противостоит суверенный мир библейской истории «олам», или мир как история. Внутри «космоса» даже время дано в модусе пространственности. Внутри «олама» даже пространство дано в модусе временной динамики – как вместительница необратимых событий.

Философ-мистик Якоб Беме так передавал чувство природы в христианской культуре Средневековья: весь внешний видимый мир всем своим существом есть знак или фигура внутреннего духовного мира. ... Это произнесенное слово, божественная телесность, которыми рождены и осуществлены все вещи. ... Знать природу значит суметь подслушать истинный язык – магический, ангельский или райский, язык, в котором форма сущест-

ования вещи есть одновременно и форма ее значения. Природа оказывается лишь древнейшим писанием.

В средневековом мировоззрении природа начинает рассматриваться как прах, лишенный жизни, впервые человек получает право господствовать над природой. Анализируя изменения, происшедшие в отношении человека к природе, Л. Уайт отмечал, что в эпоху античности каждое дерево, каждый ручей, каждый водный поток, каждый холм имели своего духа-защитника... Прежде чем срубить дерево, вырыть шахту, перекрыть речку, важно было расположить в свою пользу того духа, который владел определенной ситуацией, и позаботиться о том, чтобы и впредь не лишиться его милости. Разрушив языческий анимизм, христианство открыло психологическую возможность эксплуатировать природу в духе безразличия к самочувствию естественных объектов... Христианство не только установило дуализм человека и природы, но и настояло на том, что воля Божия именно такова, чтобы человек эксплуатировал природу ради своих целей.

Познание природы человеком средневековой эпохи подобно расшифровке текста. Считается, что Бог управляет всеми вещами через божественный закон судьбы, который он установил и которому сам подчиняется. Поэтому исследование природы как таковое отсутствует, с природой связаны искусство и ремесло. Изучение природы становится делом второстепенным по отношению к истинам откровения. Путь к истине не в размышлении, а пролегает через особый поступок – акт веры. Понятно, что о «природопознании» за отсутствием самой «природы», растворенной в теологии, пока не могло быть и речи.

Познавательный контекст поглощен теологическим. Греки верили, что все несчастья от слепоты разума, что в сфере знания, чистого мышления следует искать спасение. Латиняне стали толковать несчастья как грех, как следствие неправильного поступка. Интеллектуализм в отношениях «человек – природа» сменяется волюнтаризмом, созерцание – действием.

Рациональное и ценностное еще не разведены абсолютно, например, Боэций определяет вечность как совершенное обладание сразу всей полнотой бесконечной жизни, но в движении познания уже наметилась тенденция будущего разрыва и противопоставления научного и морального, ценностного и рационального. Обеспечивался указанный разрыв природного и человеческого в тесной связи со становящимся в христианстве историзмом, согласно которому мир не пребывает в покое, как античный космос, а разворачивается как история, имеющая свое начало, кульминацию и конец. Считалось, что Природа вечна и неизменна, а человеческий мир имеет историю.

Представление о природе в этот период опиралось прежде всего на ветхозаветное сказание о сотворении мира: мир создан Богом, он – реальное воплощение его идей; во всех явлениях природы видели проявление божественного промысла. Вера считалась необходимой предпосылкой познания природы, физика – лишь вспомогательной наукой религиозной метафизики, а природа – иллюстрацией истины божественного откровения. Средневековое воззрение на природу хорошо выражено в словах Фомы Аквинского – “со-

зерцание творения должно иметь целью не удовлетворение суетной и преходящей жажды знания, но приближение к бессмертному и вечному”. Если для человека античности природа – действительность, то для человека Средневековья – лишь символ божества.

Учение о природе опиралось на идею миропорядка, выражающего божественный замысел. Образ мира – единое, логически стройное целое. В нем познается замысел творца, создавшего природу для человека. Утверждая, что “все вещи в мире созданы для человека, и день, и ночь работают на человека, и постоянно служат ему”, что “вселенная устроена столь чудесно для человека и ради человека, и на пользу ему”, Раймунд Сабундский только сформулировал представление, общее для того времени.

Признание реальности мира во времени и пространстве сочеталось с уверенностью, что за этим несовершенным миром вещей существует мир трансцендентный, и именно он составляет предмет и цель изучения природы. “Поскольку начало всех вещей, – писал Фома Аквинский, – находится вне мира – в Боге, – то и последней целью всех вещей должно быть благо, находящееся также вне мира”. Поэтому мир символов для средневекового человека представлялся более реальным, чем земной, ощущаемый. Таким выступает он в сочинениях средневековых авторов.

Символическое видение мира – одна из характерных черт средневекового мышления, для которого природа есть не что иное, как аллегория религиозной идеи, отражающей и защищающей авторитарно-иерархическую систему общественного устройства того времени. Природа, по Венсану де Бове, “как бы книга, написанная перстом Божьим”.

В эпоху, когда в Западной Европе распространились учения Аристотеля и Платона (XII–XIV вв.), в значительной степени искаженные в интересах богословия, центральным в средневековой схоластике стал спор между номиналистами и реалистами. Реализм зрелого средневековья признавал подлинное существование универсалий; номиналисты считали, что сущность вещей выражают только индивиды, универсалии же являются лишь словесным обозначением этой сущности. Номиналисты нередко вступали в противоречие с догмами церковного вероучения. В номинализме – начало рационального взгляда на природу. Спор между реалистами и номиналистами нашел отражение и в естественно-научных сочинениях средневековых авторов.

Средневековая мысль еще скована страхом перед церковной ортодоксией, мистической верой, но в то же время вера иногда отступает перед мощью реального опыта, имеющего дело с фактами, составляющими содержание повседневного бытия. Это противоречие средневекового сознания порой выступало в остродраматической форме, как, например, в сочинениях и самой личной судьбе выдающегося мыслителя XIII в. Роджера Бэкона.

Роджер Бэкон подверг решительной критике схоластику и веру в авторитеты, темпераментно и язвительно обличал он пороки духовенства и феодальной знати, невежество. Церковь не могла простить ему этого. Он был лишен кафедры в Оксфорде и поставлен под строгий надзор монахов ордена францисканцев, а затем брошен в монастырскую темницу, откуда вышел

дряхлым, больным стариком накануне смерти. В своем главном сочинении “Opus Majus” он утверждал, что не авторитеты, а наблюдения и опыт являются надежными источниками и мерилami подлинного научного знания.

Это утверждение было крайне важным, переломным моментом в развитии науки. Вспомним, что в донаучный период развития естествознания отсутствовала базовая структура науки – экспериментально-гипотетические методы. Эвклид создал развитую систему аксиоматики, которые использовались во всех других науках. При этом основные положения брались «из головы», а дальше с использованием метода дедукции, опираясь на аксиомы, выводились другие логические положения. Рождер Бэкон, посягая на непререкаемый авторитет Аристотеля, писал, что “простой опыт учит лучше всякого силлогизма”. Философия, по Роджеру Бэкону, – общая теория познания, дающая направление другим наукам, но и сама она должна основываться на данных других наук. Наиболее существенными Роджер Бэкон считал физико-математические знания, к которым он помимо математики относил все известные в то время разделы физики, астрономию, алхимию, земледелие, знания о растениях и животных. Ценность науки – в практической пользе, которую она может принести. От развития науки “зависит благосостояние всего мира”, писал он в “Письмах о могуществе и тайных действиях искусства и о ничтожестве магии” и стремился раскрыть возможные практические применения научных знаний для совершенствования механизмов и машин, приемов и способов строительства, возделывания растений, разведения животных, сохранения здоровья. Он мечтал о летательных машинах, повозках, движущихся без помощи животных, кораблях, плывущих без парусов и т. п. Надежда на всемогущую магию, утверждал он, нелепа и бесплодна.

Критикуя схоластику, отвлеченные рассуждения, он настаивал на том, что описания явлений природы должны быть не только математически точными, но приближаться к математическому выражению. Стремление к точному мышлению, к математической обработке результатов наблюдения и опыта выразилось и в выборе тех биологических явлений, которыми интересовался Бэкон. Считая оптику важнейшей из физических наук, он занимался изучением строения и функционирования глаза.

Несмотря на различие между живыми и неживыми телами и те и другие, по Бэкону, построены из одних и тех же материальных частиц. Живые существа, по мысли Бэкона, находятся в тесной зависимости от окружающей среды, солнечного света, тепла и т. д.

Взгляды, которые развивал Роджер Бэкон, и сама его жизнь были героическим подвигом. Роджер Бэкон, безусловно, намного опередил свое время, но даже гениям не дано целиком вырваться из своей эпохи.

В историко-философской литературе стало почти традицией непомерно сближать и даже отождествлять взгляды Роджера Бэкона со взглядами его великого однофамильца – Фрэнсиса Бэкона, творившего в XVI–XVII вв., т. е. на рубеже науки нового времени. Для такого отождествления нет оснований. Как бы ни был велик тот или иной исторический деятель, как бы далеко он ни заглянул вперед, он остается и не может не оставаться сыном своего вре-

мени. Таков был и Роджер Бэкон. Хотя он и выступал в защиту рационального начала против мистической веры средневековья, но порвать с ней он не смог. Говоря о наблюдении и опыте как источнике знаний, он отводит им все же подчиненное место по сравнению с “внутренним опытом”, озарением, исходящим от божественного начала, мистического трансцендентального разума. Вечные истины и подлинная сущность вещей постигаются лишь в божественном откровении. Запальчиво и остро критикуя схоластический метод, Роджер Бэкон не мог полностью отбросить его. Для этого в то время еще не хватало знаний, и Бэкону нужно было приложить большие усилия и огромную изошренность ума, чтобы раскрыть несовершенство этого метода и очистить его, по крайней мере, от веры в магические начала, предрассудков, слепого следования за авторитетами.

Церковь позаботилась о том, чтобы труды Бэкона не увидели света, и его главное сочинение впервые было опубликовано только в 1733 г. Поэтому его идеи, естественно, не могли оказать влияния на современников. Но они свидетельствуют о том, что уже в XIII в. зарождались принципы эмпирической науки. Бэкон намного опередил свое время, однако время опытного естествознания еще не пришло.

В средневековых текстах, имевших в известной мере естественно-научный характер, естественно-научное и образное видение мира как бы сливаются. Это не позволяет выделить в них собственно биологические знания. Поэтому о биологии в Средние века можно говорить очень условно. В это время наука вообще и биология в частности еще не выделились в самостоятельные области, не отделились от целостного религиозно-философского, искаженного восприятия мира. Средневековая биология – скорее отражение средневековой культуры, нежели отрасль естествознания с собственным предметом изучения.

Источниками сведений о биологических предприятиях в период раннего Средневековья служат сочинения типа “Физиолога”, “Бестиария” и т. п. В этих книгах содержались описания упоминаемых в Библии животных и фантастических чудовищ, а также рассказы по мотивам (весьма вольно истолковываемых) из жизни животных, целью которых были религиозно-нравственные поучения. “Физиолог” в рукописном виде имел хождение на многих европейских и восточных языках; в X–XI вв. он был переведен на славянский язык в Болгарии, откуда распространился и на Руси.

От сочинений этого типа мало отличаются и так называемые “Шестодневы”, излагавшие библейскую легенду о шести днях творения. Они возникли в первые века христианства. На Руси в X–XI вв. был распространен “Шестоднев” экзарха Иоанна болгарского, представлявший компиляцию из ранее созданных “Шестодневов” с привлечением сведений, взятых у античных авторов. В упомянутом сочинении приведена классификация животных, взятая у Аристотеля, но сильно упрощенная и искаженная. Так, в один “образ” (т. е. в группу) животных, именно птиц, отнесены летучие мыши и летающие насекомые.

Сведения о животных и растениях содержались в “Поучении Владимира Мономаха” (XI в.), ходившем в списках на Руси, и в других источниках.

Наиболее фундаментальными источниками сведений о биологических знаниях средневековья являются многотомные сочинения энциклопедического характера Альберта Великого и Венсана де Бове, относящиеся к XIII в. В энциклопедии Альберта Великого есть специальные разделы “О растениях” и “О животных”. Детальные описания известных в то время видов растительного и животного царств во многом заимствованы у древних, главным образом у Аристотеля.

Следуя за Аристотелем, Альберт связывал жизнедеятельность растений с “вегетативной душой”. Развивая учение о функциях отдельных частей растений (ствол, ветви, корни, листва, плоды), Альберт Великий отмечал их функциональное подобие с отдельными органами у животных. В частности, корень он считал тождественным рту животного. В средние века было обнаружено наличие растительных масел и ядовитых веществ в плодах некоторых растений. Были описаны разнообразные факты по селекции культурных растений. Идея изменяемости растений под воздействием среды выражалась в довольно фантастических утверждениях, будто бук превращается в березу, пшеница – в ячмень, а дубовые ветви – в виноградные лозы. Растения в сочинениях Альберта располагались в алфавитном порядке.

Зоологические сведения у него представлены также весьма подробно. Они даются, как и ботанические, в чисто описательном плане со ссылками на Аристотеля, Плиния, Галена как на высшие авторитеты. Деление животных на бескровных и обладающих кровью заимствовано у Аристотеля. Физиология сводится исключительно к описанию, нередко весьма выразительному, поведения и нравов животных. В духе Средневековья антропоморфных воззрений говорилось об уме, глупости, осторожности, хитрости животных. Механизм размножения у животных излагался по Гиппократу: семя возникает во всех частях тела, но собирается в органах размножения. У Аристотеля было заимствовано представление о том, что женское семя содержит материю будущего плода, а мужское, кроме того, побуждает эту материю к развитию.

На энциклопедию Альберта во многом похож свод средневековых знаний – “Зеркало природы”, принадлежавший Венсану де Бове.

В естественно-научной части энциклопедии де Бове речь идет о растениях и животных. Сведения о растениях заимствованы из средневековой поэмы “О силах трав”. Описания животных у Бове подробны и образны. Кювье отмечал, что рыбы и птицы у де Бове описаны точнее, чем у Альберта Великого, хотя источники у того и у другого были, по-видимому, общими – сочинения Плиния и энциклопедические “Начала” епископа VI в. Исидора Севильского. Во многих случаях описания де Бове содержат сведения о практической пользе тех или иных растений или животных. Млекопитающие подразделены на домашних и диких. Отдельная книга посвящена пресмыкающимся и насекомым, особое внимание уделено описанию поведения пчел. Специально выделены рассуждения о принципах зоологии. Психологии, анатомии и физиологии отведено несколько книг. В них говорится о пяти чувств-

вах, о так называемом “общем чувстве”, о бодрствовании, сне и сновидениях, содержатся характерные для Средневековья рассуждения о видениях ангелов и бесов, об экстазе, восхищении и пророческом даре. Анатомическая часть содержит подробное описание человеческого тела, составленное по данным античных и частично арабских авторов.

В сочинениях средневековых авторов многое носит символический характер. Растение или животное часто интересуют автора не столько сами по себе, сколько как символы, обозначающие и выражающие идею творца.

Уши, по словам Венсана де Бове, предназначены воспринимать слова людей, глаза же, зрящие творения, – воспринимать слово Божие. Соответственно этим задачам глаза расположены спереди, а уши по бокам, как бы обозначая то, что наше внимание должно быть прежде всего обращено на Бога, и лишь потом на ближнего.

За животными, равно как и за растениями, закрепились символические знаки, толкуемые в строго определенном, не терпящем разночтений, смысле. Это во многом определяло их собственно биологическое описание. В мире животных агнец и единорог – символы Христа; голубь – символ Святого Духа; дракон, змей и медведь – символы дьявола и т. п. В мире растений виноградная лоза – знак Христа; лилия – невинность; кедр – стойкость и т. п.

В этой связи интересен особенный принцип классификаций растений и животных в трактате “О поучениях и сходствах вещей” доминиканского монаха Иоанна де Санто Джеминиано из Сиены (первая четверть XIV столетия). Расположение и здесь алфавитное, но не по объекту природы, а по символам, которыми служили те или иные растения или животные. Так, сведения о льве – символе мужества надо было искать на слово “мужество”.

Источниками сведений не только о химических, но и биологических знаниях могут служить алхимические трактаты. История алхимии обычно начинается с IV в. н. э. В течение примерно тысячелетия алхимики пытались с помощью химических реакций, протекающих в сопровождении специфических заклинаний, получить философский камень, способствующий превращению любого вещества в золото, приготовить эликсир долголетия, создать универсальный растворитель. В качестве побочных продуктов их деятельности появились многие научные открытия, решения практически важных задач, были созданы технологии получения красок, стекол, лекарств, сплавов, разнообразных химических веществ и т. п. Алхимические исследования, несостоятельные теоретически, весьма способствовали развитию экспериментального естествознания. Алхимия продолжала практическую химию и практическую металлургию египтян. Однако до распространения христианства ни в Греции, ни в Риме собственно алхимические исследования не проводились. Алхимия возникла с приданием химической и металлургической практике мистического характера, с установлением связи практики с астрологией и магией. Вначале христианство выступало против алхимии, считая это делом дьявола, но потом стало относиться к ней терпимо.

Алхимики оперировали не только с объектами минерального царства, но и с растительными и животными объектами. “Книга растений” знаменитого алхимика XV столетия Иоанна Исаака Голланда представляет значительный интерес как своеобразный алхимический свод биологических знаний. Изучая процессы гниения, брожения, алхимики познакомились с химическим составом растительного вещества.

Другая проблема, которой занимались алхимики – самозарождение.

Рецепт 1: “Положи в горшок зерна, заткни его грязной рубашкой и жди, через 21 день появятся мыши”.

Рецепт алхимика XVII в. Ван-Гельмонта, который был последователем Аристотеля, считал, что лягушки заводятся из ила, а насекомые, черви заводятся сами собой – выдолби углубление в кирпиче, положи в него истолченной травы базилика, закрой вторым кирпичом, выставь на солнце и через несколько дней запах базилика, действуя как закваска, видоизменит траву в скорпиона.

Часто ничего не получалось, и считали, что не нашли нужный рецепт.

Парацельс решил изготовить в колбе человека – гомункулюса. Его рецепт: “Возьми известную человеческую жидкость и оставь гнить ее сперва в запечатанной тыкве, потом в лошадином желудке 40 дней, пока не начнет двигаться и копошиться, что легко заметить. Получится что-то прозрачное и без тела, и если его потом ежедневно втайне и осторожно с благоразумием питать человеческой кровью и сохранять в темноте, то произойдет настоящий живой ребенок, но только очень маленького роста”. Парацельс оставил себе столько лазеек, что всегда мог оправдаться.

Старый философ символизирует зрелую мудрость. Открытая книга перед ним представляет Природу, а в реторте – миниатюрная Вселенная, через исследования которой он открывает законы, управляющие жизнью и смертью. Этим знанием он не только освобождает свою душу, но и делает вклад в возрождение мира.

Альберт Великий тоже считался знаменитым алхимиком. О нем говорили, что он был “велик в магии, силен в философии и непревзойден в теологии”. Он был воспитателем Фомы Аквинского в алхимии и философии. Став мастером магических наук, Альберт начал конструирование автомата, который он наделил способностями к речи и мышлению. Фома Аквинский разбил этот 30-летний труд – андроид, но несмотря на это Альберт оставил Фоме свои алхимические формулы, включая секрет Философского Камня.

В связи с врачеванием к изучению животных и растений допускалось иное, порой чисто практическое отношение. Лечебные действия трав и минеральных веществ становились предметом специального интереса врачующих монахов позднего Средневековья.

Вопрос об инстинктах и поведении животных и человека рассматривал Роджер Бэкон. Сравнивая поведение животных с сознательной деятельностью человека, он считал, что животным свойственны только восприятия, возникающие независимо от опыта, тогда как человек обладает разумом.

В “Учении о перспективе” он пытался подойти к объяснению душевных явлений, исходя из оптико-геометрических представлений. “Перспектива”, в понимании Р. Бэкона, имела широкое толкование, оно включало объяснение зрительных ощущений. Но и Р. Бэкон при всей оригинальности оставался в своих оптико-геометрических изысканиях в пределах традиции арабской физики (Вителло, Альгазен).

Венсан де Бове также довольно широко пользовался античной и арабской литературой. Арабо-язычная литература X–XII вв. стояла на более высоком уровне, чем западноевропейская литература того же времени. Сочинения Ибн Рошда (Аверроэса), “Канон медицины” Ибн Сины (Авиценны) – ярчайшие тому подтверждения.

Абу Али Ибн Сина (Авиценна) родился в 980 г. в селении Афшана под Бухарой, а умер в 1037 г. в изгнании. Похоронен он в городе Хама-дан (“все знаю”). Над его могилой возвышается ажурная башенка с 12 гранями – по числу наук, которыми он овладел. Среди них – химия, физика, астрономия, геология, математика, лингвистика, история и философия. Однако мировую известность ему принесла медицина. Написанный им “Канон врачебной науки” стал второй после Библии печатной книгой в Европе и до сих пор остается учебным пособием для многих медиков.

«Канон медицины», «Книга исцелений» Ибн Сины наряду с изложением, комментированием античных авторов содержали оригинальные данные и мысли в области медицины и биологии. Особенно обширны и интересны в них сведения по физиологии.

Авиценна стал признанным целителем в 16 лет после того, как помог излечить от затяжной депрессии эмира Бухары. Эмир отблагодарил юношу, открыв ему доступ в свое знаменитое книгохранилище. В 18 лет он закончил изучение основных наук, но молодой энциклопедист не стал кабинетным ученым. Попал в изгнание, отказавшись служить новому правителю. Жизнь в изгнании оказалась для него полна опасностей и превратностей судьбы. Он был визирем, был обвинен в государственной измене и едва избежал смертной казни, мог погибнуть во время неудачных военных походов эмира.

Вслед за Гиппократом он пришел к выводу, что “ все, что ищется для мудрости, все эт. е. и в медицине”.

Эксперимент с барашками, содержащимися в одинаковых условиях и получающими обильный корм, но рядом с клеткой одного из них находился волк, подсказал Авиценне, что дурные мысли и чувства могут быть пагубны и для человека. Поэтому меланхолию он лечил не только лекарствами, но и развлечениями.

Современная медицина считает, что в малых дозах алкоголь защищает от рака и сердечно-сосудистых заболеваний, так как в вине есть антиоксиданты.

Авиценна утверждал, что если придать индийцу натуру славянина, то индеец заболит или даже погибнет. То же будет со славянином, если ему придать натуру индийца. Ну, чем не предостережение против массового увлечения йогой в России.

Две любопытные легенды о детстве будущего целителя. В нем рано проявился пытливый ум, склонность докапываться до истины. Едва научившись говорить, он якобы спросил маму: “Почему со мной бывало то светло, то темно?” Мать долго ломала голову, пока не вспомнила: когда ей надо было заниматься своими делами на кухне, она накрывала сына-младенца тазом, чтоб его не поцарапала кошка.

Согласно другой легенде еще раньше тяги к знаниям в Авиценне пробудилось чувство справедливости. Однажды, купая его в тазу, мать случайно обронила золотой перстень в воду, а потом выплеснула его в яму. Когда пропажа обнаружилась, подозрение пало на служанку, и та была незаслуженно наказана. Научившись говорить, сын восстановил справедливость. “Мама, извинись перед служанкой!” – сказал он и указал на яму, где надо было искать потерянный перстень.

Авиценна быстро и безошибочно ставил диагноз. Он различал 48 разновидностей пульса и 28 видов дыхания, которые подсказывали ему, чем болен пациент.

До сих пор в медицине применяется около 70 лекарственных средств, которые впервые ввел в обращение Авиценна. Это камфора, ревень, мускус и др.

Непреходящее значение имеют его рекомендация периодически менять лекарства, “чтобы естество к ним не привыкало”, и утверждение, что любую болезнь легче предотвратить, чем лечить. Благодаря профилактическим мерам он многих спас от эпидемий чумы и холеры.

Он первым установил, что состав мочи отражает не только возникновение болезни, но и каждую фазу ее течения. Когда пациенту приходится сдавать этот анализ, вряд ли он задумывается о том, кому обязан такой рекомендацией: “Это должна быть первая утренняя порция мочи, выделение которой нельзя откладывать на долгое время. Встав после ночного сна, больной не должен до мочеиспускания пить воду и принимать пищу”.

А между тем сбор мочи для исследования, как и многие другие привычные теперь процедуры, включая подготовку пациента к операции и наложение швов после нее, по сей день остаются такими же, какими они впервые описаны в “Каноне врачебной науки” Авиценны. По его методу накладываются некоторые повязки, вправляется плечо при вывихе, выправляется позвоночник с помощью особых досок, свежие раны обрабатываются вином или спиртом.

Все это прочно вошло в повседневную медицинскую практику, и мало кого заботит авторство подобных нововведений.

Субстратом любых жизненных и психических явлений Ибн Сина считал пневму – летучую субстанцию, зарождающуюся из четырех паробразных соков организма. Пневма, согласно Ибн Сине, может быть носителем различных, в том числе и душевных сил, но они и присущи ей изначально. Развивая эту точку зрения, Ибн Рошд, в противоположность учению Фомы Аквинского, допускал смертность души.

Интересен философский подход целителя-мыслителя к накоплению человечеством интеллектуального богатства. Он полагал, что благородные дела и мысли людей не умирают. Они как бы собираются в некоем хранилище.

Авиценна как мыслитель оказался сродни европейским гигантам эпохи Возрождения. Его почитали Леонардо да Винчи, Микеланджело, Фрэнсис Бэкон за труды по эстетике и философии, которые стали своего рода мостом между античным миром и Ренессансом.

В поэзии Авиценна стал основателем нового жанра – философского.

Он написал трактат “Живой, сын Бодрствующего”, в котором рассказывал о вечно странствующем старце, побывавшем даже в аду и вернувшемся обратно на Землю. Отголоски этого сюжета в “Божественной комедии” Данте и в романе арабского писателя Ибн Туфейля “Философ-самоучка”, где действие происходит на необитаемом острове. Даниель Дефо, автор “Робинзон Крузо”, был знаком с ним.

Не потерял своей остроты вопрос: “Неужели мир так и не удостоится чести, чтоб им правили мудрецы?”

Назовем еще три сочинения, посвященные частным областям практической описательной биологии: “Травник из Гланстобери” (первая половина X в.), содержащий подробное описание лекарственных растений, труд лондонского врача и натуралиста Эдварда Уоттона “О различии животных” (первая половина XVI в.) и, наконец, один из первых трудов по описательной энтомологии (XVI в.) лондонского врача Моуфета. Эти сочинения не содержат сколько-нибудь существенных теоретических обобщений.

В пору зрелого Средневековья пробудился заметный интерес к природе. Этот поворот к реальному миру, быть может, раньше, чем в других сферах, нашел отражение в поэзии. Весенние песни средневековой лирики воспринимали как непосредственные чувственные жизненные ценности те же самые предметы, которым призрачная абстракция религиозной символики придавала значение лишь в силу их косвенного сверхчувственного отношения. Это был, правда, еще слабый, противовес теологическим воззрениям на природу. Знаменем нового мироощущения было появление таких высокохудожественных повествований, как “Божественная комедия” Данте, “Витязь в тигровой шкуре” Руставели, “Искандер-Намэ” Низами.

Круг тогдашних представлений о животных и растительности дальних стран расширяли поэтические описания путешествий в заморские края. Так, например, византийский поэт Мануил Фил (XII–XIV вв.) побывал в Персии, Аравии, Индии. Его перу принадлежат три стихотворных сочинения, содержащих большой познавательный биологический материал. Это поэмы “О свойствах животных”, “Краткое описание слона” и “О растениях”. Фил любил рассказывать об экзотических, иногда фантастических, зверях. Однако и фантастические образы животных сложены у него из вполне реальных, хорошо известных и точно переданных элементов, отражавших уровень зоологических знаний XIV в.

Изучение истории биологических знаний в Средние века убеждает в том, что и в этой области продвижение вперед достигалось в напряженной борьбе между рациональным и теолого-мистическим взглядами на природу. Господство феодальных отношений, раздробленность и изоляция, низкий уровень техники и всемогущество церкви, характерные для феодализма, задержали

прогресс человеческих знаний, но не смогли его остановить. Рост городов, ремесленного производства и товарных отношений подточили устои феодализма. После тысячелетнего существования наступил период его быстрого разложения, ускорилось развитие производительных сил, а вместе с ним и развитие науки и техники; начал изменяться и сам тип мышления. Религиозно-догматическое мышление и сопровождавшее его символично-мистическое восприятие мира начали вытесняться рационалистическим мировоззрением, верой в опыт как главный инструмент познания.

2.5. Эпоха Возрождения и революция в идеологии и естествознании

Социальной основой развития естественных, в том числе и биологических, наук в XV–XVIII вв. явилось вызревание в рамках феодального общества новых, капиталистических общественных отношений. Быстрый рост производительных сил, более полное и разностороннее использование природы, открытие нового источника сырья и драгоценных металлов, а также новых рынков в результате многочисленных путешествий и расширения торговли – все это изменило экономику Европы и привело к перевороту в общественной жизни европейских стран.

Этот переворот происходил отнюдь не в мирной обстановке. Эпоха первоначального накопления капитала – время жесточайшей безудержной эксплуатации трудящихся, экспроприации земли у крестьян, физического уничтожения туземцев в новооткрытых «заморских» странах, обостренной конкуренции, борьбы внутри эксплуататорской верхушки.

Период ломки феодальных отношений и перехода к капитализму не совпадал по времени в различных странах и отличался в каждой из них определенным своеобразием. В Италии, например, так называемая эпоха Возрождения началась уже в XIV в. В XV–XVI вв. она достигает здесь расцвета. Однако затем Италия в силу ряда причин начала отставать в развитии капитализма от Англии и Франции.

В Голландии и в Англии ломка феодальных отношений происходила на протяжении XVI–XVII вв.

Во Франции она происходит в XVIII в. и завершается Великой французской буржуазной революцией 1789 г.

Германия вплоть до начала XIX в. была экономически отсталой, политически раздробленной, капиталистические отношения были развиты крайне слабо.

В России разложение феодализма в основном завершилось к середине XIX в., хотя остатки его сохранялись и давали знать о себе до начала XX в.

Переворот в социальной структуре европейских стран, завершившийся буржуазными революциями, вызвал коренные сдвиги и в общественной идеологии.

В XIV–XVIII вв. было воскрешено лучшее из культурного достояния античного мира. Великие достижения греческих философов, ученых, худож-

ников становятся в эпоху Возрождения образцами для подражания. Начинается ломка канонов схоластического, догматического мышления Средневековья, идеологии феодального общества. Развертывается напряженная борьба против сковывавшей человеческий разум духовной диктатуры церкви.

2.5.1. Изобретение книгопечатания

Величайшее значение имело изобретение книгопечатания. В 40-х годах XV в. Иоганн Гутенберг ввел печатание при помощи наборных литер.

Если о жизни и работах кого-либо из великих людей до нас дошли скудные сведения, то услужливое воображение легко заполняет недостающие пробелы в биографии, и полная картина его жизни легко создается, к услугам читателей и "науки". Так случилось и с Гутенбергом.

Хенне (Иоганн) Генцфлейш фон-Зульгелох (имя отца) родился в Майнце, происходя из старого дворянского рода этого города; про его мать мы знаем мало, и лишь приняв ее фамилию Гутенберг увековечил ее память.

Что мы знаем о Гутенберге.

Годом его рождения считается условно и приблизительно – 1400 г.

О детских годах и об обучении Гутенберга почти ничего не известно, кроме того, что у него было несколько братьев и сестер.

В 1420 г., в результате неурядиц между дворянством и мещанством Майнца, многие представители дворянства, в том числе и семья Генцфлейшей-Гутенбергов, должны были покинуть город. С этого момента теряется нить сведений о Гутенберге до 1434 г., которым датирован документ, показывающий, что первый книгопечатник находился в это время в городе Страсбурге; затем он побывал в Майнце и вновь вернулся в Страсбург, где, очевидно, обосновался и, может быть, женился на некоей Анне. Неизвестно где провел Гутенберг свою молодость до 1434 г., фантазия некоторых его биографов направляет его в эти годы и в Голландию, и в разные города Германии, и в Чехию. Достоверно лишь, что он поселился в Страсбурге без всяких средств к жизни, обладая познаниями в разных ремеслах. Здесь он создал товарищество, в котором играл главную роль, так как известно, что ему по договору этого товарищества полагалась половина всех доходов. Доходов с чего? Каким ремеслом занималось это товарищество? Это в точности неизвестно. Известно, что товарищество занималось выделкой „зеркал" (Spiegein), но трудно сказать, были ли это зеркала из стекла или это было книгопечатание, так как "Spiegel" – немецкое название лубочных книг с картинками. Речь шла также о каком-то прессе, изготовленном столяром Конрадом Заспахом, предназначение которого непонятно. Есть свидетельства, что Гутенберг делал какие-то опыты втайне от компаньонов. Может быть, это были попытки печатания подвижными буквами?

Гутенберг жил в Страсбурге на острове, в доме около монастыря св. Арбогаста; в 1444 г. бродячая шайка арманьяков напала на Страсбург и разграбила как этот монастырь, так и прилегающие дома; вероятно, мастерская

Гутенберга также была уничтожена. После этого вновь теряются следы Гутенберга почти до 1448 г., когда мы застаем его в родном городе – Майнце.

При раскопках, произведенных в 1856 г. в подвале того дома в Майнце, где в 1450 г. помещалась первая известная нам типография Гутенберга и Фуста, было найдено несколько обломков дерева, на одном из которых сохранилась надпись: I. MCDXLI. G – которую прочли как "1441, Иоганн Гутенберг". Реконструкция показала, что эти обломки могли быть остатками печатного пресса; если предположить, что ученые были далеки от излишнего увлечения, то найдены, действительно, остатки пресса, на котором великий изобретатель мог делать опыты печатания, живя в Страсбурге, и который он затем перевез в Майнц.

Здесь Гутенберг всецело отдается работе по печатанию подвижными буквами; но у него нет денег, и он вынужден обратиться к богатому мещанину Иоанну Фусту, который в августе 1450 г. дает Гутенбергу 800 золотых гульденов на оборудование типографии, с тем, что и все расходы по приобретению бумаги, красок, металлов несет Фуст, в сумме 300 гульденов ежегодно. За это Фуст получает 6 %. По уговору, все доходы с предприятия делятся пополам между компаньонами. Но в 1452 г. вместо 300 гульденов ежегодно Фуст дает в дело 800 гульденов одновременно, с тем, что в случае неплаты всего долга ($800 + 800 = 1600$ гульденов+проценты) вся типография поступает в полную собственность Фуста.

Работы в типографии идут успешно, и в дело принимается (в 1452 г.) в качестве подмастерья молодой Петр Шеффер из Гернсгейма, чрезвычайно способный человек, бывший в Парижском университете в 1449 г. переписчиком (каллиграфом), быстро не только усваивающий во всем объеме искусство Гутенберга, но и вносящий, вероятно, усовершенствования. Фуст, считая более выгодным изгнать из дела Гутенберга, может быть, поссорившись с ним, предъявляет требование о возврате денег; но все полученные суммы вложены в дело, и Гутенберг вынужден снова предстать перед судом, который не считаясь, конечно, с моральными правами Гутенберга, решает дело в пользу Фуста, и 6 ноября 1455 г. вся типография отнимается у Гутенберга и переходит в руки Фуста и Шеффера. В пользовании Гутенберга остается только один из комплектов отлитых шрифтов, принадлежавший Гутенбергу до компании с Фустом (которым печатались Донаты).

Между тем как Фуст и Шеффер, успевший жениться на дочери Фуста – Христине, продолжают работы, начатые Гутенбергом, гениальный изобретатель находит нового компаньона, майнцкого синдика Конрада Гюмери, отливая новые шрифты и печатая новые книги.

Так продолжалось до 1462 г.; ревниво охраняя тайну нового искусства, обе типографии продолжали издательство. В 1462 г. город Майнц вновь стал предметом междоусобий – на этот раз между графом Дитером фон Изенбургом, занимавшим кресло архиепископа в Майнце и попавшим в немилость папы, и графом Адольфом Нассауским, которому папа передал майнцское архиепископство.

Обе типографии приняли участие в борьбе, выпуская воззвания, причем Гутенберг был на стороне Адольфа. Последний, после осады города 28 октября 1462 г., вышел победителем; Майнц был подвергнут разграблению, типография Фуста и Шеффера была разгромлена. Гутенберг же, в благодарность за его поддержку при помощи печатного слова, был назначен с 1465 г. на службу нового архиепископа и получал небольшой паек (каждый год – новое платье, двадцать мер зерна и два воза вина) и доступ к столу архиепископа в Эльтвилле, в двух часах езды от Майнца по р. Рейн; там жили некоторые его родственники. Двум из них, Генриху и Николаю Бехтермюнце, Гутенберг передал в аренду свою типографию, перевезенную в это время в Эльтвилль, арендные же деньги шли на покрытие старого долга Конраду Гюмери.

Пожив недолго в покое после своей тяжелой и зависимой от кредиторов жизни, Гутенберг умер в начале 1468 г.; днем его кончины условно считают 2 февраля. Он был похоронен в церкви монастыря бенедиктинцев в Майнце, сгоревшей 21 июля 1793 г. при осаде города французскими революционными войсками.

Между тем Фуст и Шеффер восстановили после 1462 г. свою типографию и продолжали дело; но Фуст умер, вероятно, раньше Гутенберга. Существует предание, что он ездил в Париж для распространения там напечатанных книг; когда, в последний его приезд туда в 1466 г., свирепствовала чума, будто бы он хорошо сбывал напечатанные Библии, уверяя, что они предохраняют от заражения. Это, впрочем, не помешало и ему умереть во время эпидемии. Насколько предание достоверно – сказать невозможно; во всяком случае, с 1465 г. все следы существования Фуста теряются.

Таким образом, к 1468 г. продолжает общее дело трех компаньонов один Петр Шеффер и живет до 1503 г., когда первая типография Гутенберга перешла к сыну Шеффера – Иоганну; затем следы этой типографии теряются около половины XVI в.

Таковы наиболее существенные внешние события в жизни Гутенберга и его компаньонов; мы видим изобретателя книгопечатания в течение всей его известной нам жизни на небольшом пространстве Рейна, между Эльтвиллем и Страсбургом, на расстоянии около 200 км. Его годы ученичества и обычных для немецкого юноши странствований, если они в действительности были, окутаны полной неизвестностью, что дало повод к созданию многих легенд, в том числе легенд о Костере или о заимствовании Гутенбергом изобретения у Костера. Суть ее в том, что печатание подвижными буквами изобрел голландец Лаврентий Костер (или Юниус), в Гаарлеме, изобрел будто бы случайно, гуляя по лесу и вырезая своим внукам для игры буквы, затем намазывая их соком ягод и делая отпечатки, откуда и развилось книгопечатание. В мастерской Костера был ученик, по имени Иоганн (Фуст?), оказавшийся нечестным: однажды, в сочельник Рождества, когда вся семья Костера пошла в церковь, Иоганн украл подвижные буквы и бежал, и отсюда пошло книгопечатание в Германии.

Возможно, конечно, что Костер, и не только Костер, но и другие, делали в XV в., в связи с возрождением наук и искусств, попытки открыть более удобный способ печатания книг потому, что потребность в этом была велика; однако, нам известно, что в Гаарлеме печатание подвижными буквами вводится только в 1483 г., и до конца XV в. там открывалась еще только одна типография, в 1486 г.; что в Голландию изобретение Гутенберга занесено из Германии и только к началу семидесятых годов – позже чем в Италию и Францию. Неужели Костер не мог легко восстановить похищенные у него пунсоны? Неужели голландцы, при значительном торговом развитии Голландии в то время, так и забросили, оставили без применения столь важное изобретение?

Добавим, что печатание подвижными литерами распространено в Европе исключительно учениками Гутенберга и Шеффера и что вопрос осложнен главным образом той таинственностью, которой окутаны до сих пор первые шаги печатания подвижными литерами.

В этой таинственности есть и значительное участие сознательной воли самого Гутенберга: ибо он, по свойственной изобретателям осторожности, тщательно скрывал не только от посторонних, но, кажется, и от компаньонов свои тайные опыты по усовершенствованию открытого им искусства; много усилий потратили наследники упомянутого Андре Дритцена, чтобы выведать эту тайну; еще больше трудов положили европейские, главным образом германские, библиологи, чтобы распутать клубок жизни Гутенберга и исследовать, строчка за строчкой, буква за буквой, все книги, напечатанные за этот период, для установления, чьими трудами издана та или иная книга или листок. Вопрос усложняется еще тем, что уже в 1460 г. в Бамберге (Бавария) и Франкфурте существовали типографии – Альбрехта Пфистера и Иоганна Ментелина, учеников Гутенберга и Шеффера, в которых Пфистер печатал шрифтами, какими пользовался и Гутенберг.

Во всяком случае, в настоящее время споры об изобретателе книгопечатания почти оставлены и права Гутенберга восстановлены.

Как Гутенберг изобрел печатание подвижными литерами? Для решения этого вопроса мы должны перейти в область предположений.

Наиболее вероятный путь открытия Гутенберга, скорее всего, такой: получив в детстве образование (что отчасти доказывают своим текстом изданные им книги) и затем нуждаясь в средствах на жизнь, Гутенберг в тридцатых годах XV в., а может быть и ранее, пытается заняться разными ремеслами – ювелирным делом, выделкой зеркал и т. д.; также, вероятно, интересуется и изданием ксилографических книг. К этому времени техника печатания с деревянных досок настолько подвинулась вперед, что конкуренция сильна, и приходится изыскивать способы ускорения и удешевления издания.

Гутенберг, может быть, доходит до мысли, что можно вырезать отдельные слова на кусочках дерева (тем более, что в грамматике Доната одни и те же слова повторяются помногу раз, с разными или одинаковыми окончаниями).

Вырезание отдельных слов в это время уже не новость: к этому способу должны были прибегать резчики деревянных досок для печати, когда им нужно было корректировать какое-либо неверно вырезанное на доске слово: вместо того, чтобы бросить доску, предпочитали вырезать из нее одно неправильное слово и в образовавшееся отверстие в доске вставить текст, правильно вырезанный.

К вырезанию отдельных букв должны были подойти и переплетчики, для оттискивания на передней крышке переплета имени автора и названия ксилографической книги.

Существует теория происхождения деревянных подвижных букв из Средней Азии, где в начале второго тысячелетия нашей эры обитавший культурный для своего времени народ, уйгуры, ввели также и печатание подвижными буквами. Затем армяне, жившие какое-то время под одним господством с уйгурами, перенесли это искусство в Голландию, а оттуда принцип печатания подвижными буквами стал будто бы известен Гутенбергу.

Уверяют также, что еще в XVI в. видели остатки первого деревянного шрифта Гутенберга, причем он делал в теле каждой буквы отверстие и связывал набранные строки букв продетой сквозь эти отверстия веревочкой.

Но дерево – мало подходящий материал для вырезания отдельных мелких слов и букв; оно разбухает, высыхает, и отдельные слова получаются неодинаковыми по высоте и ширине, что мешает печатанию; остается перейти к вырезанию слов на металле, но это отнимает много времени, к тому же приходится вырезать помногу одинаковых слов. Гутенберг переходит к вырезанию из мягких металлов – свинца или олова; но эти металлы легкоплавки, что дает возможность облегчить работу и ускорить процесс: если вырезать на трудноплавком металле вглубь те же буквы, то затем легко, вливая в приготовленные таким образом формочки расплавленный свинец, получить любое количество литер с выпуклыми на их вершине буквами.

Однако зачем же вырезать очертания букв вглубь, когда можно вырезать одну модель в виде выпуклой буквы на твердом металле (например, железе), затем – путем ударов по заднему концу полученного таким образом пунсона – оттиснуть в более мягком металле, например, меди, углубленное обратное изображение нужной буквы, и в полученной таким образом формочке (матрице) можно отлить из легкоплавкого сплава любое количество литер, которыми уже можно пользоваться многократно, для ряда изданий разных книг.

И здесь Гутенберг мог почерпнуть кое-что в опыте прошлого, так как его семья была из числа тех майнцских дворянских родов, которым принадлежало право чеканки монет, весьма близкой по технике к выбиванию матрицы пунсоном.

Когда литеры в любом количестве отлиты, остается взять в руки линейку с бортами (верстатка) и набирать в нее, строка за строкой, любое сочинение.

И, конечно, гораздо удобнее вырезать, как пунсоны, не целые слова, а отдельные буквы, и в один из моментов процесса изобретения произошло ответственное упрощение в деле книгопечатания.

Что процесс творчества у Гутенберга, благодаря которому открыто печатание отлитыми из металла подвижными литерами, шел именно так, в этом едва ли можно сомневаться, поскольку иначе он идти не мог; но, конечно, на всю эту эволюцию ему понадобилось, как показывают разные косвенные данные, не меньше десяти, а может быть, и два десятка лет громадной умственной работы в тайниках его мастерских.

Наша гипотеза принимает характер почти несомненный, поскольку мы знаем, что к 1448 г. изобретение Гутенберга уже доведено до его логического конца, ибо на этот год им издан календарь, напечатанный литерами, которые одновременно служат Гутенбергу для ряда изданий грамматик Доната.

Еще ранее календаря, вероятно с 1445 по 1447 г., первым известным примитивным шрифтом Гутенберга печатается ряд Донатов: их найдено отпечатанных этим шрифтом пока только три издания, вернее – части этих изданий. Надо помнить, что большинство мелких изданий Гутенберга, и только напечатанных на пергаменте дошло до нас в виде случайных обрывков. Возможно, что некоторые из этих изданий выпущены не Гутенбергом, а его заказчиками, отнимавшими у него шрифты за долги.

Как мы видим, почти все первые издания Гутенберга представляют грамматику Доната; то, что они напечатаны подвижными буквами, доказываемы многими путями; одно из простейших и нагляднейших доказательств, что некоторые буквы перевернуты в словах вверх ногами, – явление, невозможное в ксилографических книгах.

Как драгоценны для науки такие открытия и как они трудны и случайны – легко себе представить; эта находка покончила, конечно, с очень многими спорами вокруг Гутенберга и отдала установленный ранее год начала книгопечатания – с 1450 до 1447 г.

Следующие издания, несомненно принадлежащие Гутенбергу и Шефферу, индульгенции (католические грамоты об отпущении грехов, продававшиеся за деньги), весьма бойко расходившиеся в связи с воззваниями папы о крестовом походе против турок в 1454–1455 годах; их известно семь изданий, сохранившихся по одному или несколько экземпляров; все они, весьма схожие по набору шрифтов, представляют листовки, с печатью только на одной стороне, двумя новыми шрифтами, около 20 и 12 пунктов. В тексте оставлены пустые места для вписывания имен грешников, недорого покупавших, приобретением этих индульгенций, место в раю.

Затем следует так называемая „Библия в 42 строки" – громадная работа, произведенная Гутенбергом при помощи денег Фуста. Она вышла, вероятно, около 1455 г. и является плодом невероятной энергии великого изобретателя, составляя два громадных тома, из которых в первом 648 и во втором 638, всего 1 286 страниц, с приблизительно 3 400 000 печатных знаков. Эта Библия набрана литерами, заново отлитыми и более мелкими, чем в Донатах. Конечно, столько литер Гутенбергу отлить не пришлось, ибо, во-первых,

многие из них – лигатуры, а, во-вторых, после отпечатания двух-трех листов литеры опять разбирались по отдельным ящикам деревянной кассы и могли служить вновь; но если мы оценим всю колоссальную массу затраченного времени и денег, то поймем озлобление Фуста, желавшего получить поскорее проценты на свой капитал, тогда как гениальный изобретатель стремился к созданию шедевра книгопечатания.

В этой Библии, как и обычно в первопечатных книгах гутенберговского времени, напечатан типографской краской только основной текст; все заголовки и все заглавные буквы, а также украшения (например, узоры, цветы, листья и т. д.) на некоторых страницах рисованы от руки. Иллюстрации, как и в других работах Гутенберга, отсутствуют.

Этой Библии сохранилось около 40 более или менее полных экземпляров.

Библия – предмет высшего вождения богатых библиофилов; увы – почти все известные экземпляры находятся в общественных и государственных книгохранилищах, и если еще в 1897 г. один экземпляр был продан за 47 000 руб. золотом одному американскому миллиардеру, то за другой тщательно предлагали до 100 000 руб. золотом: с XVIII в. ни одного экземпляра в частной продаже не было. Хороший экземпляр находился в Ленинградской публичной библиотеке.

Книгопечатание развивалось, и уже к началу XVI в. было напечатано около 30 тысяч книг (в том числе произведений Плиния, «История животных» Аристотеля, естественно-научные сочинения Альберта Великого и др.).

2.5.2. Развитие науки в период становления капитализма

Начиная с XVI в. все усиливающимся атакам подвергаются теология, схоластика, средневековая феодальная идеология. Вера в «божественный произвол», которому мир обязан своим существованием, идеи геоцентризма и антропоцентризма, представление о косности природы, телеология как учение о божественной целесообразности всего существующего подвергаются сомнению, а иногда и резкой критике.

Буржуазии для развития ее промышленности нужна была наука, которая исследовала бы свойства физических тел и формы проявления сил природы. До того же времени наука была служанкой церкви, и ей не позволено было выходить за рамки, установленные верой. Теперь наука восстала против церкви, буржуазия нуждалась в науке и приняла участие в этом восстании.

Это была эпоха огромного культурного подъема, характеризовавшаяся бурным развитием науки, философии, литературы, искусства **развитием**, происходившим в напряженной борьбе старого и нового во всех областях духовной жизни человечества. Энгельс писал, что это был величайший прогрессивный переворот из всех пережитых до того времени человечеством, эпоха, которая нуждалась в титанах и которая породила титанов по силе

мысли, страсти и характеру, по многосторонности и учености. Исследование природы совершалось тогда в обстановке всеобщей революции, будучи само насквозь революционно: ведь оно должно было еще завоевать себе право на существование.

Во многих областях науки начинаются смелые исследования, которые ведут ко все более глубокому познанию закономерностей природы. Жизнь, практика, производство ставили перед наукой все новые и новые задачи, создавая основу для бурного подъема всех отраслей знания.

Интенсивно развиваются механика, математика, астрономия. Другие отрасли естественных наук также делают первые успехи. Естествознание этой эпохи явилось одним из факторов, революционизировавших жизнь. Достаточно в этой связи напомнить великие имена Леонардо да Винчи, Коперника, Джордано Бруно, Галилея, Кеплера, Ньютона, Ломоносова.

Одним из основоположников нового экспериментального естествознания стал Леонардо да Винчи. Он утверждал, что знания, не рожденные опытом, бесплодны и лишены всякой достоверности. Природа не нарушает своих закономерностей, их можно познать и положить в основу научного предвидения. Законы природы могут быть математически сформулированы, ибо «основой основ» являются математика и механика. Леонардо да Винчи плодотворно работал в разных областях естествознания, в том числе в области анатомии и ботаники.

Объем знаний, унаследованных от древности и Средневековья, был невелик. По словам Энгельса, – главная работа в начавшемся теперь первом периоде развития естествознания заключалась в том, чтобы справиться с имевшимся налицо материалом. В большинстве областей приходилось начинать с самых азов. Дальше, останавливаясь специально на биологических науках, отмечает, что в области биологии занимались главным образом еще накоплением и первоначальной систематизацией огромного материала, как ботанического и зоологического, так и анатомического и собственно физиологического.

2.5.3. Новые организационные и материальные возможности развития науки

В XVI–XVIII вв. в Европе складываются новые организационные и материальные возможности для развития естественных наук.

2.5.3.1. Организация Академий наук

Увеличивается число научных учреждений и обществ. В конце XVI–начале XVII в. в Италии возникает несколько ученых ассоциаций, именованных академиями, например знаменитая флорентийская Академия дель Чименто.

Вскоре и в других странах Европы наряду с ростом числа университетов, которые в рассматриваемую эпоху, как правило, занимали весьма консервативные позиции, организуются научные учреждения нового типа – Академии наук. Так, в 1660 г. организуется и в 1662 г. официально открывается в Лондоне Королевское общество – Английская Академия наук, в 1666 г. – Парижская, в 1700 г. – Берлинская, в 1724 г. – Петербургская, в 1739 г. – Стокгольмская, в 1739 г. Мюнхенская Академия наук и т. д.

Во Франции XVII – XVIII вв. в «академии» превращается ряд научных обществ и кружков, существовавших в провинции.

2.5.3.2. Открытие обсерваторий

В конце XVI в. в Дании открывается знаменитая обсерватория Тихо Браге. Постепенно возникают обсерватории почти во всех странах Европы – Парижская (1667), Гринвичская (1675), Московская (1701), Петербургская (1726), Пражская (1751), Вильнюсская (1753), Краковская (1791) и др.

2.5.3.3. Открытие ботанических садов

В XVI–XVII вв. открываются многочисленные ботанические сады, перед которыми ставятся как чисто научные задачи, так и задачи, вытекающие из потребностей сельского хозяйства, медицины, промышленности. В 1627 г. закладывается знаменитый Ботанический сад в Париже, позже при нем были созданы зоологический сад и естественно-исторические музеи. В 1713 г. в Петербурге учреждается Ботанический сад, а в 1824 г. Ботанический музей Академии наук. В 1759 г. открылся ботанический сад в Кью (Англия). Развертывает свои работы ботанический сад в Упсале (Швеция), где трудится Линней. Для изучения и «освоения» индийской флоры в 1786 г. открывается Ботанический сад в Калькутте.

В шести километрах от Ялты в полусухих субтропиках с мягкой влажной зимой и жарким сухим летом раскинулся замечательный уголок Крыма Никитский ботанический сад. Основанный в 1812 г. вблизи деревни Никита, он сразу же завоевывает известность среди ботанических садов Европы. Сад занимает площадь 1000 га. Ученые сада работают над проблемами интродукции, селекции и оптимального использования растительных ресурсов. Коллекции сада насчитывают более 28 тысяч видов самых разнообразных растений. Деревья и кустарники из различных субтропических районов земного шара высажены в парках по декоративному принципу, поэтому в непосредственной близости растут лавры и красавицы пинии из Средиземноморья, бамбуки из Восточной Азии и деревья секвойдендрона гигантского из Калифорнии.

Летом Никитский ботанический сад утопает в яркой и сочной зелени кустов, деревьев и цветов. Никого не оставляют равнодушным цветущие

альбиция ленкоранская, олеандр, гранатники, лагерстремия индийская. Осенью, когда в прозрачном воздухе кружатся желтые листья и плывут ароматы цветущих лохов и османтусов, пышно расцветают хризантемы – самые разнообразные виды и сорта из многих стран мира. Даже зимой, когда сад ненадолго покрывается белоснежным нарядом, цветут саркококка низкая, зимочет ранний, мушмула японская. А в феврале уже распускаются сережки лещины, переливаются на солнце желтоватая дымка кизила. Особенно красив сад весной. Невозможно оторвать взгляд от удивительной картины цветущего миндаля, персиков, абрикосов, алычи, черешни, инжира, айвы и других культурных и декоративных растений.

2.5.3.4. Организация музеев

Организуются крупные музеи. Одним из первых в Европе естественно-научных музеев стала «Кунсткамера», учрежденная в 1714 г. Петром I. Музей послужил фундаментом созданной несколько позже Санкт-Петербургской (а затем – Российской) Академии наук, ряда ее научных и музейных учреждений.

С 1753 г. в Лондоне начинает работать знаменитый Британский музей и т. д.

По статье Б. В. Булюбаша «Британские научные музеи в Интернете»:

Что представляет собой научный музей в конце XX столетия? “Шепот инных тайн” слышит в залах Парижской консерватории наук и искусств герой знаменитого романа Умберто Эко (“Маятник Фуко”). Это пенсне, и крохотные водяные часы, и маленький электроскоп, и линза, и лабораторный ножик, похожий на клинописный знак, шпатель, тонкая стеклянная пластинка, трехсантиметровый тигель для создания гомункулуса величиной с гнома. Именно музей науки становится для него местом встречи точного естествознания с герметическим знанием, встречи с мистическими “властителями мира”. Попробуем совершить виртуальный визит в ведущие научные музеи Великобритании: в Британский национальный музей науки и техники (www.nmsi.ac.uk) – в состав его входят музей науки, национальный музей фотографии и телевидения и музей железных дорог; в Британский музей естественной истории (www.nhm.ac.uk) и в Оксфордский музей истории науки (www.mhs.ox.ac.uk).

Заметим, что об активном использовании музеев науки как сферы приложения историко-научного знания и удачного способа демонстрации научных достижений пишет британский историк науки Роджер Смит. Среди увиденного на сайте Британского музея науки весьма любопытной показалась коллекция научного инструментария XVIII в., известная как “коллекция короля Георга III”. Своеобразие этой коллекции в том, что на самом деле коллекций две: одна, состоящая из дорогих приборов утонченного дизайна, использовалась для развлечения гостей королевского двора, другая – для весьма популярных в Англии общедоступных лекций о науке (с посещения таких

лекций начался путь в “большую науку” Майкла Фарадея). Два набора инструментов весьма сильно отличаются друг от друга, и это – весьма убедительное доказательство того, что два столетия назад инструменты использовались не только для исследования тайн природы, но и для формирования надлежащего имиджа науки у первых лиц государства и у общественности (любой купивший билет на публичную лекцию мог увидеть в действии воздушный насос и новейшие электрические приборы).

Поистине безграничный массив геологических и биологических сведений о живом и неживом мире нашей планеты представлен в Британском музее естественной истории. Сбор этих сведений по сути дела и определял историю геологической и биологической науки на протяжении многих веков.

В последние годы музеи науки разных стран разрабатывают специальные образовательные проекты, ориентированные на работу со школами. Для координации таких проектов научно-технические музеи Великобритании, Голландии, Сингапура, США, Финляндии, Франции и Японии объединили усилия и создали, используя неограниченные возможности Интернета, образовательное музейное сообщество – Science Learning Network (www.sln.org); члены этого сообщества – не только научные музеи Бостона, Миннесоты, Майами, Сан-Франциско, но и “базовые” средние школы этих музеев. В последнее время у проекта Science Learning Network появилось и шесть “международных” членов – научные центры и музеи науки в Амстердаме, Лондоне, Сингапуре, Париже, Хельсинки.

Своеобразной презентацией истории науки как самостоятельной гуманитарной дисциплины можно назвать сайт Оксфордского музея истории науки (www.mhs.ox.ac.uk). На одном из разделов сайта видна карта Оксфорда; на карте выделены исторические места, связанные с жизнью Роберта Бойля, Исаака Ньютона, Роберта Гука. Вы подводите курсор, щелкаете клавишей “мышки”, и на экране монитора появляется портрет ученого, а рядом с ним – соответствующий сюжет из истории британской науки.

В целом можно констатировать, что специализированный музей истории науки отчетливо представляет историю науки как гуманитарную дисциплину, самостоятельный раздел исторических наук. Напротив, в музеях науки история науки приобретает прикладной характер, обеспечивая то, что в Англии называется *public understanding of science*.

Музей техники в Делфте (Голландия) – один из старейших.

2.5.3.5. Публикация трудов Академий

Начинают выходить труды многочисленных академий. Издается все возрастающее количество естественно-научных сочинений на самые различные темы. Академии разных стран объявляют конкурсы на премии, что также способствует разработке определенных научных вопросов.

2.5.3.6. Создание библиотек

Создается или расширяется ряд крупных государственных библиотек. Существовавшая еще в XIV в. французская королевская библиотека переводится в 1595 г. в Париж, где на ее основе возникает знаменитая «Национальная библиотека». В 1661 г. организуется Государственная библиотека в Берлине, в 1753 г. – библиотека Британского музея, в 1714 г. – библиотека в Петербурге, ставшая основой академической библиотеки, а в 1795 г. – Петербургская публичная библиотека и т. д.

Библиотека Российской Академии наук (БАН) – первая государственная библиотека в России – была основана Петром I в 1714 г. и получила статус академической в 1725 г. Библиотека имеет уникальные фонды, привлекающие внимание исследователей во всем мире; является административным и методическим центром сети академических библиотек, с перечнем которых можно познакомиться на сервере. Кроме того, здесь можно получить информацию о библиотеке, просмотреть списки библиотечных фондов, а также узнать об услугах, оказываемых библиотекой, и о деятельности ее сотрудников (<http://ban.pu.ru>).

2.5.3.7. Изобретение приборов

Развитию биологических наук способствовало использование изобретенных в ту эпоху приборов (микроскоп, термометр, барометр и т. д.)

Антоний Левенгук жил в XVII в. в городе Дельфте (Голландия), торговал сукном. Он заинтересовался увеличительными стеклами, научился их шлифовать и достиг в этом деле совершенства. Его линзы были малы (диаметр – 3 мм). Изготовил микроскоп, увеличивающий в 270 раз. Затем появился микроскоп, усовершенствованный английским естествоиспытателем Робертом Гуком.

2.5.3.8. Путешествия

Развитию биологических наук в то время способствовали многочисленные путешествия.

За великими географическими открытиями XV–начала XVI в., связанными с именами Колумба, Васко да Гама, Магеллана и других, последовало множество путешествий.

Голландские моряки в начале XVII в. открывают Австралию.

В XVIII в. важнейшие географические открытия связаны с экспедициями Бугенвиля, Лаперуза, Ванкувера, Кука и др.

Огромное значение приобретают предпринятые в России «Великая северная экспедиция» (1733–1743) и так называемые «академические экспедиции» (1768–1777). Участники русских экспедиций И. Г. Гмелин, С. П. Кра-

шенинников, С. Г. Гмелин, Г. В. Стеллер, В. Ф. Зуев, И. И. Лепехин, Н. Я. Озерецковский и другие сильно увеличили объем не только географических, но и биологических знаний.

Академические экспедиции, научные экспедиции, организованные в XVIII – начале XX вв. Российской академией наук с целью изучения территорий, хозяйства, природных богатств, настоящего и исторических памятников Российской империи. Работы по организации экспедиций были сконцентрированы в Географическом департаменте АН.

На изучение Южного Урала в 1768–1774 гг. были направлены экспедиции академика П. С. Палласа, И. Г. Георги, И. И. Лепехина, И. П. Фалька. По основной базе экспедиции назывались Оренбургскими. Особое значение придавалось обследованию и оценке экономического состояния Башкортостана, разведке полезных ископаемых, топографическим съемкам, ботаническим и географическим исследованиям. Изучался технико-экономический уровень металлургических и горнорудных заводов, собирались сведения о развитии сельского хозяйства в крае, кочевого скотоводства и различных промыслов у башкир. Эти исследования были тесно связаны с нуждами строительства промышленных предприятий, восстановлением пограничной укрепленной линии и организацией системы управления Оренбургским краем.

В ходе экспедиции собраны коллекции минералов и горных пород, историко-этнографические и археологические материалы, обследованы растительный и животный мир Башкортостана. Паллас и Н. П. Рычков выделили и описали Верхнекамскую и Бугульминско-Белебеевскую возвышенности. Впервые в российской науке было дано систематическое описание хозяйства, быта, обычаев и верований тюркских, славянских, финно-угорских народов Урало-Поволжья.

Паллас Петр Симон (22.09.1741, Берлин – 08.09.1811, там же), естествоиспытатель, географ и путешественник, чл. С.-Петербургской АН (1767). Учился в Германии, Голландии, Англии. В 1767 г. по приглашению правительства прибыл в Россию. В 1768–1774 возглавил Академическую экспедицию по исследованию юго-восточных окраин России. В 1769 г. направился в Оренбург, затем в Уфу и далее в Исетскую провинцию. Собрал сведения о минералах Уральских гор, растительном и животном мире, о быте, хозяйственных занятиях башкир. Автор трудов по ботанике, геологии, географии, истории, этнографии народов Урала и Сибири.

2.5.4. Разработка новых принципов познания

Одновременно с бурным накоплением нового фактического материала идет разработка новых принципов познания. Их провозвестниками явились такие мыслители эпохи Возрождения, как Леонардо да Винчи, Джордано Бруно, Телезио и др. Одним из основоположников нового экспериментального естествознания стал Леонардо да Винчи. Он утверждал, что знания, не ро-

жденные опытом, бесплодны и лишены всякой достоверности. Природа не нарушает своих закономерностей, их можно познать и положить в основу научного предвидения. Законы природы могут быть математически сформулированы, ибо «основой основ» являются математика и механика. Леонардо да Винчи плодотворно работал в разных областях естествознания, в том числе в области анатомии и ботаники.

Джордано Бруно, сожженный в 1700 г. по приказу инквизиции, выступал как поборник учения Коперника, защищая представления о материальном единстве Вселенной, вечности и бесконечности мироздания. Итальянский естествоиспытатель и философ материалист Б. Телезио, руководитель известного в ту эпоху неаполитанского научного общества *Academia Telesiana*, ратовал за опытное изучение природы и ее закономерностей, вел борьбу со схоластикой.

Эти мыслители опирались на достижения современного им естествознания. Их взгляды оказали влияние на формирование материалистических принципов познания природы.

2.5.5. Развитие принципов естественно-научного познания природы в трудах Бэкона, Галилея и Декарта

Широкую попытку сблизить науку с философией и обосновать новые материалистические принципы познания природы предпринял в XVI в. английский философ Фрэнсис Бэкон.

Они дали яркую характеристику его воззрений, отмечая, что настоящий родоначальник английского материализма и всей современной экспериментирующей науки – это Бэкон, К. Маркс и Ф. Энгельс.

Ф. Бэкон звал к изучению природы, к открытию его законов. Целью нашего общества, утверждал Бэкон, является познание причин и скрытых сил всех вещей и расширение власти человека над природой, покуда все не станет для него возможным. Помочь в этом должно естествознание – «мать всех прочих наук», которое познает природу, или, по выражению Бэкона, «рассекает, анатомирует» ее.

Бэкон решительно восстает против средневековой схоластики, суеверий, мистики. Сознание должно быть очищено от предрассудков, ложных понятий, которые Бэкон именуется «призраками», «идолами». Не слепое преклонение перед авторитетами, а изучение самой природы, ее законов, наблюдения и сравнения, опыт (в широком смысле) и эксперимент, индукция и анализ – вот что, согласно Бэкону, должно лечь в основу познания природы.

Выдвинутый Ф. Бэконом опытный, индуктивный, аналитический метод был важным вкладом в развитие материалистической философии и естественных наук. Вместе с тем взглядам Бэкона были присущи черты механистической, метафизической ограниченности. Они выражались в одностороннем понимании индукции и анализа, недооценке роли дедукции, сведении сложных явлений к сумме составляющих их первичных свойств, рассмотрении

движения только как перемещения в пространстве, признании внешней по отношению к природе первопричины движения. Механистическая трактовка природных явлений и метафизический способ мышления укрепились в дальнейшем в естествознании и философии XVII–XVIII вв.

Портрет сэра Фрэнсиса Бэкона при наложении его на портрет Вильяма Шекспира устанавливает идентичность этих двух лиц.

Идея, что только опытное исследование явлений может дать истинное значение, овладевает умами ученых. Лондонское Королевское общество избирает своим девизом слова «Nullius in verba» («Ничему не верить на слово»). Знаменитая флорентийская Академия дель Чименто берет своим девизом слова «Provare e riprovare» («Проверять и снова проверять [на опыте]»).

Известный французский естествоиспытатель и медик XVII в. К. Перро, отражая настроения своей эпохи, писал: «...факты являются единственной силой, которая нам поможет превозмочь авторитет великих людей». Английский натуралист XVIII в. С. Гейлс говорил о том, что опыт и наблюдения – единственное основание, на которое мы должны опираться. «В физике нужно искать опыта и бояться систем», – писал Бюффон в предисловии к французскому изданию книги Гейлса.

Дух эпохи замечательно отражен и в словах М. В. Ломоносова:

О вы, счастливые науки!

Прилежно простирайте руки

И взор до самых дальних мест.

Пройдите землю и пучину,

И степи и глубокий лес.

И нутр Рифейский, и вершину,

И саму высоту небес.

Везде исследуйте всечасно,

Чт. е. велико и прекрасно,

Чего еще не видел свет...

Большое влияние на развитие всех отраслей естествознания оказали труды современника Бэкона Галилео Галилея. Он вошел в историю науки и философии как один из основоположников современного естествознания и экспериментального метода познания. Он развил и упрочил материалистические воззрения на природу. Общеизвестны его выдающиеся открытия в области механики, астрономии, его вклад в защиту и развитие гелиоцентрической системы Коперника, в открытие и обоснование важнейших принципов механики. Галилей впервые возвел механику на уровень теоретической науки.

Галилей утверждал, что бесконечный и вечный мир построен из неизменных атомов, движущихся по незыблемым законам механики, и его познание, в конечном счете, сводится к раскрытию количественных математических отношений. Математика, естественно, рассматривалась им как высшая форма познания. Выдвигая на первый план метод индукции и анализ, он подчеркивал значение синтетической работы человеческого ума («компаративного метода»). Церковь ясно поняла, какую страшную опасность для религии

озного мировоззрения представляет учение Галилея, и он подвергся жесточайшим преследованиям инквизиции.

Бэкон и Галилей жили и творили примерно в одно время, но Галилей, будучи сам великим естествоиспытателем, пошел дальше в истолковании мироздания в механистическом духе и обосновании новых принципов познания природы. Еще дальше в этом направлении продвинулся их младший современник Рене Декарт, создавший в XVII в. первую систему природы, содержащую не только учение о строении мироздания (как это сделали Коперник и Галилей), но и о его происхождении. Эта система, основанная на принципах механики, была ярким выражением механистического материализма той эпохи.

Декарт оказал огромное влияние на развитие философии и естествознания. Если Бэкон был одним из основоположников эмпиризма, то Декарт более чем кто-либо из философов способствовал развитию рационализма. Его физические воззрения в своей основе были материалистическими, но имели механистический характер и способствовали распространению механистических взглядов в естествознании.

Основное содержание физического учения Декарта сводится к следующим положениям. Материя тождественна протяженности. Единая материальная субстанция, из которой построена вся Вселенная, состоит из бесконечно делимых и полностью заполняющих пространство частиц – корпускул, находящихся в состоянии непрерывного движения. Декарт отрицал пустоту.

Движение материи трактуется им как перемещение в пространстве в соответствии с законами механики. Он не допускал возможностей действия тел на расстоянии, так называемого дальнего действия. Чтобы избежать признания непостижимых сил, лишенных протяженности, и в то же время объяснить взаимодействие тел, он выдвинул теорию «вихрей». В процессе механического «вихревого» движения возникают связь и взаимодействие между телами природы.

Согласно Декарту количество движения в мире постоянно, движение неуничтожимо. Этот тезис Декарта бил по теологическим попыткам объяснять природные явления божественным вмешательством и имел важное значение для их научного познания. В бесконечном мире вихреобразно движущиеся частицы сочетаются друг с другом. По законам механики происходит упорядочение, объединение частиц, и естественным путем возникают все тела природы. В итоге природа – это огромный механизм, а все тела, ее составляющие, все качества этих тел сводятся к чисто количественным различиям. Образование мира не направляется никакой сверхъестественной силой, не идет в направлении какой-то цели, а подчинено естественным законам природы. Особенно интересно, что Декарт аналогичным образом пытается подойти к вопросу о происхождении организмов, которые, с его точки зрения, также являются механизмами, сформировавшимися по законам механики. Декарту принадлежат смелые и гордые слова: «Дайте мне материю и движение, и я построю мир».

Велик был вклад Декарта и в конкретные области естествознания. Он явился одним из создателей аналитической геометрии. Механика обязана ему идеей об относительности покоя и движения, о сохранении общего количества движения, а биология – учением о рефлексе. На примере зрительного восприятия он обосновал идею о замкнутой дуге рефлекса. Ему принадлежат также специальные исследования по эмбриологии животных.

Но если в своей «физике» – учении о мироздании – Декарт был в основном материалистом, хотя и непоследовательным (он считал, что материя сотворена Богом, который придал ей движение и установил его законы), то в «метафизике» – учении о познании – он был идеалистом. Декарт открывал мышление от материи, признавал наличие, кроме материальной, протяженной субстанции, особой субстанции – мышления. Он признавал бессмертие души, а также существование Бога как высшей третьей субстанции. Идеалистический характер носит и присущий Декарту отрыв разума от чувств, его представление о врожденных идеях, к числу которых он относил идею о Боге, духовной и телесной субстанциях.

Декарт полагал, что всеобщность математических законов вытекает из природы ума. Отсюда преувеличение Декартом роли рационального начала в познании. Эти идеи Декарта легли в основу рационализма.

Учение Декарта о природе и ее развитии сыграло выдающуюся роль в истории науки и материалистической философии XVII–XVIII вв. Его же идеалистическая метафизика подвергалась неоднократно решительной критике. Так, французский философ и естествоиспытатель XVII в. Пьер Гассенди, который доказывал бесконечность и вечность Вселенной, считал ее состоящей из неуничтожаемой материи и пустоты и, подчиненный закону причинности, критиковал идеализм декартовской метафизики. Он утверждал, что источником познания является чувственный опыт, и отвергал существование бессмертной души. Гассенди не соглашался с Декартом и в том, что между животным – «машиной» и мыслящим человеком существует непроходимая пропасть, и пытался механистическое понимание жизнедеятельности распространить и на человека.

Критически относился к некоторым сторонам воззрений Декарта и голландский философ – материалист и атеист Спиноза, который, в особенности в начале своей деятельности, находился под сильным влиянием Декарта и в известной мере может рассматриваться его учеником. Спиноза считал природу вечной и бесконечной, причиной самой себя, подчиняющейся во всем строгой необходимости. Все элементы природы находятся в причинной закономерной взаимозависимости. Спиноза резко критиковал теологию и телеологию. Он считал мышление и протяженность атрибутами единой субстанции – природы и поэтому решительно отбрасывал декартовский дуализм.

2.5.6. Лейбниц и идея «лестницы существ»

Одной из центральных фигур в философии и естествознании XVII–начала XVIII в. был Готфрид Вильгельм Лейбниц. Начав с сочувствия механистическому материализму, который развивали Рене Декарт и И. Ньютон, он вскоре создал собственную философскую систему объективного идеализма, ядром которого явилось его учение о монадах.

Под монадами Лейбниц понимал абсолютно простые, неделимые духовные субстанции, составляющие «элементы вещей». В отличие от трактовки субстанции Спинозой и Декартом Лейбниц наделил монады способностью к деятельности и движению. Поскольку монады, по Лейбницу, абсолютно самостоятельны и вместе с тем образуют весь окружающий нас мир, в котором мы наблюдаем единство и развитие, то Лейбниц ввел в свою систему телеологический принцип изначальной целесообразности, «предустановленной гармонии», предусмотренной Богом при создании мира.

На естественные науки особенное влияние оказало учение Лейбница о континууме – признании абсолютной непрерывности явлений. Ему принадлежит ставший впоследствии весьма популярный афоризм: «Природа не делает скачков». Этот принцип он стремился распространить на всю природу, исходя из него, он пытался, в частности, объяснить историю Земли.

Распространение принципа непрерывности на биологические явления привело Лейбница к разработке учения о «лестнице существ», получившей широкое признание в XVIII в. Согласно этому учению все живые существа составляют единый, непрерывный ряд; все дело лишь в том, чтобы отыскать промежуточные формы. Даже между растениями и животными, считал Лейбниц, должны существовать промежуточные формы. Однако все ступени лестницы существ Лейбниц мыслил существующими одновременно, изначальными, созданными Богом и вечными. Хотя таким образом в идее «лестницы существ» не было ничего эволюционного, она послужила впоследствии одним из источников зарождения эволюционной идеи. Этому способствовали проявления диалектики в философской системе Лейбница, по мнению которого, например, все во Вселенной находится в такой связи, что настоящее скрывает всегда в своих недрах будущее, и всякое данное состояние может быть объяснено естественным образом лишь из непосредственно предшествовавшего ему состояния.

Из общих философских воззрений Лейбница и его учения о предустановленной гармонии вытекали его преформистские представления и отрицание им самозарождения. Вся живая природа, по Лейбницу, берет начало от «семенных животных», возникших «вместе с началом мира». Ничто не возникает заново, но лишь претерпевает изменение через увеличение или уменьшение. Развитие есть развертывание заранее данного.

При всей ограниченности взглядов Лейбница его идеи о всеобщей связи в природе, упорядоченности составляющих ее тел и ненарушимости закона непрерывности, о связи между прошлым, настоящим и будущим были большим шагом вперед и оказали существенное влияние на натуралистов.

2.5.6. И. Ньютон

Большое влияние на развитие науки и философской мысли XVII–XVIII вв. оказали труды Исаака Ньютона.

Ньютон сформулировал основные законы классической механики, открыл закон всемирного тяготения, разработал теорию движения небесных тел, обосновал важнейшие принципы оптики, внес крупнейший вклад в математику (дифференциальное и интегральное исчисление) и т. д.

Стремление Ньютона вывести все явления природы из начал механики нашло воплощение в созданной им механической системе мира. После Ньютона представление о господстве в природе определенных закономерностей, механическая картина мироздания входят в плоть и в кровь науки. Такое же влияние на естествоиспытателей оказали представления Ньютона о материи, массе, движении, времени и пространстве.

Труды Ньютона, как и труды Декарта, были направлены на создание научной картины мира, в основу которой были положены «начала механики». Но между воззрениями Ньютона и Декарта были крупные различия, что вызвало длительный и горячий спор сторонников «ньютонианского динамизма» и «картезианской физики». Спор этот шел по ряду вопросов. В отличие от Декарта Ньютон и его последователи признавали наличие пустоты, действие тел друг на друга на расстоянии, сформулировали понятие «сила», развили так называемую корпускулярную теорию света (в противовес декартовской волновой теории света) и т. д. Сторонники Ньютона отвергли декартовскую теорию вихреобразного движения и некоторые другие его построения, не отвечавшие новым открытиям в физике.

Механистический материализм в воззрениях Ньютона переплетался с идеалистической метафизикой. Ньютон отрывал материю от движения, считал материю инертной, лишенной собственной активности. В отличие от Декарта он считал движение отнюдь не вечным, а привнесенным в материю действующей извне силой. По Ньютону, оно может возникнуть и исчезнуть. С точки зрения Ньютона, пространство и время – это не формы существования материи, а какие-то особые, внешние по отношению к материи, категории. Не удивительно, что эти механистические и метафизические концепции открывали лазейку идеализму. Ньютон признавал «первый толчок», якобы давший начало миру, и даже повторные вмешательства божества в дела природы.

Если Декарт стремился показать мир в его возникновении и изменении, если в рамках его механицизма имеются хотя бы элементы исторического подхода, то мир Ньютона косный, застывший, лишенный истории. Общие воззрения Ньютона еще глубоко увязают в теологии.

В 2002 г. вышла книга И. Дмитриева «Неизвестный Ньютон: силуэт на фоне эпохи», изд-во «Алетейя», 2000 г.), в которой рассматриваются теологические воззрения ученого, в том числе его анализ библейских текстов. Он считал Библию – божественным планом всей истории человечества и Природы. Трактую Апокалипсис, И. Ньютон предсказывает приход в мир кого-то,

кому будет раскрыта волей Всевышнего тайна пророчеств, в заодно и многие другие тайны мироздания. И это сам Ньютон. Сэр Исаак был глубоко убежден, что сделанное им открытие, т. е. создание системы мира, – это все неспроста, это знаки избранности. И в этом не было ни тени самолюбования. Размышления ученого о себе преисполнены глубоко переживающимся им чувством ответственности перед Богом и причастности к божественным тайнам, к замыслу Божественного творения.

Но тем не менее именно Ньютон начал теоретическую науку, и это был рубеж.

2.5.7. Французский материализм XVIII в.

Наиболее крупным, ярким и боевым материалистическим течением XVIII в., оказавшим огромное влияние на развитие естествознания, был французский материализм XVIII в.

«Механистический французский материализм примкнул к физике Декарта в противоположность его метафизике». Французские материалисты XVIII в. были идеологами окрепшей и революционной тогда буржуазии, готовившейся штурмовать феодализм. Энгельс писал, что великие люди, которые во Франции просвещали головы для приближавшейся революции, сами выступали крайне революционно. Никаких внешних авторитетов какого бы то ни было рода они не признавали. Религия, понимание природы, общество, государственный строй – все было подвергнуто самой беспощадной критике; все должно было предстать перед судом разума и либо оправдать свое существование, либо отказаться от него. По словам К. Маркса и Ф. Энгельса, французское Просвещение XVIII в. и в особенности французский материализм были борьбой не только против существующих политических учреждений, а вместе с тем против существующей религии и теологии, но и открытой, ясно выраженной борьбой против метафизики XVIII в. и против всякой метафизики, особенно против метафизики Декарта, Мальбранша, Спинозы, Лейбница.

Одним из источников воззрений французских материалистов XVIII в. были труды английских философов Т. Гоббса, Д. Локка и Д. Толанда. Гоббс выступал с решительной критикой идеалистических представлений о «духах», «нематериальной субстанции» и т. п. и утверждал, что материя (основным свойством он считал протяженность) – это единственная реальность, существующая вне человека. Материальные тела отражаются в нашем сознании, формируя представления. Но Гоббс понимал движение только как механическое перемещение материи и не считал его неотъемлемым свойством материи. Маркс и Энгельс характеризовали Гоббса как «систематика» бэконского материализма.

Философские взгляды Бэкона и Гоббса в известной мере продолжал развивать Локк. В истории материалистической философии большое значение имела локковская критика идеалистического представления о «врожден-

ных идеях», развитие им материалистического положения о чувственном, опытном характере наших идей, человеческих знаний. Хотя у Локка и были отступления к идеализму (идея о «самостоятельности души» и т. п.), его материалистические воззрения оказали большое влияние на последующее развитие передовой философской мысли, в частности, на формирование взглядов французских философов-материалистов XVIII в.

Произведения Ламеттри, Дидро, Гольбаха, Гельвеция и других французских материалистов XVIII в. знаменуют более высокую ступень развития материализма, опиравшегося на возросшие успехи естественных наук и решительно боровшегося с религией и идеалистической метафизикой.

Французские материалисты стремились доказать, что вся Вселенная, начиная от простейших тел и кончая человеком с характерными для него сложнейшими душевными свойствами, образуется по естественным законам природы, по законам движения материи. Они утверждали, что движение является неотъемлемым свойством материи, и, таким образом, преодолели в этом пункте ошибочные воззрения Декарта и Ньютона, оставлявших место для представления о «первом толчке».

Ламеттри писал, что материя содержит в себе оживляющую и движущую силу, которая является непосредственной причиной всех законов движения. Отрыв же материи от движения он характеризует как «гипотезу, которую пытаются приспособить к данным веры». Ясно высказывается по этому вопросу и Дидро: «Тело, по мнению некоторых философов, не одарено само по себе ни действием, ни силой. Это ужасное заблуждение, стоящее в прямом противоречии со всякой физикой, со всякой химией. Само по себе, по природе присущих ему свойств, тело полно действия и силы, будете ли вы рассматривать его в молекулах или в массе. Чтобы представить себе движение, прибавляют они, вне существующей материи, следует вообразить силу, действующую на нее. Это не так». Не менее ярко высказывается по этому поводу и Гольбах, утверждающий, что движение есть способ существования, вытекающий необходимым образом из сущности материи. Гольбах решительно отвергает идею первого толчка, поскольку если бы к наблюдению природы подходили без предрассудков, то давно убедились бы, что материя действует по своим собственным силам и не нуждается ни в каком внешнем толчке, чтобы быть приведенной в движение.

Вселенную французские материалисты рассматривали в ее вечном движении, в непрерывном и всеобщем изменении. Идеи превращения – трансформация одних природных сил в другие, мысль о вечном круговороте красной нитью проходят через произведения этих философов. Разве вокруг нас не изменяется все? Разве не очевидно, что Вселенная не была в своем бесконечном прошлом в точности такой, какова она теперь, и что невозможно, чтобы в своем вечном будущем она была хоть на мгновение в точности такой же самой, какова она теперь? Как же можем мы угадать, что принесет с собой бесконечная смена разрушений и созиданий, сочетаний и разложений, метаморфоз, изменений, перемещений (Гольбах). Конечно, необходимо, отличать эту идею механистического материализма от представления об исто-

рическом развитии природы. Но в борьбе с идеалистическими, богословскими представлениями о косности, неизменности созданной Богом природы, мысль о закономерном естественном происхождении всех природных тел имела огромное значение. Впрочем, в трудах французских философов-материалистов XVIII в., особенно Дидро, мы встречаем серьезные элементы исторического подхода к природе.

Исходя из охарактеризованных позиций, философы-материалисты рассматривали и органический мир, в том числе и жизнедеятельность человека.

Как писал Ф. Энгельс, материализм прошлого века был преимущественно механическим, потому что из всех естественных наук к тому времени достигла известной законченности только механика, а именно только механика твердых тел (земных и небесных), короче – механика тяжести. Химия существовала еще в наивной форме, основанной на теории флогистона. Биология была еще в пеленках: растительный и животный организм был исследован лишь в самых грубых чертах, его объясняли чисто механическими причинами. В глазах материалистов XVIII в. человек был машиной так же, как животное в глазах Декарта. Это применение исключительно масштаба механики к процессам химического и органического характера, – в области которых механические законы хотя и продолжают действовать, но отступают на задний план перед другими, более высокими законами, – составляет первую своеобразную, но неизбежную тогда ограниченность классического французского материализма.

Вторая своеобразная ограниченность этого материализма заключалась в неспособности его понять мир как процесс, как такую материю, которая находится в непрерывном историческом развитии. Это соответствовало тогдашнему состоянию естествознания и связанному с ним метафизическому, т. е. антидиалектическому, методу философского мышления. Природа находится в вечном движении; это знали и тогда. Но по тогдашнему представлению. Это движение столь же вечно вращалось в одном и том же круге, и таким образом оставалось, собственно, на том же месте: оно всегда приводило к одним и тем же последствиям. Такое представление было тогда неизбежно.

Несмотря на ограниченность материалистической философии XVIII в., она сыграла огромную роль в раскрепощении человеческого духа от оков религии, прокладывая пути новым принципам научного познания, оказала большое влияние на формирование мировоззрения многих натуралистов.

Схоластика и идеализм, против которых вели борьбу французские материалисты, не сразу сошли со сцены: они еще долго господствовали в умах многих философов и натуралистов.

2.6. Создание Российской академии наук

2.6.1. Исторические условия создания Российской академии наук

Социальной основой развития естественных наук в XV–XVIII вв. явилось вызревание в рамках феодального общества новых, капиталистических общественных отношений. Быстрый рост производительных сил, более полное и разностороннее использование природы, открытие нового источника сырья и драгоценных металлов, а также новых рынков в результате многочисленных путешествий и расширения торговли – все это изменило экономику Европы и привело к перевороту в общественной жизни европейских стран.

Период ломки феодальных отношений и перехода к капитализму не совпадал по времени в различных странах и отличался в каждой из них определенным своеобразием. В Италии, например, так называемая эпоха Возрождения началась уже в XIV в. В XV–XVI вв. она достигает здесь расцвета. Однако затем Италия в силу ряда причин начала отставать в развитии капитализма от Англии и Франции. В XVI–XVIII вв. в Европе складываются новые организационные и материальные возможности для развития естественных наук. Увеличивается число научных учреждений и обществ.

В конце XVI – начале XVII в. в Италии возникает несколько ученых ассоциаций, именовавшихся академиями, например знаменитая флорентийская Академия дель Чименто. Вскоре и в других странах Европы наряду с ростом числа университетов, которые в рассматриваемую эпоху, как правило, занимали весьма консервативные позиции, организуются научные учреждения нового типа – Академии наук. Так, в 1660 г. организуется и в 1662 г. официально открывается в Лондоне Королевское общество – Английская Академия наук, в 1666 г. – Парижская, в 1700 г. – Берлинская, в 1724 г. – Петербургская, в 1739 г. – Стокгольмская, в 1739 г. Мюнхенская Академия наук и т. д. Во Франции XVII–XVIII вв. в «академии» превращается ряд научных обществ и кружков, существовавших в провинции.

Создание Академии наук в России относится к тому периоду мировой истории, когда началось становление науки в современном ее понимании, происходило быстрое накопление достоверных сведений о природе, опирающихся на эксперимент и математические методы. Это было время, когда сама жизнь требовала более тесного соединения науки с практикой.

Создание Академии наук в России было одним из важных элементов глубокого обновления страны, начатого реформами Петра I. Необходимость развития науки и образования диктовалась потребностями роста промышленности, транспорта, торговли, повышения культуры народа, задачами укрепления Российского государства, его внешнеполитических позиций. Решение этих, прежде всего экономических, проблем было невозможно без изуче-

ния и освоения природных богатств страны. Вместе с тем Петр I стремился вовлечь Россию в общий процесс культурного развития европейских стран.

В то время в России были: Московская славяно-греко-латинская академия и Киевская духовная академия. Они готовили кадры не только для церкви, но и для других сфер – переводчиков, редакторов книг для Печатного двора, преподавателей. Однако для быстрорастущей промышленности, армии и флота требовалось большое количество специалистов иных профилей. Поэтому были организованы Навигацкая школа, Артиллерийская школа, Школа переводчиков, Медицинское училище и некоторые другие. Но по-прежнему не хватало специального учреждения, которое занималась бы научными исследованиями.

Мысль об организации академии Петр I, как о том свидетельствуют многочисленные документы, вынашивал долго. Наиболее раннее упоминание об этом относится к 1698–1699 годам, когда в беседе с патриархом Адрианом Петр высказал мысль о необходимости распространения просвещения в России.

13 января 1724 г. Петр I подписал «определение об Академии». Составленный будущим первым ее президентом Лаврентием Лаврентиевичем Блюментростом проект положения об учреждении Академии был утвержден 22 января на заседании Сената, длившемся четыре часа. Помимо Петра на нем присутствовали главнейшие лица государства – адмирал Апраксин, канцлер Головкин, светлейший князь Меншиков, генерал-прокурор Ягужинский и другие. Подробности обсуждения в Сенате до нас не дошли, известно только, что Петр предварительно поднял вопрос о переводческой работе, которая должно была войти в круг деятельности будущей академии. Искусство перевода Петр почитал очень важным и нередко сам наставлял переводчиков.

28 января 1724 г. был опубликован указ Сената об учреждении Академии наук, извещавший о том, что Петр I *«указал учинить академию, в которой бы учились языкам, также прочим наукам и знатым художествам и переводили бы книги»*.

Проект основания академии отразил взгляды царя на ее задачи. В нем сказано, что *«...невозможно, чтоб здесь следовать в прочих государствах принятому образу, но надлежит смотреть на состояние здешнего государства»*. По положению, Академия являлась и научно-исследовательским, и учебным учреждением. При ней состояли университет и гимназия. В проекте университет определялся как *«собрание ученых людей, которые наукам высоким... до какого состояния оные ныне дошли, молодых людей обучают»*.

Университет был неотъемлемой, «единокровной» частью Академии, из него она должна была получать пополнение. Но приток студентов-вольнослушателей был очень мал. В отдельные годы лекции не читались из-за отсутствия слушателей. Преподавание в Университете велось на латинском языке, и пополняться он мог только из Академической гимназии и из духовных училищ. Относительно регулярной работа Университета была в 50-е и начале 60-х годы, когда его деятельно опекал М. В. Ломоносов. После его

смерти Академический университет стал угасать и в 1767 г. был упразднен, сыграв важную роль в воспитании первых отечественных академиков.

По «Проекту положения об учреждении Академии наук и художеств» 1724 г., она делилась на три класса: математический, который состоял из четырех кафедр: одна – по математике, вторая – по астрономии, географии и навигации и две по механике; физический класс, также состоявший из четырех кафедр: теоретической и экспериментальной физики, анатомии, химии и ботаники; гуманитарный класс, где было представлено три кафедры: красноречия (элоквенции) и древности, истории древняя и новая, права, политики и этики.

Император считался верховным руководителем Академии, но ей предоставлялось право выбора президента, равно как и право избрания своих членов, чтобы тем, которые «*в науках произошли, градусы академиков давать могли*» (рядом с этим пунктом Петр написал на полях резолюцию «*Позволяется*»). Ведение ученой корреспонденции поручалось секретарю Академии.

Для управления материальной частью устанавливались должности директора, двух его заместителей и одного чиновника, ведавшего деньгами.

«Проект положения об Академии наук» 1724 г. не оговаривал процедуру приема ученых в члены Академии, но из практики видно, что право принимать новых членов составляло прерогативу президента Академии. Каждый академик мог иметь одного или двух помощников, которым присваивалось звание адъюнктов. Начиная с 1726 г. в связи с отсутствием достаточного числа вакансий на должность академиков была введена промежуточная степень – экстраординарного академика. Таким образом, в состав действительных членов Академии входили ординарные академики – профессора, экстраординарные академики и адъюнкты.

На содержание академии опускались денежные средства в размере 24 912 руб. Можно сравнить: на содержание царского двора в 1734 г. уходило 260 000 руб., на дворцовые конюшни – 100 000 руб. Особенность Петербургской академии с самого начала состояла в том, что она создавалась государством и с момента основания находилась на его содержании, в то время как Академии Западной Европы сами изыскивали для себя средства: основным источником их доходов была издательская деятельность.

Академикам Петр пообещал выдавать «довольное жалование». Первые оклады академиков были действительно неплохими. Однако слишком быстро все было нарушено: в Академии появились новые, непредвиденные подразделения, увеличился штат чиновников, а денег на содержание академиков не прибавлялось.

Первым президентом Академии был назначен медик Лаврентий Лаврентьевич Блюментрост (1692–1755) (рис. 2.1). Президенты Академии в XVIII в. формально не входили в состав академической корпорации. Они назначались на эту должность императором.



Рис. 2.1. Первый президент Академии наук России – Лаврентий Лаврентиевич Блюментрост

«Краткий экстракт» проекта положения был составлен уже в феврале 1724 г. и послан за границу русским дипломатическим миссиям для опубликования и как руководство для подбора кадров. В течение 1724 г. и большей части следующего года велись переговоры с иностранными учеными о приглашении их на службу в Петербург. Корифеи европейской науки Х. Вольф, И. Бернулли помогли найти для России молодых, но многообещающих ученых. Открытие же Петербургской академии произошло уже после смерти Петра – в августе 1725 г., когда состоялась первая конференция академиков. Императрица Екатерина I поспешила заявить о решимости завершить создание Академии.

В июне 1725 г. в Петербург приехали первые академики. 17 сентября 1725 г. начались регулярные (обычно два раза в неделю) научные заседания, или Конференции. 27 декабря Академия отпраздновала свое создание большим публичным собранием с участием всей петербургской элиты. Это был торжественный акт появления нового атрибута российской государственной жизни.

«Проект положения об Академии наук» 1724 г. предусматривал в ее составе 12 академиков. Первым членом Петербургской Академии наук стал математик Яков Герман (1678–1733), пользовавшийся в научных кругах Европы широкой известностью.

Итак, летом 1725 г. в Санкт-Петербург прибыли первые приглашенные и заключившие контракт на 5 лет лица, первые члены Российской Академии наук. Среди них был один француз, трое из Швейцарии, остальные – немцы. Вот их имена:

- 1) Яков Герман, профессор математики;
- 2) Готлиб Байер, профессор по кафедре греческих и римских древностей;
- 3) Христиан Мартини, профессор физики, позднее – логики;

- 4) Иоганн Коль, профессор элоквенции и церковной истории;
- 5) Фридрих Майер, экстраординарный профессор математики;
- 6) Жозеф Делиль, профессор астрономии;
- 7) Даниил Бернулли, профессор физиологии, позднее – математики;
- 8) Николай Бернулли, профессор математики;
- 9) Иоганн Дювернуа, доктор медицины, профессор анатомии, хирургии, зоологии;
- 10) Мишель Бюргер, профессор химии и практической медицины;
- 11) Иоганн Бекенштейн, профессор юриспруденции;
- 12) Христофор Гросс, экстраординарный профессор нравоучительной философии;
- 13) Георг Бюльфингер, профессор логики и метафизики.

Средний возраст первых академиков – 24 года. Приезд этих молодых людей положил начало целенаправленной научной работе и научному творчеству в России.

2.6.2. Первые учреждения Российской академии наук

Академия наук получила в свое распоряжение богатейшую коллекцию Кунсткамеры.

Учрежденная в 1714 г. Петром I, Кунсткамера являлась одним из первых в Европе естественно-научных музеев. Уже ко времени открытия этого первого в России публичного музея количество выставленных для обозрения коллекций поражало воображение как россиян, так и европейцев.

Среди приобретений Петра наиболее известны коллекция Альберта Себы «Славное собрание животных четвероногих, птиц, рыб, змей, ящериц, раковин и других диковинных произведений из Ост и Вест-Индии» ([рис. 2.2](#)). В Европе того времени было принято коллекционировать разные диковинки природы – они назывались *naturalia* – и искусные произведения человеческих рук, *artificialia*. Коллекционеры называли себя «любителями», и это было действительно так: движущей силой науки того времени было любопытство, а средства на жизнь «любители» зарабатывали иными способами. Себа, по профессии аптекарь, разделял экспонаты по традиции эпохи Возрождения, т.е. по полезности. Так, например, в зависимости от того, едят растение или им лечатся, оно попадало в определенный раздел.

Гордостью Кунсткамеры была знаменитая коллекция голландского анатома Рюйша ([рис. 2.3](#)). Петр познакомился с ним в 1698 г. в Голландии во время Великого посольства. Рюйш прославился уникальным способом инъекции: он вливал в сосуды человеческого тела окрашенный отвердевающий состав. Благодаря этому можно было увидеть мельчайшие разветвления сосудов в самых разных органах. В этом умении, названном «рюйшевым искусством», голландский анатом оставался непревзойденным и при жизни, и после смерти. Унес он с собой в могилу и секрет бальзамирования трупов

взрослых и детей. Он препарировал их так искусно, что они казались живыми.



Рис. 2.2. Коллекция Альберта Себы

Свои искусные образцы Рюйш хранил сухими или в стеклянных банках, заливая их спиртом, настоянном на черном перце. Для того, чтобы они выглядели приятно и естественно, он украшал их бусами, цветами, кружевными одеяниями. Современники воспринимали их как восьмое чудо света. Размещение экспонатов Рюйш подчинял старому, аллегорическому способу. Его коллекции демонстрировали популярную в то время идею суетности и быстротечности жизни. Рюйш считал, что *«смерть – это милость, дарованная всемогущим творцом»*.

Были в той, старой Кунсткамере и необычные, живые экспонаты. Их называли монстрами, т. е. чудовищами. Они отличались от обычных людей какими-нибудь странными особенностями. Так, монстр Фома был коротышкой, всего 126 см. К тому же у него на руках и на ногах росло всего лишь по два пальца, похожих на клешни рака. Монстры жили при Кунсткамере и их показывали зрителям, как и все остальные экспонаты

Устройством русского «кабинета редкостей» Петр занимался с размахом, присущим всем его начинаниям. Делу был придан поистине государственный масштаб. В 1717 г. он велел воронежскому губернатору вылавливать птиц и диких зверьков. В 1718 г. он подписал указ, где говорилось: *«Ежели кто найдет в земле или в воде какие старые вещи, а именно: камень необыкновенные, кости человеческие или скотские, рыбы или птичьи, не такие, как у нас ныне есть, или и такие, да зело велики и малы перед обыкновенными»*.

венными, также какие старые надписи на камнях, железе или меди...», посуду, оружие, – словом, все, что «зело старо и необыкновенно», велено было приносить. После этого со всех концов России повезли всевозможные находки: из Выборга прислали овцу с двумя языками и двумя глазами с каждой стороны, из Тобольска – барашков, одного – с восемью ногами, другого – с тремя глазами. Все путешествующие должны были покупать разные диковинные предметы и у своих, отечественных, и у иноземных «купецких людей».



Рис. 2.3. Коллекция Рюйша

Основным источником поступления новых коллекций Кунсткамеры были знаменитые «академические экспедиции» первой половины XVIII в. (Д. Г. Мессершмидт, Г. Ф. Миллер, И. Г. Гмелин, С. П. Крашенинников, В. Н. Татищев и др.) и покупка по распоряжению Петра I «редкостей» в различных странах Европы.

В XVI–XVII вв. в Европе открываются многочисленные ботанические сады, перед которыми ставятся как чисто научные задачи, так и задачи, вытекающие из потребностей сельского хозяйства, медицины, промышленности. В 1627 г. закладывается знаменитый Ботанический сад в Париже, позже при нем были созданы зоологический сад и естественно-исторические музеи. В 1713 г. ботанический сад учреждается в Петербурге. Позднее, в 1824 г., он становится Ботаническим музеем Академии наук. В 1759 г. открылся ботанический сад в Кью (Англия). Развертывает свои работы ботанический сад в Упсале (Швеция), где трудится Линней. Для изучения и «освоения» индийской флоры в 1786 г. открывается Ботанический сад в Калькутте.

В 1725 г. в ведение Императорской Академии наук вместе с кабинетом редкостей была передана библиотека. Она явилась одним из первых научных учреждений Академии. С 1728 г. библиотека размещалась в здании на Васильевском острове, построенном для нее и Кунсткамеры.

Первоначальный фонд библиотеки Академии наук (БАН) составили три книжных собрания: библиотека Аптекарского приказа, библиотека герцога Курляндского, Готторпская библиотека (книги, полученные Петром I в дар от герцога Голштинского и хранившиеся в его Летнем дворце). Библиотечные фонды росли достаточно быстро: в 1725 г. – 11 793 тома; по каталогу 1742 г. – свыше 15 500 томов. Составлением четырехтомного каталога руководил Шумахер. Каталог делился на четыре части: книги богословские, книги юридические, книги медицинские, вошедшие в состав первого тома; книги философские и другие, составившие содержание второго и третьего томов. Под «другими» книгами подразумевалась самая разнообразная литература, не вошедшая в четыре раздела каталога. Принятая система классификации, как это видно по основным делениям, соответствовала старым традициям, возникшим еще в Средние века. Наладить библиотечное дело в соответствии с требованиями проводимых научных исследований оказалось не так-то просто, «настройка» научного аппарата заняла еще долгое время. Уже в 1835 г., когда Карл Бэр, приглашенный для работы в Санкт-Петербургской Академии был назначен Директором Второго Иностранного отделения БАН, он застал организацию библиотеки (по крайней мере этого отдела) в крайне плачевном положении. Биограф К. Бэра пишет: *Иностранный отдел библиотеки, который имел до семидесяти тысяч томов, находился в хаотическом состоянии. Достаточно сказать, что книги не имели исправного каталога и стояли без всякой системы в шкафах, в несколько рядов. В них кое-как разбирался, по памяти, старик-библиотекарь, прослуживший много лет, но пользоваться библиотекой фактически было невозможно. Притом в помещении отсутствовали печи, и холод был такой, что чернила замерзали, и работать зимой приходилось в шапках.*

В течение трех столетий с момента основания БАН ее фонды приумножались гением и трудом выдающихся ученых и государственных деятелей России «для использования и сохранения впредь». Среди них М. В. Ломоносов, С. К. Котельников, Г. Ф. Миллер, В. Н. Татищев, К. М. Бэр, А. А. Куник, А. А. Шахматов, Н. К. Никольский, С. Ф. Платонов, С. И. Вавилов и многие другие.

Наряду с текущими поступлениями пополнение фондов БАН осуществлялось за счет даров и покупки отдельных книжных собраний и книг. В числе поступлений XVIII в.: библиотеки А. А. Винуса, А. Питкарна, Р. Арескина, Я. В. Брюса, Петра I и его семьи, рукописи, присланные В. Н. Татищевым, библиотека Радзивиллов и многие другие частные собрания.

В XIX в. фонд библиотеки пополнился собранием карт России Географического департамента, русской периодикой Министерства народного просвещения, книгами Комитета иностранной цензуры, периодическими изданиями (дар А. А. Половцева), библиотеками Е. Е. Келлера и других академи-

ков, рукописями и редкими изданиями из собраний Ф. А. Толстого и многих других.

В настоящее время БАН – одна из крупнейших библиотек мира, главная библиотека Российской Академии наук со статусом научно-исследовательского института в области библиотековедения, библиографоведения, информатики, книговедения, научного описания рукописей, консервации и реставрации документов, безопасности библиотек и архивов.

В первые же годы работы РАН была организована академическая типография, а с 1728 г. стал издаваться научный журнал на латинском языке – «Комментарии Петербургской академии наук». В этот период преимущественное развитие получили математические и естественные науки, что в большой мере было обусловлено запросами практики: развитием производства, изучением и освоением природных богатств страны, потребностями мореплавания, метеорологии, картографии. Велись также исследования в области анатомии и физиологии, географии, этнографии, истории. В результате географических, геодезических астрономических исследований в 1745 г. был создан первый научный географический атлас России – «Атлас Российский». На страницах «Санкт-Петербургских ведомостей», где печаталась научная экспресс-информация, и популярного научного журнала «Примечания на «Ведомости» было положено начало созданию русской научной терминологии.

Санкт-Петербургская академия наук сразу встала в ряд с наиболее крупными научными объединениями Европы. Как писал в 1736 г. известный французский физик Ж. Ж. Дорту де Меран, Петербургская академия со времени своего рождения поднялась на выдающуюся высоту науки, до которой академии Парижская и Лондонская добрались только за шестьдесят лет упорного труда.



Рис. 2.4. Первые академики из россиян (слева направо): Георг-Вильгельм Рихман, Михайло Васильевич Ломоносов, Василий Кириллович Тредиаковский

В середине 1740-х появились первые академики из россиян (рис. 2.4): Георг-Вильгельм Рихман, Михайло Васильевич Ломоносов, Василий Кириллович Тредиаковский, Степан Петрович Крашенинников, а немного позже – Никита Иванович Попов, Алексей Протасьевич Протасов, Степан Яковлевич Румовский.

2.6.3. Социокультурные условия формирования науки в России

Образование РАН происходило на фоне общих преобразований Петра I во всех сферах жизни. В частности, важно отметить появление в 1711 г. на арене российской социальной истории Сената как правительственного учреждения, созданного для контроля и управления государственной жизнью. Конечно, время Петра I – это, прежде всего, воздвижение абсолютной монархии, утверждение империи. Многие историки сходятся в том, что, заменив Боярскую думу контролируемым сверху Сенатом, Петр навсегда освободился от притязаний бояр на верховную власть, равно как заменой патриаршества Синодом он сделал невозможной политическую конкуренцию со стороны церкви. Наконец, манифестом 1722 г. о престолонаследии он узаконил власть монарха в той области, которая ранее была вне контроля русского самодержца. Однако в этом видимом укреплении личной власти содержалась одна тонкость, ясно замеченная культурологами. Петр копировал административный аппарат Западной Европы, прежде всего – известные ему шведские образцы. К тому времени западноевропейская политическая мысль легитимировала государство прежде всего с позиций Разума, что отчасти дополнило прежнее религиозное обоснование власти, отчасти даже подменило его. «Государство» как понятие отделялось ныне от личности правителя, который рассматривался как первый слуга государства.

Для нас также важно подчеркнуть, что появление такого института, как Сенат, косвенно отделяет в сознании людей того времени власть царя (хозяина) от власти государства (учреждения, созданного для «блага подданных»), и это для русского культурного сознания начала XVIII в. было весьма актуальным и значимым достижением. Система светского, секуляризованного просвещения – школы, университеты, академии – естественно функционируют только в рамках государственного, а не «вотчинного» устройства социума. Властителю, тирану или ничем не ограниченному самодержцу нужны жрецы, хранители «сакрального знания», а не ученые-исследователи, культивирующие свободное познание, не признающие других авторитетов, кроме самой Истины.

Американский исследователь М. Раев в споре с коллегами-историками подчеркивал, что весьма распространенные упреки, состоящие в том, что петровские реформы управления были чисто внешними, поверхностными, несостоятельными, хотя бы и потому, что в данном случае форма чрезвычайно сильно влияла на содержание, что новый «институциональный стиль» имел

большое значение, в частности, для духовного развития российского дворянства XVIII в.

Можно сразу отметить, что и создание российской науки происходило в «институциональном стиле» – создано было именно учреждение, институт, и это событие имело весьма широкое значение, которое затрагивало отнюдь не одно только дворянское сословие.

Свободные искусства и науки исторически не появляются в сельских местностях, не получают стимулов для развития иначе, чем в городских условиях. Городская среда, несомненно, создает необходимую для развития индивидуальной духовной жизни семиотическую избыточность. Петр I дал образцы строительства новых для традиционной Руси городов – с новой планировкой, новыми смысловыми акцентами (Петербург, Таганрог, Петрозаводск и др.). Под влиянием новых образцов отчасти перестраивались старые города, например, Москва. Новые акценты хорошо выражены: в городском центре отныне главенствует не традиционный Кремль, церковь-крепость, символизирующий надежность обороны от врагов и твердость православной веры, а учреждения другого характера и назначения. В Санкт-Петербурге, например, – Адмиралтейство (символ выхода к морям и важности нетрадиционных типов профессий), Фондовая биржа (могущество торговых связей), сам царский дворец – отнюдь не за высокими стенами, совсем рядом с ним – императорская Академия наук с ее залами для собраний и занятий, музеем, обсерваторией, анатомическим кабинетом, библиотекой, Университетом (рис. 2.5). Теперь городской центр призван демонстрировать новые социальные и культурные ценности – информационную открытость и деловитость.

В огромном и спешном строительстве [города Петербурга]... идея Пальмиры, разом возникающей «по манию царя» посреди пустыни, оказалась не просто востребованной, но оказалась центральной для крупного периода в развитии национального самосознания, подчеркивал Г. З. Каганов. И далее отмечал, что гений монарха в силах обогнать время, что в историю можно войти не в результате долгого созревания, а сразу, одним героическим рывком, – уверенность в этом одушевляла художества и словесность более века, с 1710-х по 1830-е гг.

Вспомним, что первые академики, приглашенные на службу в Россию, размещены были в доме Кикина, а первые публичные заседания Академии были проведены в доме Шафировва (вблизи Троицкой площади). Но это продолжалось недолго. Достаточно скоро Академия переехала на Васильевский остров, где «амстердамская идея» и «амстердамский контекст», весьма близкий сердцу самого Петра I, был выражен наиболее отчетливо. Возможно, само поселение в более или менее понятном городском контексте облегчало для некоторых из приглашенных принятие важного решения – ехать или не ехать на работу в незнакомую, далекую, «азиатскую» страну.

Нельзя не принять в рассмотрение подобные конкретные исторические обстоятельства, в частности, нельзя понять некоторых акцентов собственно академического проекта государя – того историко-культурного контекста, в котором правитель неграмотной страны мог дерзнуть на решение участво-

вать в развитии мировой науки, а не просто терпеливо учиться тому, к чему иногда веками шли на Западе.



Рис. 2.5. Здание Российской академии наук (а также Кунсткамеры и публичной библиотеки) на Васильевском острове в Санкт-Петербурге

Существование науки невозможно, конечно, без светского, секуляризованного книгопечатания, без издательского дела, поставленного с достаточным размахом.

Царь-реформатор покупает и перевозит в Санкт-Петербург хорошую типографию (1711), в последующие годы в целом ряде городов были учреждены и другие типографии; выпускает первую в истории России газету для широкой публики *«Ведомости о военных и иных делах, достойных знания и памяти, случившихся в Московском государстве и в окрестных странах»* (печаталась в Москве с 1702 г.); налаживает переводы нужных книг ([рис. 2.6](#)).

ваемым гражданским шрифтом вместо прежнего церковно-славянского. Первая переводная книга, напечатанная новым шрифтом, – это учебник «землемерии», т. е. геометрии ([рис. 2.7](#)); вторая – письмовник под названием «*Приклады, како пишутся комплименты разные*».

Разрыв с традициями допетровской Руси здесь был очень болезненным, он стоил царю-реформатору огромных усилий. Отношение к массовой грамотности и к книге было в Московском государстве вопросом еще нерешенным, или, точнее сказать, болезненным. Современный исследователь-культуролог характеризует это так: древнерусский человек состоял с книгой в особых отношениях. Книга – не вещь, это своего рода неотчуждаемое имущество (конечно, в идеале, потому что в житейской практике книги продавались и покупались). Не столько человек владел книгой, сколько книга владеет человеком, «врачует» его...

Книга подобна иконе: это духовный авторитет и духовный руководитель. Из этого-де вполне естественно вытекало, что книга является вместилищем вечных идей. Само собой разумеется, что вечные идеи не могут заполнять сотни и тысячи томов, ибо вечных идей немного. Следовательно, нужно не вообще читать книги и читать не всякие книги, а «пользовать себя» строго определенным кругом избранных текстов. Дело, таким образом, даже не в том, что Московская Русь не знала развитого книгопечатания, нужного количества книг, массовой грамотности, но еще и в традициях этой грамотности, традициях издания и пользования книгами.

О состоянии московских типографий, первых русских печатных книг, о судьбе «первопечатников» рассказывают много колоритных историй. Вот одна из них, весьма характерная: *в 1552 г. по просьбе Иоанна Грозного из Дании был прислан типограф Ганс Мессингейм или Бокбиндер. Нашлись и свои люди, знавшие типографское дело, – диакон Иоанн Федоров и Петр Тимофеевич Мстиславец; в Новгороде отыскался резчик букв Васюк Никифоров; кроме того, из Польши были выписаны новые буквы и печатный станок, и печатанье началось. Ганса Бокбиндера, кажется, скоро отпустили, потому что в печатании участвовали только русские первопечатники. В 1564 г. вышла первая печатная книга Апостол, через 2 года выпущен Часослов, – оба, впрочем, мало исправные. После этого типографское дело остановилось. Против типографщиков восстали из зависти переписчики книг, у которых они отбивали работу и завинили их в ереси... первопечатники удаллись из Москвы в Вильну работать в тамошней типографии; самый двор печатный был подожжен ночью и сгорел со всеми своими принадлежностями. Книгопечатание снова возобновлено уже в 1568 г. по воле самого царя сначала в Москве, потом в Александровской слободе.*

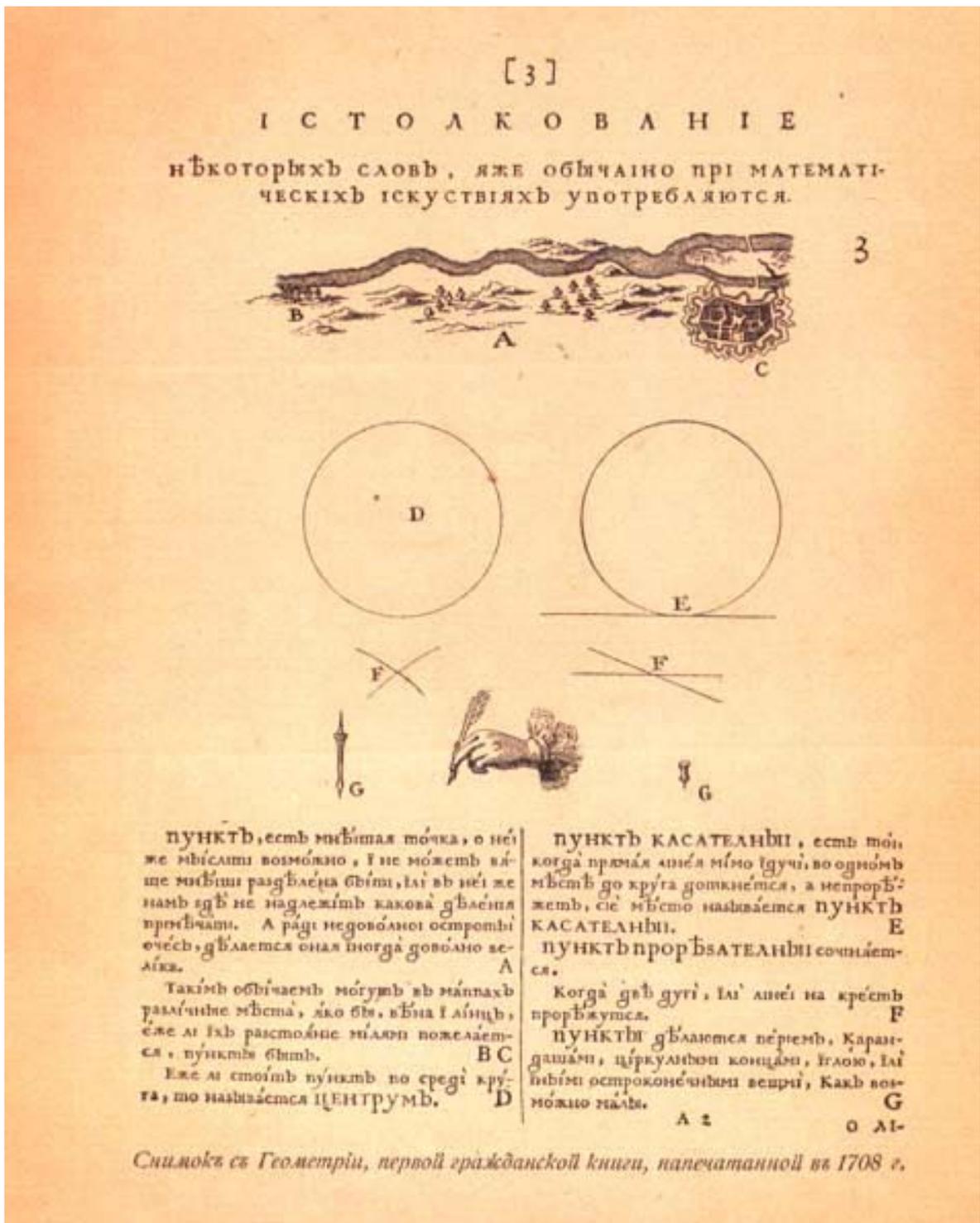


Рис. 2.7. Страница «Геометрии» – первой русской книги, напечатанной гражданским шрифтом

На традиционной грамотности русского человека нельзя было основать и развивать европейское просвещение, ознакомить людей с кругом естественно-научных представлений, основами математических и технических знаний. Грамотных в том плане, как это нужно было для участия в преобразовательной деятельности Петра I, практически не было.

О том, как «прижился» первый русский государственный музей, А. М. Панченко рассказывает:

Петр начал собирать редкости еще в первое свое путешествие по Европе, и государево к ним пристрастие сделалось широко известным. Традиционалисты его не одобряли. Дело в том, что монстров по старинной привычке (и православной, и католической) считали сатанинским отродьем. Указ учитывает эту традицию и стремится ее опровергнуть, приводя аргументы богословского и медицинского свойства и просто взывая к здравому смыслу: только невежды могут полагать, что «уроды рождаются от действия дьявольского»; творец всей твари – бог, а не дьявол; уродство – это физиологическая аномалия. Эти рассуждения для многих были гласом вопиющего в пустыне, и на первых порах Кунсткамера была «пустынным» музеем, в котором монстров было больше, чем «нормальных» посетителей. Людям древнерусского воспитания уроды казались «страшилищами». Поэтому Петр отверг предложение генерал-прокурора Сената С. П. Ягужинского, который советовал назначить плату за посещение Кунсткамеры. Петр не только сделал свой музей бесплатным, но и выделил деньги для угощения тех, кто сумеет преодолеть страх перед «страшилищами». Шумахеру отпускалось на это четыреста рублей в год. Угощения посетителей Кунсткамеры продолжались и в царствование Екатерины I и Анны Иоановны. Так реформатор приучал традиционную аудиторию к новизне, к раритетам, к небывалым вещам.

Кратко коснемся состояния библиотечного дела в России. Понятно, что без такой информационной службы, как библиотека, невозможна никакая научная работа. По определению В. И. Вернадского, библиотека относится к «научному аппарату», и аппарат этот очень хрупок: достаточно перерыва в его создании в течение одного-двух поколений для того, чтобы научная мысль человечества остановилась.

Если ретроспективно бросить взгляд на состояние библиотек России конца XVII – начала XVIII в. и оценить их по таким параметрам, как доступность, систематичность, способы хранения и пользования книгами, то и здесь можно увидеть, что традиции допетровской русской культуры далеки от того, чтобы имеющиеся собрания книжных сокровищ можно было бы назвать «библиотеками» в точном смысле слова, тем более – учреждениями, способными обслуживать потребности научных исследований.

В начале XVIII в. государство осознанно вело сбор редкостей, в том числе редких книг.

20 декабря 1720 г. был издан «Указ о присылке из монастырей древних рукописей и печатных книг». В Указе говорилось:

Великий государь указал: во всех монастырях, обретающихся в Российском государстве, осмотреть и забрать древние жалованные грамоты и другие куриозные письма оригинальные, также книги исторические, рукописные и печатные, какие где потребные к известию найдутся. И по тому его великого государя именному указу правительствующий Сенат приказали: во всех епархиях и монастырях и соборах прежние жалованные грамоты и

другие курioзные письма оригинальные, такожде и исторические рукописные и печатные книги пересмотреть и переписать губернаторам и вице-губернаторам, и воеводам и те переписные книги прислать в Сенат.

16 февраля 1722 г. вышел «Указ о присылке хранящихся в монастырях летописей для снятия с них копий», гласивший:

Из всех епархий и монастырей, где о чем по описям курioзные, т. е. древних лет на хартиях и на бумаге, церковные и гражданские летописцы степенные, хронографы и прочие сим подобные, что где таковых обретаются, взять в Москву в Синод, и для известия оные описать и те списки оставить в библиотеке, а подлинные разослать в те же места, откуда взяты будут, по-прежнему, а тех епархий и монастырей властям при том объявить, дабы они те курioзные книги объявили без всякой утайки, понеже те книги токмо списаны, а подлинные возвращены будут к ним по-прежнему. И для присмотра и забирания таковых книг послать из Синода нарочных.

В XVII в. хранение книг производилось в низких, полутемных, желательно каменных (во избежание опасности пожара) комнатах, установленных массивными сундуками («коробьями»), в которых под печатями покоились книги. Шкафы с полками появились впервые у кого-то из просвещенных людей того времени – возможно, у боярина Бориса Морозова (воспитателя царя Алексея Михайловича) – и соответствовали, вероятно, желанию владельца продемонстрировать богатство и красоту книжных переплетов. Воистину, книги тогда были «сокровищами»: переплеты украшались драгоценными камнями, делались из дорогой кожи, пользоваться ими было не только неудобно, но и страшновато. Сохранившиеся описи книжных богатств подробно сообщают о переплете и зачастую забывают сообщить название книги и ее автора. Следы этой допетровской культурной традиции обнаруживаются даже в XVIII в., ибо расстановка книг по формату и красоте переплета была на первых порах характерна даже для Академической библиотеки.

Официальное открытие Библиотеки Академии на Васильевском острове состоялось 25 ноября 1728 г. Газета «Санкт-Петербургские ведомости» сообщала: *библиотека равным же образом повсянедельно дважды, а именно, во вторник и пятницу пополудни от 2 до 4 часа, отперта, и всякому вход в оную свободен.*

Это была первая публичная библиотека в России. Но заманивать в нее публику нужно было почти как в Кунсткамеру (здание, кстати, было одним и тем же: в западной части располагалась Кунсткамера, в центре – Астрономическая обсерватория и Анатомический театр, в восточном крыле – библиотека). По сохранившимся записям 1732–1735 гг. известно, что литературу на дом получали 85 человек, из них 44 – члены Академии.

В отечественной и западной литературе достаточно подробно описывались детали того, каким образом идея об учреждении в России Академии наук появилась и все более вырисовывалась в планах Петра I. Более или менее известно, какие советы в связи с этим проектом ему давали знаменитые в то время философы (и не менее знаменитые математики) – Христиан Вольф и Готфрид Лейбниц.

Лейбниц относился к идее создания высшего научного учреждения в России с огромным энтузиазмом: еще до личной встречи с Петром в Торгау в 1711 г. он в своих записках неоднократно высказывал мысль об огромной общечеловеческой значимости развития просвещения в России. Эта огромная страна представлялась философу «непочатым полем», где можно избежать заблуждений и ошибок, допущенных Западом, в сфере организации научных исследований и преподавания наук. Однако, судя по всему, Лейбниц мыслил новое учреждение как некое, выражаясь современным языком, Министерство («влиятельная коллегия»), которое призвано централизованно управлять образованием, книгоиздательством, цензурой, художествами и ремеслами. В специальной записке, составленной Лейбницем к встрече с российским императором, функции такой проектируемой коллегии расширяются: в ее ведение должны были бы попасть не только учебные и издательские дела, но и медицина, аптеки, соляные и горные промыслы, изобретения и мануфактуры, новые сельскохозяйственные культуры и новые предметы торговли. Ясно, что новая коллегия должна занимать весьма высокое положение в государственном аппарате.

В итоге в самой организации Академии мы не можем проследить прямых связей с весьма отвлеченными предложениями и проектами Лейбница. Можно только добавить: утопическими (в философском смысле слова) проектами, ибо мечты о рациональном переустройстве современной жизни Европы так и проглядывают в записках Лейбница, подготовленных для русского царя. Надо учесть, что великий философ и математик потратил на мысленную отделку своих российских проектов довольно большое время. Весьма возможно, что на провиденциальный смысл идеи учреждения Академии наук в России указал Петру именно Лейбниц. Это было замечено А. Г. Брикнером: Лейбниц, следя с большим вниманием за мерами Петра для распространения просвещения, считал его благодетелем человечества. Царь, по его мнению, был избранным орудием Провидения для насаждения цивилизации среди «скифов»: он считал Петра чрезвычайно способным извлечь наибольшую пользу из примера культуры Китая, с одной стороны, и из образцов умственного и нравственного развития в Западной Европе – с другой. Для России Лейбниц считал огромною выгодою то обстоятельство, что в ней, пользуясь примерами истории развития других стран и народов, можно избежать многих ошибок, сделанных в разных случаях. Дворец, построенный совершенно сызнова, замечает в 1712 г. Лейбниц, во всяком случае может быть устроен удобнее, чем здание, над которым трудились в продолжение нескольких столетий, постоянно делая перестройки, починки, поправки.

Роль другого советчика в создании нового учреждения П. Н. Милюков, ссылаясь на материалы П.П. Пекарского, рисует следующим образом. Первые переговоры со знаменитым немецким философом, Вольфом, об основании Академии наук вызваны были печатным известием в немецких газетах, что какому-то Орфиреусу удалось найти *regretium mobile*. Петр приглашал Вольфа приехать, на каких угодно условиях, в Петербург, только бы он согласился усовершенствовать изобретение Орфиреуса. Сперва намеками, а по-

том и прямо, знаменитый философ дал понять, что для России было бы полезнее распространять науки, чем двигать их дальше. Христиан Вольф разъяснял императору, что в данный момент вместо «общества ученых людей, которые бы трудились над усовершенствованием искусств и наук», лучше было бы пригласить профессоров для чтения лекций. С практической точки зрения, это означало также, что нет нужды в приглашении подлинных знаменитостей (что достаточно сложно), для целей «просвещения» в Россию могут поехать люди молодые, только начинающие карьеру в ученом мире.

Интересно, что логика «нетерпеливого», как его часто величали в дальнейшем историки, царя-реформатора оказалась в данном случае в чем-то более прозорливой, чем обоснованные и надежные советы здравого смысла. В принятии решения об учреждении в России Академии наук – в стране, где еще не были созданы многие необходимые для функционирования науки звенья инфраструктуры, – можно видеть теперь подлинный, бесценный урок истории. В чем именно он состоял? Это заставляет вновь и вновь анализировать начальные, стартовые условия формирования науки в России.

Известно, что многие русские передовые люди также считали академический проект Петра, мягко выражаясь, нереализуемым. П. Пекарский передает в связи с этим весьма характерный, замечательный по выразительности, эпизод:

В 1724 г., по поручению Петра Великого, Татищев отправился в Швецию, и лейб-медик Блюментрост, встретившись с ним тогда, просил его узнать, не будет ли в Швеции ученых, которых можно было бы пригласить оттуда во вновь открывавшуюся в Петербурге Академию наук. «Напрасно ищите семян, возразил Татищев, когда земли, на которую сеять, не приготовлено». Император, заметив этих лиц, и узнав, о чем у них идет речь, ответил Татищеву таким апологом: «Некоторый дворянин желал в деревне у себя мельницу построить, а не имел воды. И видя у соседей озера и болота, имеющие воды довольство, немедленно зачал, с согласия оных, канал копать и на мельницу припас заготовлять, которого хотя при себе в совершенстве привести не мог, но дети, сожалея положенного иждивения родителем их, по нужде принялись и совершили».

При оценке петровского замысла учреждения Академии необходимо принять во внимание, по возможности, всю совокупность исторических обстоятельств. Вполне вероятно, что авантюрная идея именно в России закончить постройку *regretium mobile* показалась Петру наиболее привлекательной. Вполне вероятно, что великий реформатор не до конца осознавал трудности и тонкости, которые были неизбежны при «строительстве» великого здания науки на зыбкой, «болотистой» почве тогдашней российской культуры. Вполне справедливы, на первый взгляд, упреки и замечания, что серьезную постройку нельзя начать с «верхних этажей», что начинать надо с возведения надежного «фундамента». Однако исторический деятель велик своими конкретными решениями, решениями для данных обстоятельств, и было бы весьма не исторично возлагать ответственность за все последующие события только на стартовый период.

Именно принимая во внимание, что решение Петра созревало в атмосфере приведенных выше рациональных соображений и осторожных советов, надо отдать должное его решительности и настойчивости, отдать должное масштабности картины событий, нарисованной им самим (но в основе принадлежащей, судя по всему, Лейбницу), и, опираясь на которую, он приступил к конкретным действиям.

По словам П. Пекарского, секретарь Петра I, Алексей Макаров, состоявший при нем много лет, сохранил для потомства одну «присловицу», которую часто говаривал государь: «легче-де всякое новое дело с Богом начать и окончить, нежели старое, испорченное дело починивать». Эту присловицу Петр Великий осуществил при основании в Петербурге Академии наук: он не обратился к исправлению, улучшению или распространению существовавших до того времени русских училищ, но решился создать такое новое заведение, которое и по назначению своему – преследование в одно и то же время целей ученого общества и учебных заведений, высших, средних и низших – и по составу – в них должны были быть приглашены иноземцы, незнакомые ни с языком, ни с нравами, такого особенного от прочих европейских стран государства, как Россия – представляло единственный пример в истории европейского просвещения.

Самодержцу, таким образом, хватило дерзости не послушать советов известнейших философов своего времени: согласно его проекту будущая Академия все же ставила задачей не только «распространять» знания, но и «усовершенствовать» их. Поэтому для работы в новом учреждении призывались люди не только для преподавания, но и для новых исследований, накопления новых знаний.

Оглядываясь теперь назад, на тот период становления российской науки, который можно считать «стартовым», надо отметить следующее:

1. Воплощение утопического мечтания российского императора оказалось возможным, так как всему проекту был придан вполне земной и конкретный характер. Можно даже сказать, что учреждение Академии наук как практическое дело было исполнено в данных исторических обстоятельствах оптимально. Попытаться собрать «природных русских» и создать из них ученое сословие – вот это было бы утопией. Никакого другого пути, кроме приглашения иностранцев на академическую службу, в тот момент не было, а заключение контрактов с «иноземцами» для выполнения ими тех или иных государственных заданий было делом вполне привычным и практиковалось давно. Примеры этому встречаются даже в Московском государстве, а при Петре подобным соглашениям вообще никто не удивлялся, даже если традиционалисты его и не одобряли.

2. Следует признать, что в стартовый период наука была привезена в Россию, а это не то же самое, что формирование российской науки. Последнее еще предстояло обеспечить дополнительными усилиями.

Но для того, чтобы характеризовать старт как успешный, этого вполне достаточно.

3. Можно считать большим благом, что в Санкт-Петербург прибыли молодые и честолюбивые ученые, мечтавшие о новых открытиях и по молодости лет способные игнорировать не очень уютный и не очень для них привычный уклад российской жизни. Тот, кто подлинно честолюбив в науке, знает: первооткрыватели и первопроходцы новых земель, отправляясь в долгое, опасное путешествие, не ждут устойчивости и комфорта, которые они оставляют дома, в Европе, для тех, кто предпочитает покой бессмертной славы Колумба. Возможность новых географических открытий, описание новых для науки «туземных» культур и народов в Сибири, открытие новых видов флоры и фауны – вот чем, в частности, была привлекательна Россия для молодых западных естествоиспытателей. Здесь также можно было стать историком государства, где исторических описаний еще никогда не было, здесь можно было познакомиться с «евразийством» как культурным явлением, наблюдать становление политической и социальной мысли, здесь, наконец, не было той конкуренции в ученом мире, которая уже отравляла многим (особенно молодым) ученым жизнь в просвещенной Европе.

4. Важно отметить, что обучение «природных русских» в Академии поневоле становилось непосредственно приближенным к практике научных исследований (представим себе хотя бы «обучение» Степана Крашенинникова в Камчатской экспедиции!..). Но нет лучшей педагогики для будущего ученого, чем вовлеченность в научную деятельность. Рассуждая абстрактно, заметим, что можно было придать деятельности нового учреждения то или иное направление в зависимости от практических запросов быстро развивающегося российского государства. Исходные правила, определяющие академические цели и задачи, были сформулированы предельно общо. Это время от времени затрудняло функционирование Академии, но, по сути дела, исключало «железное русло» ее дальнейшего развития.

И это было не так уж и плохо для российской культуры.

ГЛАВА 3. ОТ ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ К СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ (БИОЛОГИЯ НОВОГО ВРЕМЕНИ ДО СЕРЕДИНЫ XIX В.)

3.1. Развитие ботанических исследований

Главным результатом развития ботаники на протяжении XV–XVIII вв. было описание и классификация большого числа растительных видов. Поэтому этот период часто называют периодом «первоначальной инвентаризация» растений. В это время были разработаны основные понятия ботанической морфологии, заложены начала научной терминологии, выработаны принципы и методы классификации растений и, наконец, были созданы первые системы растительного царства.

3.1.1. Попытки классификации растений в XVI в.

К концу XV–началу XVI в. ботаника располагала весьма ограниченными сведениями, доставшимися ей от античного мира и Средневековья. Основными источниками ботанических сведений были труды Теофраста, Плиния, Диоскорида, Колумеллы, Альберта Великого, «травники», содержавшие описание и изображение немногих, главным образом полезных растений. Почти все нужно было начинать сначала: исследовать местную флору, разобраться в растительном покрове, описать его состав, а затем, выделив главные формы растений, попытаться систематизировать их и классифицировать по определенным, легко распознаваемым признакам. К этой работе приступили «отцы ботаники» – И. Бок, О. Брунфелс, Л. Фукс, П. Маттиоли, М. Лобеллий, К. Ключиус, К. и И. Баугины и др. В их сочинениях мы находим описания и рисунки значительного числа растительных видов. В XVI в. широкое распространение получило составление гербариев.

Германский флорист XVI в. И. Бок описал 567 видов растений, объединив близкие растения в группы, которые известны сейчас как семейства губоцветных, сложноцветных, крестоцветных, лилейных и др. У Бока нет каких-либо сознательно выработанных принципов классификации. Он группировал растительные формы по общему сходству. Это уже было шагом вперед, если учесть, что некоторые современники Бока описывали растения просто в алфавитном порядке.

Его современник Л. Фукс делал попытку ввести некоторые морфологические термины, чтобы облегчить описание и сравнение растений. Он же дал описания большого количества растительных форм, однако они носили подчас весьма поверхностный характер, так как он обращал внимание главным образом на внешнюю форму и размеры растений. Иногда Фукс снабжал их

так называемыми сигнатурами, т. е. характеристиками, указывавшими на значение того или иного растения. Но они были весьма наивными. Так, если растение было красного цвета, то говорилось, что оно помогает при заболеваниях крови; если форма листа напоминала очертания сердца, считалось, что растение может служить средством для лечения сердечных заболеваний, растения с желтым цветами – для лечения печени, и т. п. Под одним названием часто объединялись растения, принадлежащие к различным видам.

Во второй половине XVI в. нидерландский ботаник К. Ключиус, широко изучивший европейскую флору и растения, привезенные из «заморских» стран, предложил классифицировать все растения на следующие группы: 1) деревья, кусты и полукустарники; 2) луковичные растения; 3) хорошо пахнущие растения; 4) непахнущие растения; 5) растения ядовитые; 6) папоротники, злаки, зонтичные и др.

Несколько дальше пошел фламандский ботаник М. Лобеллий, главные работы которого относятся к XVI в. Он пытался классифицировать растения главным образом по форме листьев. Так, например, Лобеллий выделил группу злаков и, исходя из строения листьев, сблизил ее с группами лилейных и орхидей. В то же время у него можно найти наивное объединение в «род пшеницы» всех растений, произрастающих на полях, включая сорняки.

Значительный успех в развитии ботаники в конце XVI – начале XVII в. связан с именем швейцарского ученого Каспара Баугина. Баугин изучил и описал около 6000 видов растений, так что даже в количественном отношении его работы знаменовали крупный шаг вперед. Большим достижением Баугина были весьма точные описания многих форм, выполненные в виде кратких диагнозов. Баугин выявил много синонимов. Не имея еще ясных представлений о систематических категориях, он часто пользовался приемом, который теперь называется бинарной номенклатурой. Зачатки бинарной номенклатуры встречаются также у Брунфелса, Фукса, Лобеллия. Баугин давал иногда четырехчленные названия, что свидетельствовало о его умении весьма точно диагностировать растения вплоть до разновидностей (в современном понимании). Так, он различал *Anemona alpina alba major* и *Anemona alpina alba minor*. Подобные обозначения, использованные Баугиным, правда, не всегда последовательно и не для всех видов, имели, несомненно, положительное значение, так как облегчали изучение и «инвентаризацию» растительного мира. Напомним, что в этот период (вплоть до работ Линнея) виды обычно обозначались десятью и более словами. После Баугина бинарную номенклатуру предлагал также немецкий натуралист А. Ривинус.

Баугин, подобно некоторым своим предшественникам, пытался объединить виды по признаку общего сходства в определенные группы. Он подразделил растения на 12 «книг». Каждая «книга» разделялась на секции, секции на роды, а роды на виды. Многие секции, более или менее соответствующие семействам современной систематики, были намечены вполне правильно. У Баугина встречаются первые наброски естественной системы, однако они были еще очень несовершенными.

Если в этот период виды получили во многих случаях достаточно ясные характеристики и ботаники научились видеть их отличительные особенности, то систематические единицы выше рода они различали плохо. Показательно, например, что хвощи, злаки и эфедра (хвойник) оказались у Баугина в одной группе, равно как ряска и мхи.

Накопление материала настоятельно требовало углубления приемов систематизации. Определенную роль в этом отношении сыграли работы итальянского ученого XVI в. Андрея Чезальпино, попытавшегося установить некоторые исходные принципы классификации.

Следуя за Аристотелем, он рассматривал растение как несовершенное животное. Основными функциями растения он считал питание и размножение. Питание связано, по его мнению, с корнем, размножение – со стеблем. Считая, что семена олицетворяют собой «жизненный принцип» растения – его «душу», он предлагал наибольшее внимание при классификации обращать на семена плоды и защищающие их «оболочки» – цветки. Несмотря на ошибочность исходных положений Чезальпино поднялся выше чисто эмпирических и часто наивных приемов классификации. Однако предложенная им классификация (он делил растения на 15 групп) была совершенно искусственной. Чезальпино смешивал даже однодольные и двудольные, различие между которыми подметил Баугин.

3.1.2. Систематика и морфология растений в XVII в.

Важное значение для развития ботаники и ботанической систематики имели также работы немецкого натуралиста и философа первой половины XVII в. Иоахима Юнга. Труды Юнга заложили основание ботанической морфологии и органографии, создав тем самым возможность для более углубленной систематизации материала. Юнг кратко и точно диагностировал различные органы растений. Он настаивал о введении в науку следующего принципа: все растительные органы, сходные по своей «внутренней сущности», должны носить одно и то же название, хотя бы даже они и были различны по форме. Иначе говоря, Юнг близко подошел к понятию гомологии органов растений, дав тем самым четкий критерий для сравнения различных растительных органов между собой. Он подчеркивал необходимость учета всего комплекса основных признаков растений и отвергал характерный для Чезальпино телеологический аристотелевский подход к растительному организму. Заслугой Юнга является и то, что он уточнил существующую и ввел новую ботаническую терминологию.

Следует упомянуть «Новую систематику зонтичных растений» (1672) английского ботаника Р. Морисона и особенно трехтомное сочинение «История растений» (1686) английского натуралиста Джона Рей. Рей описал множество растений, при этом он опирался на морфологические идеи и терминологию Юнга. Рей подразделял растительный мир на 31 группу. Некоторые из этих групп были близки к естественным (злаки, крестоцветные, губоцветные,

мотыльковые и др.). Рей заметил, что по особенностям строения зародыша все растения делятся на две большие группы, именуемые ныне однодольными и двудольными. Рей предпринял попытку дать четырехчленную классификацию. Он различал понятия рода и вида, причем первое из них он разделял на три: *genus* (род в узком смысле), *genus subalternum* (иногда *ordo*, что соответствует примерно порядку или семейству), *genus summum* (класс). Рей расположил свои «классы» в виде восходящего ряда в порядке усложнения. Хотя предложенное им расположение было еще весьма несовершенным, в нем можно усмотреть зачатки того плодотворного подхода, который получил затем развитие в трудах А. Жюссье и особенно Ламарка.

Из других работ, относящихся ко второй половине XVII – началу XVIII в., следует отметить труды французского ботаника Ж. Турнефора. Турнефор изучил и описал около 500 родов растений. В основу их классификации он положил строение венчика. Турнефор различал растения безлепестковых, а последние делил на однолепестковые и многолепестковые. К однолепестковым он относил, например, колокольчики и губоцветные, к многолепестковым – розоцветные и др. Деревья, кустарники и травы Турнефор разделил на несколько классов. Всего в его системе было 22 класса.

Турнефор ввел в ботанику новое четырехчленное разделение систематических категорий: класс, секция (категория, близкая к теперешнему отряду), род и вид. Турнефор давал детальные диагнозы родам. У него встречаются интересные фитогеографические сведения. Теоретические воззрения Турнефора не отличались особой оригинальностью, тем не менее они оказали внимание на работы многих ботаников последующего периода.

3.1.3. Развитие микроскопической анатомии растений в XVII в.

Изучение тонкой анатомической структуры растений стало возможным только после изобретения микроскопа.

В XII–XIII вв. в ремесленных мастерских были изобретены очки, в второй половине XVI в. появляются камера-обскура и первая сложная оптическая труба.

В самом начале XVII в. появились микроскопы. Изобретение микроскопа приписывают обычно голландцам – отцу и сыну Янсенам. Для подобного утверждения нет, однако, достаточных оснований. Как показал С.Л. Соболев – крупный знаток истории микроскопа, этот прибор был впервые сконструирован Галилеем в самом начале XVII в. Вошедшие же в обиход сложные двухлинзовые микроскопы с выпуклыми одиночными объективами и окулярами появились в Англии или Голландии в 1617–1619 гг. Их изобретателем, возможно, был физик Дреббель. На протяжении XVII–XVIII вв. усовершенствуются оптическая система и конструкция штативов. Объекты начинают рассматриваться не в падающем, а в проходящем свете, в конце XVIII в. устраняются сочетанием сортов стекла с разными коэффициентами преломления сферическая и хроматическая аберрации.

Прогресс микроскопической техники явился предпосылкой для успехов важных разделов биологической науки, в том числе и анатомии растений.

Одно из первых описаний тонкой структуры растений было дано в книге английского ученого Роберта Гука «Микрография или некоторые физиологические описания мельчайших телец при помощи увеличительных стекол» (1665). Гук описал некоторые растительные ткани и заметил их клеточное строение. Истинную природу этих образований он понять не мог и трактовал клетки как поры, пустоты, «пузырьки» между растительными волокнами.

Итальянский ученый М. Мальпиги во второй половине XVII в. тщательно описал микроструктуры листьев, стеблей и корней. Особенно детально он изучил строение стебля (коры, древесины и сердцевины).

Однажды Мальпиги гулял вечером по своему саду. Задумавшись, наткнулся на ветку каштана, обломил ее и увидел на месте разлома какие-то полоски. Дома он разглядел, что это особые каналы, наполненные воздухом. И Мальпиги принялся изучать эти трубки, заметил, что некоторые из них содержат не воздух, а растительный сок. В микроскоп Мальпиги увидел мешочки в корнях, коре, стебле, листьях. Эти мешочки долго беспокоили его, он находил их всюду, но значения их не понял.

Мальпиги удалось выяснить, что в стебле есть два тока: восходящий и нисходящий. Нисходящий состоит из соков, за счет которых живут и растут ткани растения. Чтобы проверить свои предположения, Мальпиги сделал такой опыт. Он снял со ствола кольцом небольшой участок коры. Через много дней кора над кольцом начала припухать и образовался наплыв из-за накопления сока над кольцом. Этот опыт Мальпиги стал классическим.

Он обнаружил сосудисто-волокнистые пучки и их отдельные элементы, указал на их непрерывность в теле растения. Подробно исследовал он и органы размножения растений. Но функции цветка и его частей оставались ему непонятными. Он уподоблял семязачатки – яйцу, завязь – матке и т.п.

Почти одновременно с Мальпиги исследовал строение растений и английский натуралист Неэмия Грю, автор «Анатомии растений» (1682). Он сделал много тонких и тщательных наблюдений, установил понятие «ткань», описал строение разных тканей растений. Отметив, что любая ткань состоит из переплетений сходных элементов – волокон, он трактовал ткани по аналогии с кружевами и тканями, вырабатываемыми человеком, а клеточки – как пузырьки между волокнами.

3.1.4. Система К. Линнея

Вершиной искусственной классификации явилась система, разработанная шведским натуралистом Карлом Линнеем, автором выдающихся трудов: «Основания ботаники», «Философия ботаники», «Роды растений», «Виды растений», «Система природы» и других, пользовавшихся широкой известностью и оказавших глубокое влияние на науку XVIII в.

С детства Карл интересовался растениями. Вместо того, чтобы идти в класс, он убегал в лес и там собирал и разглядывал цветы и листья. В результате столь легкомысленного отношения к занятиям отцу Карла, который мечтал видеть его пастором, посоветовали отдать его к сапожнику на обучение. Но доктор Ротман уговорил отца отдать Карла ему для обучения врачебному делу. Ротман оказался хорошим воспитателем и преподавателем, и скоро Карл полюбил латынь, переводил труды Плиния и выучил их чуть ли не наизусть. И окончил гимназию. К. Линней отправляется в Лунд, ближайший университетский город Швеции. Здесь он увлекся наукой. Затем он перевелся в Упсальский университет, где были хорошая библиотека и ботанический сад. Там он увлекся систематикой растений.

С именем Линнея связаны описание большого количества растительных и животных форм, их точная диагностика и удобная систематизация. Так, во втором издании сочинения «Виды растений» (1761) было описано 1260 родов и 7560 видов, причем отдельно выделены разновидности. Линней делил растения на 24 класса. В отличие от Турнефора, классифицировавшего растения на основе строения венчика и не обращавшего внимания на тычинки, Линней, признававший существование пола у растений, положил в основу своей классификации, получившей название сексуальной (половой), характерные особенности тычинок и пестиков. Первые 13 классов Линней различал по числу тычинок, 14 и 15-й – по различной длине тычинок, 16, 17 и 18-й – по характеру срастания тычинок, 19-й – по признаку срастания пыльников, 20-й класс по способу срастания нитей тычинок со столбиком пестика, к 21-му классу относятся однодомные, к 22-му – двудомные растения, к 23-му – растения, одна часть цветков которых раздельнополая, другая обоеполая, наконец, к 24-му – тайнобрачные. Внутри классов Линней выделял отряды по характеру строения женских органов растения – пестиков.

Система Линнея была искусственной. Растения относились к той или иной группе на основании единичных признаков. Это приводило к множеству ошибок, несмотря на всю проницательность Линнея.

Линней сознавал искусственность своей системы, условность классификации по произвольно выбранным признакам. Стремясь к естественной системе, Линней параллельно и независимо от своих 24-х искусственных классов ввел другую классификацию. Все растения были распределены в ней по 65 – 67 порядкам (лучше сказать семействам), которые ему казались естественными. Однако дать точный критерий этих порядков Линней не мог.

В 1730 г. Линней начинает читать вместо профессора Рудбека лекции по ботанике, и его посылают для исследования Лапландии.

Основной заслугой Линнея являются окончательное утверждение бинарной номенклатуры, усовершенствование и «стандартизация» ботанической терминологии. Вместо прежних громоздких определений Линней ввел краткие и четкие диагнозы, содержавшие в определенном порядке перечень характеристик растений. Он различал следующие соподчиненные друг другу систематические категории: классы, отряды, роды, виды, разновидности.

3.1.5. Попытки создания «естественных» систем в XVIII в.

Понятие «естественная группировка» прошло в своем развитии несколько этапов. Некоторые ботаники, руководствуясь общим сходством растений, пытались объединить их в естественные группы. Эти попытки не прекращались на протяжении всего XVIII в. Однако господствующими оставались приемы искусственной классификации. Но даже авторы искусственных систем были склонны к убеждению, что самой природе, независимо от принципов, которых придерживаются классификаторы, присущи «естественный порядок», «естественное сходство» растений. Многие систематики понимали, что искусственная систематика – это сугубо «технический» прием, и искали более совершенные методы классификации, которые позволили бы отразить «естественный порядок» в природе, естественную близость отдельных форм.

Говоря о попытках построения естественных систем растительного мира, которые предпринимались в рассматриваемый период, следует иметь в виду, что все они были только приближенными к естественной системе.

Уровень науки этой эпохи, недостаток критериев для систематики (и прежде всего сравнительно-морфологических критериев) не позволял этим системам преодолеть «искусственность». Более того, в понятия «естественный» и «сродство» не вкладывалось эволюционное содержание, представление о родстве растительных форм. Тем не менее стремление Баугина, Рея, Маньоля и других создать естественные группировки растений имело большое научное значение. Их работы создавали известные предпосылки для эволюционного учения.

Попытки построения естественной системы находят еще более яркое выражение у некоторых ботаников XVIII в. Так, французский ботаник М. Адансон в своем стремлении построить естественную систему растений добивался использования не какого-нибудь одного признака, а их комплекса. Правда, Адансон не учитывал в достаточной мере значимости отдельных признаков, их качественную неравноценность для классификации.

Другой французский ботаник – Бернар Жюссье в 1759 г. сгруппировал на грядках королевского сада в Трианоне в Версале около 800 родов растений, объединив их в 65 «естественных порядков» (более или менее соответствовавших тем естественным порядкам, которые были намечены Линнеем). Каталог растений Трианона был опубликован в 1789 г. в книге «Роды растений», автором которой был племянник Бернара Жюссье – Антуан Лоран Жюссье. Система А.-Л. Жюссье содержала 15 классов, 100 порядков (приблизительно соответствует теперешним семействам), около 20 000 видов. Классы были объединены в три большие группы: бессемядольные, однодольные и двудольные. Внутри однодольных и двудольных классы выделялись сообразно наличию верхней, нижней или полунижней завязи. Классы и семейства были расположены в порядке восходящего ряда.

Жюссье уделил большое внимание вопросу о критериях, которыми надлежит пользоваться при распределении растений в естественные группы. Он считал необходимым тщательно «взвешивать» признаки, выявляя наибо-

лее характерные, важные и постоянные, устанавливая их субординацию и отмечая корреляцию между ними.

Многие группы в системе Жюссье носят достаточно естественный характер и с теми или иными видоизменениями вошли в современные нам системы. В то же время в его системе сильны еще пережитки искусственной классификации. К ним относится, в частности, выделение «классов» почти по единственному признаку – положению завязи. Особенно искусственным является 15-й «класс», куда собраны раздельнополые покрытосеменные «*Discines irregulares*». Ближайшие преемники Жюссье в деле построения естественной системы (Декандоль, Окен) упразднили этот «класс», а его представителей объединили с безлепестковыми растениями.

Решительным шагом в коренной реформе принципов систематики явились ботанические работы Ламарка. В своем труде «Флора Франции» (1778) он критически пересмотрел системы растительного мира Линнея, Б. Жюссье и Турнефора, четко провел бинарную номенклатуру, выявил многие синонимы, впервые предложил определительные таблицы, основанные на дихотомическом принципе. В «Классах растений» (1786) Ламарк подразделил растительный мир на 6 классов и 94 семейства и в известной мере приблизился к естественной классификации. Здесь он высказал мысль о градации различных уровней организации.

В «Естественной истории растений» (1803) Ламарк, ставший в это время на позиции эволюционизма, разделил растительный мир на 7 классов, включающих 114 семейств и 1597 родов. Он расположил все формы в порядке восхождения от простого к сложному. В основании растительного мира он поместил грибы, водоросли и мхи, на его вершине многолепестковые цветковые растения. Таким образом, в попытке создания естественной системы он пошел значительно дальше своих предшественников, истолковав связь между различными группами растений в эволюционном смысле.

К работам Ламарка примыкают труды в области ботанической систематики одного из творцов современной ботаники – Огюста Пирама Декандоля. Он участвовал в подготовке третьего издания «Флоры Франции» Ламарка (это издание вышло в 1805 г.) и сам был автором одной из оригинальных естественных систем растительного мира. Декандолю принадлежат также важные работы по морфологии растений. Они относятся к началу XIX в.

Для развития ботаники большое значение имело расширение флористических исследований в связи с многочисленными путешествиями во все части света. Благодаря этому стали известны тысячи новых видов растений, своеобразные флоры различных стран. Среди этих работ следует отметить труд И. Г. Гмелина «Флора Сибири» (1747–1796), в котором описано 1178 видов растений (из них около 500 новых видов), С. П. Крашенинникова «Описание земли Камчатки» (1755), содержащий сведения о ее растительности, труды П. С. Палласа «Путешествие по разным провинциям Российской империи» (1773–1788) и «Флора России» (1784–1788) и др. Намного расширил знание растительного покрова земного шара великий немецкий ес-

тествоиспытатель А. Гумбольт. Его сочинения заложили основы географии растений.

3.1.6. Зарождение физиологии растений

Развитие ботаники и, в частности, анатомии растений создало предпосылки для зарождения физиологии растений. Ее формирование стимулировалось потребностями сельского хозяйства, нуждавшегося в выяснении условий, позволяющих успешно выращивать хороший урожай. Не случайно уже первые фитофизиологические исследования касались преимущественно проблем питания растений. Важную роль в возникновении физиологии сыграло распространение в XVII в. экспериментального метода и, в частности, использование методов химии и физики для объяснения различных явлений в жизни растений.

Первая попытка научного толкования вопроса о почвенном питании растений принадлежит французскому ремесленнику Б. Пиласси. В книге «Истинный рецепт, посредством которого все французы могут научиться увеличивать свои богатства» (1563), он объяснял плодородие почв наличием в них солевых веществ. Его высказывания, предвосхитившие основные положения так называемой минеральной теории плодородия почв, были затем забыты, и только спустя почти три столетия их по достоинству оценили.

Опыт голландского естествоиспытателя ван Гельмонта, поставленный в 1600 г. в связи с изучением питания растений, принято считать первым физиологическим экспериментом. Выращивая ивовую ветвь в сосуде с определенным количеством почвы при регулярном поливе, он через пять лет не обнаружил какой-либо убыли в весе почвы, в то время как ветка выросла в дровцо. На основании этого опыта ван Гельмонт сделал вывод, что своим ростом растение обязано не почве, а воде. Аналогичное объявление в 1661 г. провел с тыквой английский физик Р. Бойль. Он также пришел к выводу, что источником роста растений является вода.

Несовершенство начальных попыток применения экспериментального метода к изучению процесса питания растений привело первых его исследователей к ложному выводу о том, что для нормального роста и развития растений достаточно одной чистой воды. Положительной стороной этой так называемой водной теории было лишь то, что питание растений рассматривалось ею не как пассивное всасывание корнями из земли уже готовой пищи (мнение средневековых ученых), а как процесс, происходящий за счет активной синтетической деятельности растений.

Идея активности растения как живого организма получила экспериментальное подтверждение и развитие в работах М. Мальпиги. На основании наблюдений за развитием семян тыквы, ее семядолей и листьев Мальпиги высказал предположение, что именно в листьях растений, подвергающихся действию солнечного света, должна происходить переработка доставляемого корнями «сырого сока» в пригодный для усвоения растением «питательный

сок». Это были первые высказывания и робкие попытки научного объяснения участия листьев и солнечного света в процессе питания растений. Мальпиги сочетал изучение строения различных органов растения с изучением функций. Так, описав в своей классической работе «Анатомия растений» (ч. I – 1675; ч. II – 1679) ряд микроскопических структур стебля, в том числе неизвестные до того наполненные воздухом сосуды со спиральными утолщениями в стенках (он назвал их трахеями), Мальпиги тут же привел наблюдения, которые касались функций этих образований, проводящих питательные вещества. Посредством кольцевания стеблей он установил, что вода с растворенными в ней питательными веществами передвигается по волокнистым элементам древесины к листьям. Это движение он объяснял разницей давления окружающего воздуха и воздуха, находящегося в трахеях. Из листьев переработанный сок передвигается по коре в стебель и к другим частям растений, осуществляя их питание и рост. Таким образом, Мальпиги установил существование в растении восходящих и исходящих токов и их непосредственную связь с процессом питания растений. Кроме сосудов, проводящих питательные соки, Мальпиги отмечал существование в древесине и коре различных каналов, содержащих млечный сок, смолистые вещества и воздух. По его мнению, воздух растению также необходим, как и животному.

Догадки Мальпиги об участии листьев в питании растений не обратили на себя внимания его современников, а его данные о движении растительных соков были использованы лишь для рассуждений об аналогии этого явления с кровообращением животных. Представления Мальпиги о питании растений разделял лишь Н. Грю, который полагал (1682), что растения поглощают пищу корнями, здесь она «ферментирует» и дальше направляется к листьям, где подвергается переработке.

Более определенные предположения о выработке самим растением питательных веществ в ходе химических превращений высказал в 1679 г. французский физик Э. Мариотт. Он ссылаясь на тот факт, что на одной и той же почве различные растения продуцируют разнообразнейшие вещества, которых нет в почве. Мариотту принадлежат также первые опыты по количественному учету выделенной растением воды в процессе транспирации.

Представления Мальпиги, подкрепленные доводами Мариотта, послужили обоснованию новой точки зрения на проблему питания растений, противоположной господствовавшей два тысячелетия.

В 1699 г. английский ученый Джемс Вудворд тщательно поставленными экспериментами по выращиванию растений в воде, взятой из различных мест, показал, что в свободной от минеральных примесей воде растения развиваются хуже. Эти опыты убедительно свидетельствовали о несостоятельности водной теории, но они, очевидно, остались неизвестными на континенте, и водная теория даже в начале XIX в. пользовалась широким признанием в научных кругах Европы.

Особое значение для формирования физиологии растений имели исследования английского ботаника и химика Стивена Гейлса. Последователь Ньютона, он попытался построить учение о движении соков в растении и

проникнуть в сущность процессов их питания исходя из строгих начал физики. Этим вопросам был посвящен его классический труд «Статика растений» (1727). Гейлс полагал, что всасывание воды через корень и передвижение его по растению происходит в результате действия капиллярных сил пористого тела. Он обнаружил корневое давление, а в наблюдениях над испарением растений – засасывающее действие листьев в этом процессе. Таким образом, Гейлс установил нижний и верхний концевые двигатели, обуславливающие передвижение воды в растении снизу вверх.

Большое количество опытов было поставлено им для изучения процесса транспирации. Определив время, проходящее с момента всасывания воды корнями до ее испарения через листья, Гейлс вычислил скорость движения воды в растении. Он определил также количество воды, испаряемой за день растением или отдельной веткой. Измерял интенсивность транспирации растений с листьями и без них, в различные часы дня и в разное время года, у листьев нежных и кожистых, у освещенных и затененных.

Гейлс определил примерную силу, с которой впитывают в себя воду разбухающие семена. Он объяснил биологическое значение разбухания, которым начинается процесс прорастания. Оно состоит в том, что возникающая благодаря ему механическая сила позволяет разорвать оболочку семян. Разбухание дает им также возможность преодолеть сопротивление частиц почвы, окружающей прорастающее семя.

Многое сделал Гейлс и для развития представлений о питании растений. Он первый высказал мысль о том, что большая часть растительных веществ происходит из воздуха, поскольку при разложении выделяются газообразные вещества. Каким образом воздух перерабатывается в твердые растительные вещества, Гейлс не знал, но он был недалек от правильного решения вопроса, полагая, что одной из действительных субстанций растений является свет, проникающий в листья и способствующий осуществлению этого процесса. Гейлс пытался даже исследовать происходящий при этом обмен газов. Но поскольку химики еще не умели различать газы, входящие в состав воздуха, научное разрешение вопроса о воздушном питании растений было невозможно. Вероятно по той же причине ценное наблюдение Шарля Бонне (1754), который установил выделение пузырьков газа растениями, погруженными в воду, на свету и прекращение этого процесса в темноте, осталось непонятым.

С именем Гейлса связана и первая попытка научного истолкования процесса корневого питания растений. Он обратил внимание на загадочное явление почвенного питания растений – на так называемую избирательную способность корней при усвоении ими из почвы минеральных веществ.

Гейлс доказывал, что раскрыть сущность процессов жизнедеятельности организмов можно только с помощью методов физических наук – измерения, взвешивания и вычислений. Заимствовав эти методы из лабораторной практики физики, Гейлс применил их к изучению жизнедеятельности растений и получил блестящие для того времени результаты. Имя Гейлса стало известно далеко за пределами Англии, его по праву называют «отцом физиологии рас-

тений», родоначальником экспериментального метода в изучении жизни растений.

После Гейлса темпы развития физиологии растений резко снизились. До 70-х годов XVIII в. можно отметить лишь несколько небольших исследований отдельных проявлений жизнедеятельности растений, которые не влекли за собой сколько-нибудь существенных изменений в этой области знаний, а иногда и означали шаг назад. В ботанике середины XVIII в. под влиянием К. Линнея утвердилось господство чисто систематизационного направления. Ученые снова и снова возвращались к ошибочной водной теории, и только М. В. Ломоносов поднял голос против этой теории. В 1763 г. в работе «О слоях земных» он выступил против водной теории в целом и в ясной форме говорил о наличии воздушного питания растений, осуществляемого при помощи листьев, которые усваивают из воздуха «тонкую земную пыль». Мысль о роли воздушной среды как источника питания растений Ломоносов высказал еще в 1753 г. в трактате «Слово о явлениях воздушных, от электрической силы происходящих». Однако она осталась незамеченной современниками и очень скоро была забыта.

Почти в те же годы другой русский ученый, один из основоположников отечественной агрономии, А. Т. Болотов (1770, 1784), наметил основные принципы минеральной теории питания растений и подверг критике водную теорию. Ясно осознавая первостепенное значение почвенного питания растений, Болотов разработал приемы внесения удобрений в почву. При этом он, правда, был склонен золу и навоз считать равноценными по эффективности.

Правильное понимание роли минерального питания растений отличало также работы известного французского химика А. Лавуазье (1777). Он выступал против водной теории. Научно-экспериментальное доказательство правильности представлений о большой значимости минерального питания в жизни растений и выявление его закономерностей было осуществлено лишь спустя более четверти века женеvским естествоиспытателем Н. Т. Соссюром (1804).

Со второй половины XVIII в. начала развиваться гумусовая теория питания растений. Сторонники этой теории считали, что основное значение для роста растений имеет почвенный перегной (гумус), а минеральные вещества почвы только косвенно влияют на интенсивность усвоения гумуса.

Значительно успешнее в 70-х годах XVIII в. шло формирование представлений о воздушном питании растений. Во многом этот успех был обусловлен быстрым развитием в 50–70-е годы «пневматической» химии, как тогда называли химию газов совершенствование методов исследований позволило открыть углекислый газ (Блэк, 1754), водород (Кавендиш, 1766), кислород (Шееле, 1773; Пристли, 1774), дать правильное объяснение явлениям горения, окисления и дыхания, а также вскрыть несостоятельность представлений о флогистоне.

Первые экспериментаторы, исследовавшие значение воздуха и солнечного света в жизни растений, – англичанин Д. Пристли, голландский врач Я.

Ингенхауз и женеvский ботаник Ж. Сенебье – в своей деятельности были связаны с химией.

Замечательные работы Пристли «Опыты и наблюдения над разного рода воздухом» (1772, 1780); Ингенхауза «Опыты с растениями» (1779) и Сенебье «Физико-химические мемуары о влиянии солнечного света на изменение тел трех царств природы и особенно царства растений» (1782) знаменовали собой не только экспериментальное подтверждение наличия у растений процесса воздушного питания, но и начало его всестороннего изучения. Опыты Пристли, начатые им в 1771 г., указали на определенную зависимость между растением и воздушной средой при солнечном освещении. Однако сами по себе, без объяснения причин этого явления, они не могли привести к разработке нового учения. Они лишь дали толчок для продолжения работ в этом направлении. Зависимость поглощения растением углекислого газа и выделения кислорода от солнечного освещения для Пристли стала ясной лишь в 1781 г. после того, как Ингенхауз в 1779 г. вскрыл основное условие фотосинтеза – наличие света и зеленой окраски растений. В 1782 г. последовало открытие Сенебье – участие в этом процессе углекислоты воздуха, что выдвинуло на очередь дня вопрос о воздушном углеродном питании растений. Таким образом исследования Пристли, Ингенхауза и Сенебье дополняли друг друга, поскольку касались разных сторон фотосинтеза, без изучения совокупности которых невозможно было раскрытие его сущности. Положение о фотосинтезе как процессе воздушного питания растений под воздействием солнечных лучей, выдвинутое вскоре после выхода в свет работ Пристли, Ингенхауза и Сенебье, стало темой обсуждения научных кругов. Большинство английских ученых безоговорочно приняло это положение и даже склонно было считать воздух чуть ли не единственным источником питания растений. Напротив, Лавуазье, который в последние годы своей жизни заинтересовался этим вопросом, предлагал рассматривать воздушное питание растений в комплексе с минеральным. Тем не менее некоторые ученые выступили против идеи воздушного питания растений вообще и, в частности, против опытов Сенебье по усвоению листьями растений углекислоты воздуха.

3.1.7. Развитие учения о поле и физиологии размножения растений

Отдельные разрозненные сведения о наличии пола у некоторых растений имелись еще в глубокой древности; этими знаниями тогда пользовались при искусственном опылении финиковых пальм. Однако вплоть до второй половины XVII в. вопрос о поле у растений представлялся неясным.

В конце XVI в. вышел труд чешского ботаника Адама Залузянского «Метод гербария». Залузянский высказал мысль, что среди растений имеются «андрогинные» (т. е. гермафродитные) и раздельнополые (двудомные) виды. Он предупреждал против возможного смешения половых отличий и видовых признаков.

В XVII в. Грю описал тычинки, пыльцевые зерна, пестики, семяпочки, семена растений и высказал мнение, что тычинки и пестики имеют отношение к зарождению семян. Аналогичные мысли высказал и Дж. Рей, хотя Рею, как и Грю, многое в этой области оставалось неясным. В это же время Мальпиги трактует тычинки (и лепестки) как органы, которые служат для выделения из растений «избыточной жидкости» и «очищения» сока, идущего на построение семян.

Первые попытки доказать экспериментально наличие пола у растений относятся к 1678 г., когда смотритель Оксфордского ботанического сада Я. Бобарт показал на двудомном гвоздичном растении *Lychnis* необходимость пыльцы, производимой мужскими цветками, для образования семян в женских цветках.

Ясные и полные экспериментальные доказательства наличия пола у растений были приведены немецким ученым Р. Камерариусом. Он проделал ряд опытов над двудомными и однодомными растениями (пролеской, кукурузой, шпинатом, коноплей и др.) и пришел к выводу о наличии половой дифференциации у растений. Камерариус писал, что так же как пыльники растений являются местом образования мужского семени, так завязь со своим рыльцем и столбиком соответствует женским половым органам. Если отсутствуют пыльники мужского цветка или столбик женского, то зародыш не образуется. Камерариус говорил о распространенности гермафродитизма в мире растений, допускал возможность оплодотворения растений одного вида пыльцой другого вида и т. п. Размножение тайнобрачных растений изучали в XVIII в. Михели, Шмидель, Гедвиг и др. Михели обнаружил споры у шляпных грибов и понял их значение для размножения. Но основное в этой области было выяснено только в XIX в.

Несомненное значение для разработки растения имели труды Линнея. Помимо того, что представление о наличии пола у растений отображено в предложенной Линнеем системе растительного мира, он сам провел много наблюдений над опылением растений и поставил опыты с 11 видами для уяснения процессов оплодотворения. В 1760 г. за сочинение «Розыскание о различном поле произрастений» он был удостоен премии Петербургской Академии наук.

С изучением пола и размножения растений тесно связаны исследования по гибридизации, давшие обширный материал не только для понимания процессов опыления и оплодотворения, но и для суждения об изменчивости видов. Особенно значительные успехи в этой области связаны с именем И. Кельрейтера, работавшего в Германии и в России. Хотя сущность полового размножения, его «механизмы» во многом оставались Кельрейтеру неясными, он не сомневался в истинности представления о «зарождении посредством двоякого рода семян» и о существовании пола у растений. Он убедился в этом прежде всего благодаря опытам по искусственной гибридизации. Он работал с 50 видами растений, относящихся, в частности, к родам *Nicotiana*, *Dianthus*, *Verbascum*, и получил множество гибридов – «растительных мулов». Гибриды оказывались по своей форме промежуточными между обоими

родительскими видами. Реципрокные скрещивания давали сходные результаты. Все это укрепило Кельрейтера в мысли о необходимости для формирования нового поколения как мужского, так и женского «семени». Что касается самой сущности процессов оплодотворения у растений, то она была раскрыта только в первой трети XIX в. В XVIII в. был распространен взгляд, что из семени (или пыльцы) исходит некое «оплодотворяющее испарение»; Линней полагал, что на рыльце смешиваются мужская и женская «семенные жидкости».

В работах Кельрейтера содержались описания некоторых явлений, важных для понимания наследственности. Так, он констатировал особую мощь первого поколения гибридов, прибегал к тому типу скрещивания, который теперь называется анализирующим; заметил явление расщепления в потомстве гибридов и т. д. Кельрейтер (а до него Ф. Миллер и Добс) описал роль насекомых как опылителей, но он считал основной формой опыления самоопыление и не понимал роли перекрестного опыления.

Велико значение исследований немецкого ботаника К. Х. Шпренгеля. Его работы остались незамеченными современниками, и лишь Дарвин по достоинству оценил их. Труд Шпренгеля «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов» (1793) был одним из серьезнейших биологических произведений того времени, основные его положения сохранили свое значение до наших дней. Наблюдением в природе над 461 видом растений Шпренгель доказал, что различные особенности строения и окраски цветов являются приспособлениями, обеспечивающими опыление растений насекомых, которые переносят пыльцу. Одним из крупнейших открытий Шпренгеля было обнаружение дихогамии. Он показал, что у ряда растений пестики и тычинки созревают не одновременно и это препятствует их самоопылению (явление замеченное, но не понятое Кельрейтером). Таким образом, Шпренгель обнаружил одно из самых замечательных приспособлений в растительном мире. Однако, несмотря на наличие указанных работ, в представлениях о поле растений в XVIII в. и даже в первой трети XIX в. не было единодушия.

Следует подчеркнуть то обстоятельство, что в защите и развитии правильных представлений о поле у растений значительную роль сыграли труды русских ученых – А. Т. Болотова, В. Ф. Зуева, И. М. Комова, Н. М. Максимова-Амбодика, В. А. Левшина и др. Особенно большое значение имели работы А. Т. Болотова, который не только правильно оценил и описал сущность половых различий у растений и роль перекрестного опыления, но также подметил дихогамии (у яблони) и даже подошел к пониманию биологического значения перекрестного опыления для повышения биологической мощи у потомства. Несколько позже (в 1799 г.) то же самое отметил английский ученый Т. Найт, писавший о «стимулирующем эффекте скрещивания».

3.2. Развитие зоологических исследований

В отличие от ботаники развитие описательной и систематизирующей зоологии шло в рассматриваемый период несколько иными путями. «Первичная инвентаризация» многочисленных видов животных проводилась в большем масштабе. Однако работа по классификации животных, созданию рациональных систем животного мира велась значительно слабее. Огромная область низших беспозвоночных животных была мало затронута исследованием. Положение в зоологии изменилось коренным образом только в конце XVIII – начале XIX в.

3.2.1. Описания и попытки классификации животных в XVI–XVII вв.

Интенсивная работа по составлению сводок энциклопедического характера, содержащих описание животных, началась в XVI в. Типичным образцом зоологических исследований XVI в. можно считать работы швейцарского натуралиста Конрада Геснера.

В начале XVI в. в Цюрихе родился один из будущих искателей порядка в природе. Его родители были бедны и вскоре умерли. Воспитывал его дядя. Конрад увлекался науками. Бедняк, он окончил университет и получил звание профессора греческого языка. В первые же годы жизни выявилась его склонность к составлению описаний, списков, каталогов, ведущих к порядку. От составления порядка древних рукописей Конрад начал приводить в порядок животных и растений. Он много путешествовал, знал языки, а значит, умел прочитать любую книгу того времени. Начал он с классификации растений, и даже создал знаменитый в Цюрихе ботанический сад.

Знание языков помогло ему при классификации животных. Он разобрался в трудах Плиния, просмотрел зоологические труды Аристотеля, изучил работы средневековых натуралистов и монахов-ученых, собирал рассказы друзей о животных. Рассказы иногда были фантастические, например, о Бернакельском гусе. Этот гусь вырастал из обломков сосны, носящихся по морским волнам, и имел первоначально вид капелек смолы. Затем прикреплялся к дереву и выделял ради безопасности твердую скорлупу, затем гусь получал оперение, сваливался со своего обломка в воду, начинал плавать, а затем взмахивал крыльями и улетал. Геснер верил. Основой рассказа о Бернакельском гусе был небольшой усоногий рачок – морская уточка, напоминающий внешне контур птицы. Важно было другое. Зародившихся таким необычным образом птиц нельзя считать за обычных гусей, он «постыный», его можно есть тогда, когда монаху не полагается есть мясо, пока папа римский не опубликовал декрет: казарка, Бернакельский гусь, объявляется скоромной пищей.

Не один Геснер попал впросак. Дюре в 1605 г. утверждал, что из плодов, упавших на землю, могут получиться птицы, а из плодов, упавших в воду, выведутся рыбы.

Он разоблачил и знаменитого венецианского дракона.

Геснер – автор энциклопедической пятитомной «Истории животных», содержащей описание всех известных тогда зоологических форм. Первый том был посвящен млекопитающим, второй – яйценесущим четвероногим, третий – птицам, четвертый – водным животным, главным образом рыбам, и пятый (вышедший после смерти Геснера) носил сборный характер.

Ломантины, киты, дельфины и иные рыбоподобные существа причиняли ему много хлопот. Они странны на вид, и некоторые походили на человека. Так появились описания «морских монахов» и «морских епископов», «морских чертей», русалок и т. п. Ими были наполнены книги о природе. Геснер даже дал их рисунки. Геснер отнес «морского монаха» в раздел рыб. Это скорее всего морское млекопитающее, превращенное в рассказах моряков в «морского монаха».

Кабинет Геснера был первый в мире зоологический музей, но в нем не было этих всех чудищ.

Материал в книге Геснера «История животных» расположен в алфавитном порядке (что вообще характерно для зоологических работ этого периода). Описание каждого вида следовало определенным правилам. Сначала приводилось название животного, затем сообщались сведения о его географическом распространении, строении тела и жизнедеятельности, его отношении к среде; описывались инстинкты, нравы и т. д., значение для человека и, наконец, сообщались сведения о данной форме, имеющиеся в литературе.

У Геснера не было ясных представлений о виде, не было четкой номенклатуры и терминологии. В некоторых случаях он сближал формы действительно близкие, в других случаях группировал их произвольно. В трудах Геснера имеются элементы самостоятельного исследования, но главная ценность этого труда в том, что он является весьма обширной популяционной «сводкой». Подобных сочинений в XVI в. вышло несколько. Так, французский врач и зоолог Г. Ронделе выпустил интересный труд, посвященный описанию рыб (1554), его соотечественник П. Белон изучил и описал птиц (1555), труды итальянца У. Альдрованди были посвящены описанию птиц и рыб (1599 – 1603), лондонский врач Т. Моуфет, используя данные Геснера и Т. Пенна, выпустил труд о насекомых.

Более глубоким представляется труд английского врача и натуралиста Э. Уоттона «О различиях животных» (1552). Он дал описание большого количества как высших, так и низших животных, придерживаясь при этом в основном принципов аристотелевской классификации. В его описаниях встречаются и естественная группировка животных, и весьма искусственное их объединение.

Среди работ XVII в., посвященных классификации животных и особенно позвоночных, выделяются исследования Дж. Рея. Как и Уоттон, он исходил из аристотелевского деления животных на кровеносных и бескровных.

Кровеносных животных (позвоночных) Рей делил на легочнодышащих и жабернодышащих. Среди легочнодышащих он различал живородящих и яйцекладущих. При выделении более частных подразделений Рей учитывал и другие особенности в строении животных. Так, легочнодышащих и яйцекладущих с одним желудочком сердца Рей выделил в отдельную группу. Он принимал во внимание строение и других органов, например челюстей. Что касается беспозвоночных животных, то Рей делил их на мягкотелых, ракообразных, черепнокожих и насекомых. Первые три группы он объединил в категории *Majora* (крупные), насекомых же отнес к *Minora* (мелкие). Классифицируя насекомых, Рей учитывал особенности их строения и циклы развития.

Сводки, посвященные птицам, рыбам, моллюскам и различным морским беспозвоночным, выпустил также немецкий натуралист Я. Клейн. В них делались попытки разработать принципы искусственной классификации животных.

В целом с выработкой принципов систематики в зоологии дело обстояло значительно хуже, чем в ботанике. Особенно неясными были подразделения в пределах крупных систематических групп; здесь царил большой произвол: не было четких критериев для систематизации, весьма неопределенным было употребление понятия «род». Рей, например, в это понятие вкладывал в разных случаях самое различное содержание. Зачастую в пределах рода отдельные виды четко не выделялись. Например, многочисленные виды летучих мышей фигурировали просто под термином «летучая мышь».

Ботаники, обслуживая потребности медицины, сельского хозяйства или производства, должны были уметь весьма точно отличать виды, ибо разные виды одного рода часто имели весьма различные технологические или лечебные свойства. Зоологический же материал в большинстве случаев не требовал столь тонкой дифференцировки.

3.2.2. Зоологические исследования в XVIII в.

Значительным шагом вперед явилась система животных К. Линнея. Свою первую классификацию животных он предложил в 1735 г. в «Системе природы». В последующем в большинстве зоологических классификаций вплоть до начала XIX в. принималась система, изложенная в десятом издании этого труда (1758). Заслугой Линнея было введение четких четырехчленных таксономических подразделений (класс – отряд – род – вид). В пределах вида он выделял даже разновидности «вариации».

Линней ясно показал ступенчатое многообразие органических форм – субординацию систематических категорий.

Он делил животных на шесть классов: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, насекомые, черви.

1-й класс – млекопитающие (4-камерное сердце, теплая и красная кровь, живородность, выкармливание детенышей молоком, тело покрыто волосами). Человека Линней поместил во главе отряда приматов («князей жи-

вотного мира»), к которому отнес также человекообразных обезьян. К научному названию *Homo sapiens* он прибавил коротенькую строчку: «познай самого себя», что могло означать: «Посмотри, какая ты обезьяна». Многим это не понравилось.

2-й класс – птицы (откладывают яйца, тело покрыто перьями).

3-й класс – гады или амфибии (кровь холодная, дышат легкими). Соединил земноводных и пресмыкающихся.

4-й класс – рыбы (кровь холодная, дышат жабрами).

5-й класс – насекомые (имеют кровяную жидкость, сердце без предсердий, щупальца членистые).

6-й класс – черви (отличаются от насекомых нечленистыми щупальцами).

Линнеевская классификация беспозвоночных была весьма несовершенна. Искусственными и недифференцированными оказались классы червей и насекомых. В класс насекомых Линней включал многоножек, ракообразных и паукообразных, а в класс червей – моллюсков, «раковинных», «зоофитов» и др. Часто очень искусственными были и выделенные Линнеем отряды. На основании какого-нибудь одного, произвольно выбранного признака, он объединял в отряд весьма далекие друг от друга формы. Так, по строению клюва в один отряд попали страус, казуар, павлин, курица и другие; слон, морж, ленивец, муравьед и ящер были объединены по признаку строения зубной системы. Классификация Линнея малодифференцирована. Так, род *Lacerta* включал крокодила, ящерицу, саламандру, хамелеона и др.

Линней изучил, описал и систематизировал свыше 4000 зоологических видов. Его характеристики многих из них отличались большой меткостью и точностью. Система Линнея явилась венцом искусственных систем и была широко принята. Большинство ученых XVIII в. придерживалось направления, которое придал зоологическим исследованиям Линней.

Часть исследователей, однако, основное внимание уделяла не систематизации зоологических материалов, а изучению и описанию разных сторон жизни животных. Наиболее характерны в этом отношении были труды Ж. Бюффона. Ему принадлежит одно из наиболее известных произведений того времени «Естественная история», 36 томов которой вышли в 1749–1788 гг. (в соавторстве с Л. Добантоном и др.), а 37–44 тома были завершены в 1805 г. Б. Ласепедом. В этом сочинении содержалось много замечательных очерков о жизни животных, их распространении, жизнедеятельности, связи со средой и т. д. Работы Бюффона заложили основы зоогеографии; в них отчетливо выступают элементы трансформистских воззрений.

Бюффон в 26 лет стал академиком, но его главной заслугой было – умение писать. Врач и анатом Добантон вскрывал и анатомировал, а Бюффон писал. Книги Бюффона пользовались огромным успехом. Он считал себя первым натуралистом в мире. И вдруг он получил книгу К. Линнея «Система природы». И он разозлился, так как ему не по душе была классификация. Он видел в ней попытки втиснуть живую природу в рамки мертвых схем.

Строение и жизнедеятельность насекомых ярко отражены в шеститом-

ном труде «Мемуары по истории насекомых» (1734 – 1742) французского естествоиспытателя Рене Реомюра. Особенно подробны его описания инстинктов насекомых.

Регенерацию червей, партеногенетическое размножение тлей, метаморфоз многих насекомых изучал швейцарский натуралист Ш. Бонне. Очень популярны были экспериментальные исследования швейцарца А. Трамбле, посвященные питанию, размножению и регенерации гидры.

Исследования итальянца Л. Спалланцани посвящены регенерации и оплодотворению у низших позвоночных.

В эту эпоху было издано много зоологических сочинений монографического характера, посвященных отдельным классам и животного мира, в них содержался большой систематический материал, а в некоторых приводились сведения о жизни животных. Сюда относятся труды датского энтомолога И. Фабрициуса и французских естествоиспытателей Ж. Брюггера по беспозвоночным, особенно моллюскам, Б. Ласепада, автора обширных сводок по естественной истории рыб, амфибий и рептилий, М. Бриссона, выпустившего шеститомное сочинение по орнитологии (1760), и т. д.

В XVIII в. получили дальнейшее развитие микроскопические исследования простейших.

В целом можно отметить, что в конце XVIII в. было изучено около 18 – 20 тыс. видов животных и сделано много важных наблюдений и открытий в области зоологии.

Многочисленные путешествия, предпринятые в XVII–XVIII вв., сильно расширили сведения зоогеографического характера. Большой новый фаунистический и зоогеографический материал был собран, в частности, благодаря исследованиям русских натуралистов С. П. Крашенинникова, Г. В. Стеллера, П. С. Палласа, В. Ф. Зуева, И. И. Лепехина, И. Гильденштедта, Н. Я. Озерецковского и др.

3.2.3. Изучение ископаемых организмов

Ископаемые организмы были известны с древнейших времен. В XVI–XVII вв. сведения о них сильно расширились. Французский натуралист-любитель Бернар Палисси, который собирал и описывал ископаемые останки животных, в 1575 г. демонстрировал свою коллекцию в Париже.

Большое внимание описанию ископаемых остатков животных и растительных организмов уделял немецкий ученый XVI в. Георг Бауэр (Агрикола), получивший всемирную известность благодаря своим работам по геологии, минералогии и горному делу.

Описания ископаемых моллюсков, плеченогих, иглокожих, рыб приводятся в сочинениях Николауса Стено, Колумна и других авторов XVII в. Еще больше данных об ископаемых организмах было собрано в XVIII в. Джон Хантер располагал в своем музее большой коллекцией различных окаменелостей. Швейцарец Н. Ланге в 1708 г. выпустил сочинение «История иско-

паемых», содержащее 163 таблицы хороших рисунков остатков ископаемых животных. Один из представителей известной семьи французских натуралистов – А. Жюссье в 1718 г. описал многочисленные отпечатки ископаемых растений, обнаруженных им во Франции в районе разработок угля. К концу XVIII в. выходит несколько обзорных сочинений, часто снабженных хорошими и точными иллюстрациями.

В ранних работах об остатках вымерших организмов еще не был понимания того, что ископаемые формы являются звеньями в цепи развития живых существ, что они генетически связаны с современными животными и растениями. В XV–XVII и даже в XVIII в. имели хождения нелепые представления о том, будто ископаемые – это вообще не остатки организмов, а «своеобразные камни» (*lapides sui generis*), «игра природы» (*lusus naturae*). Считалось, что они возникли под влиянием различных мистических сил, которым давали возможные названия вроде: «осеменяющий воздух», «созидающий воздух» (*aura seminalis*) и т. п. Полагали также, что «осеменяющее начало», происходящее от тех или иных животных, действуя на камни, может придать им форму, характерную для этих животных. Такого взгляда держался, например, упомянутый выше Ланге.

Однако были ученые, которые высказывали совершенно правильные взгляды на природу ископаемых форм. К их числу принадлежали Леонардо да Винчи, Фракасторо, Палисси, Агрикола, а позже Гук, Хантер, Рей, А. Жюссье, Бюффон, Ломоносов, Адансон и др. Бюффон, например, в середине XVIII в. писал, что ископаемые являются остатками некогда живших форм. Научные взгляды на природу ископаемых защищал в середине XVIII в. М. В. Ломоносов. В трактате «О слоях земных» (1763) он доказывал, что «видимые телесные на земле вещи и весь мир не в таком состоянии были с начала от создания, как иные находим, но великие происходили в нем перемены».

Характерно, что большинство ученых, находясь в плену метафизических представлений и библейских догм, не могли допустить, что ископаемые являются остатками организмов, принадлежавших к каким-то другим видам, отличным от тех, которые населяют земную поверхность в настоящее время. Они серьезно верили, что ископаемые остатки – это остатки организмов современных видов, погибших в большом количестве во время каких-то катастроф или библейского всемирного потопа. Метафизике была чужда идея о том, что органический мир некогда мог быть иным, что в течение длительного времени одни виды вымирали, а другие изменялись. В случаях, когда при раскопках обнаруживали остатки организмов, совершенно непохожих на современных, утверждали, что они принадлежат каким-то ныне живущим, но еще не обнаруженным видам, обитающим в других странах, и т. п. Именно так объяснял А. Жюссье нахождение во Франции ископаемых остатков растений, свойственных тропическому поясу. Он полагал, что эти растения в результате какой-то катастрофы были вырваны из почвы в местах их произрастания и переброшены во Францию.

Ссылки на «мировые катастрофы», время от времени разыгрывавшиеся на поверхности Земли, были очень характерны для естествознания рассмат-

риваемого периода. Учение о катастрофах вполне соответствовало библейскому преданию о всемирном потопе. Так, в 1681 г. Бэрнет выпустил в Лондоне «Священную историю Земли», в которой факты геологии и палеонтологии трактовались в полном соответствии с Библией. Другой английский натуралист – Уистон в 1708 г. даже вычислил, что «всемирный потоп» произошел 18 ноября 2349 г. до н. э. и был вызван влиянием какой-то кометы.

Одновременно в XVIII в. в истолковании геологических явлений пробивает себе дорогу другой взгляд. Его отстаивают Ломоносов, Н. Демаре, Б. де Майе, Дж. Геттон и др. согласно их воззрениям, изменение земной поверхности происходило медленно и постепенно под влиянием тех же сил (действие воды, атмосферных агентов и т. д.), которые продолжают изменять ее и ныне (идея «униформизма»). Эту точку зрения защищал в самом начале XIX в. Ламарк в своем сочинении «Гидрогеология» (1804). Она ярко прозвучала в работе И.А. Двигубского «Слово о нынешнем состоянии земной поверхности» (1806), в которой автор следовал за Ломоносовым. Его высказывали и некоторые другие ученые конца XVIII–начала XIX в. Однако ни в XVIII, нив начале XIX в. она не получила широкого признания. Она вошла в науку лишь к середине XIX в. благодаря ее обоснованию и развитию в трудах К. Гоффа, П. Скропа и особенно Чарлза Лайелла.

Указанное направление в трактовке геологических явлений приобретало особое значение в связи с тем, что оно создавало предпосылки для победы эволюционного учения.

3.3. Развитие исследований по анатомии, физиологии, сравнительной анатомии и эмбриологии животных

Освоение нового обширного зоологического материала требовало углубление знаний о строении животных, наряду с накоплением анатомических сведений шло изучение функций отдельных органов. Началось формирование физиологии. Стимулом для развития этих исследований являлись главным образом запросы практической медицины.

3.3.1. Анатомия животных и человека в XVI–XVII вв.

Многие исследования в области анатомии животных и человека принадлежали Леонардо да Винчи. Он вскрывал трупы, делал вивисекции, создавал замечательные анатомические рисунки, которые заставляют удивляться точности ученого и искусству гениального художника. Качество анатомического рисунка играло в эту эпоху огромную роль. Нужно было уметь увидеть и показать природу такой, какая она есть. Изучая строение животных и человека, Леонардо да Винчи обращал внимание на динамическую анатомию, рассматривая органы в их движении, в их жизнедеятельности. Он приблизился к пониманию процесса кровообращения, описывал щитовидную

железу, изучал органы чувств, нервную систему и т. д. В его трудах обнаруживаются и зачатки сравнительной анатомии. Однако труды Леонардо да Винчи, как известно, оставались неопубликованными более 400 лет и не могли оказать влияния на последующее развитие науки.

Наибольшие успехи в XVI–XVII вв. делала анатомия человека, поскольку она была связана с практической медициной. Здесь в первую очередь нужно отметить основополагающий труд «Семь книг о строении человеческого тела» (1543) великого анатома XVI в. профессор анатомии в Падуе Андреаса Везалия. В то время вскрытие трупов было запрещено. Анатомические знания черпались лишь из книг Аристотеля и Галена, несогласие с которыми расценивалось как ересь. Везалий сломал эту традицию. Он вскрывал трупы, разрабатывал методы препарирования, делал зарисовки, пересматривал анатомическую терминологию, смело выступал против догматических взглядов. В его труде «Семь книг о строении человеческого тела» были блестяще разработаны топографическая и описательная анатомия человека. В нем были отдельно описаны скелет, связки и мышцы, сосуды, нервы, органы пищеварения и мочеполовая система, сердце, мозг и органы чувств. Труд Везалия богато иллюстрирован. В общих рассуждениях Везалия еще много отголосков старого. Так, он трактовал дыхание как «охлаждение крови», разделял телеологические взгляды Галена и т. д. Вместе с тем Везалий установил, что правый и левый желудочки сердца не сообщаются между собой, как думал Гален. Это открытие явилось предпосылкой для работ Гарвея. Правда, Везалий ошибочно полагал, что кровь как-то просачивается из одного желудочка в другой.

Отказ от следования за авторитетами, самостоятельное непосредственное изучение органов человека вызвало преследования Везалия со стороны церковников.

Можно назвать и других крупных анатомов XVI–XVII вв., которые впервые изучили строение важнейших органов. Так, Г. Фаллопию принадлежат исследования черепа, органа слуха, женских половых органов; В. Евстахию – зубной системы, органа слуха, почек; Д. Фабрицию – органов пищеварения; Н. Стено – мышечной системы; Ф. Глиссону – строения и функции печени; Томасу Виллису – основополагающие для XVI в. работы по анатомии центральной нервной системы; Г. Азелли, Ж. Пекэ, Т. Бартолин и другие изучали лимфатическую систему, млечные сосуды и т. д.

С именами двух выдающихся ученых XVI в. – сожженного инквизицией М. Сервета и Р. Коломбо – связано описание малого круга кровообращения. Но до XVII в. вопрос о движении крови в человеческом теле оставался неясным; общепризнанными были воззрения Галена. Некоторые правильные наблюдения и высказывания Чезальпино и других не привели к пониманию процесса кровообращения. Понять его сумел лишь знаменитый английский ученый Вильям Гарвей.

3.3.2. В. Гарвей и становление физиологии

В 1628 г. Гарвей выпустил труд «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных». В нем были приведены доказательства наличия кровообращения, даны описания его большого и малого кругов. Гарвей установил, что сердце подобно мышце и является активным началом и центром кровообращения, движущим кровь по сосудам, рассчитывал количество крови, протекающей через сердце, и пришел к выводу, что кровь не может создаваться непрерывно из пищи, как полагали, и поэтому в теле должна происходить циркуляция крови. Ставя опыты с перевязкой и зажимом сосудов, Гарвей выяснил вопрос о направлении движения крови, о значении клапанов и т. д. Таким образом, Гарвей открыл кровообращение. Согласно старым воззрениям кровь двигалась сама собой, сердце расширялось пассивно; считалось, что существует два центра кровообращения (в печени и в сердце) и что между правой и левой половинами сердца имеются небольшие поры, через которые проходит кровь. Работы Гарвея показали ошибочность этих воззрений. Однако Гарвею остались неизвестны капилляры. Он полагал, что переход крови из артерий в вену происходит в полостях; неясным представлялся Гарвею также вопрос о том, каким образом пища переходит в кровь.

Везалий в области анатомии, а Гарвей в области физиологии обосновывали новый подход к познанию природы, основой которого были наблюдения и эксперимент. Благодаря этому работы Гарвея оказали большое воздействие не только на физиологию, но и на естествознание в целом.

Под впечатлением открытия Гарвея Декарт выдвигает идею о том, что процессы в нервной системе (центром которой является мозг и от которого радиусами расходятся нервные «трубки») совершаются автоматически и не нуждаются в участии души. Внешние воздействия на окончания нервных «нитей» автоматически отражаются от мозга к мышцам. Тем самым было выдвинуто представление о рефлексе как общем принципе нервной деятельности и ее детерминированности внешними стимулами. Декарт распространил принцип автоматизма рефлекторной реакции на все «непроизвольные» акты. Это представление веками служило компасом для нервно-мышечной физиологии.

Во второй половине XVII в., отправляясь от представления о мозге как машине, напоминающей систему оптических зеркал, и проанализировав большой клинический материал, Томас Виллис предпринял попытку разграничивать различные уровни нервно-мышечной реакции – от прямых контактов между раздражением и ответным движением до сложных, опосредованных мозгом.

Важное значение имели работы по изучению раздражимости Глиссона (введшего понятие о раздражимости) и Сваммердама.

Проверив экспериментально мнение Декарта об увеличении объема мышцы при ее сокращении, Глиссон опроверг его, выдвинув положение о том, что «мышечные волокна сокращаются благодаря внутреннему мышеч-

ному движению». Этот взгляд впоследствии воспринял Галлер, развивший учение о раздражимости.

Из других физиологических исследований XVII в. следует отметить замечательные работы ученика Галилея – итальянца Джованни Борелли. Если работы Гарвея заложили фундамент физиологии кровообращения, то работы Борелли – физиологии движения. В труде Борелли «О движении животных» (1680–1681) описываются механизмы хождения, бегания, плавания, прыганья, полета, дыхательных движений и т. д. Слово «механизмы» должно было понято не как образное выражение, а в буквальном смысле. Вся работа Борелли посвящена приложению принципов механики к объяснению разных форм движения животных и человека.

Свести сложные законы жизнедеятельности к простым законам механики считалось в XVII в. важнейшей задачей. Характерны в этом отношении слова знаменитого немецкого медика Ф. Гофмана, который говорил, что наше тело подобно машине, составленной из органов различной формы и величины и приводимой в движение жидкими частями нашего тела. Это направление получило название ятромеханики. Его главными представлениями были итальянцы Беллини, Баливи, шотландец Питкэрн, знаменитый лейденский медик Герман Бургава. К ятромеханикам следует отнести и автора «Статической медицины» итальянца Санторио, который старался приложить физические методы исследования к изучению обмена веществ и дыхания. Интересно, что для изучения обмена веществ у человека Санторио создал экспериментальную камеру, в которой учитывался вес человека, а также вес его пищи и выделений. Характерную попытку свести секреторную работу всех желез к простым процессам фильтрации сделал итальянец Мичелотти.

Наряду с «ятромеханическим» направлением в физиологии развивалось и «яртохимическое», сторонники которого стремились истолковать жизненные явления на основе химических представлений той эпохи. Зачатки этого направления содержатся в произведениях швейцарского врача Парацельса (XVI в.). К этому направлению относятся труды французского врача Сильвия, пытавшегося в XVII в. создать химические представления о процессах пищеварения. Сильвий рассматривал жизнедеятельность как ряд реакций, определявшихся соотношением кислот и щелочей и стимулированных особыми веществами – «ферментами» (разумеется, слово ферменты употреблялось не в современном понимании). Примерно в то же время английский врач Майов пытался истолковать процессы дыхания по аналогии с процессами горения.

Анатомические и анатомо-физиологические работы были посвящены главным образом органам человека и высшим животным. Изобретение и совершенствование микроскопа в XVII в. вызвало к жизни микроскопическую анатомию, расширило возможности изучения беспозвоночных и привело к познанию нового мира организмов – одноклеточных.

3.3.3. Микроскопическая анатомия и изучение простейших

Успехи в этой области связаны с деятельностью двух крупнейших натуралистов XVII в. – итальянца Марчелло Мальпиги и нидерландца Антони Левенгука.

Помимо упомянутых ботанических работ Мальпиги принадлежат исследования по микроскопической анатомии высших животных.

Мальпиги выбрал медицину по совету своей сестры: интересно и денег заработаешь. Учителями его в Университете Болоньи были Массари и Мариани, которые не только рассказывали о всяких «еретических» новинках на своих лекциях, но и устроили даже «Анатомический хор». Это не хор из студентов-медиков, а анатомический кружок, где делались научные доклады, где студенты не только слушали, но и приучались говорить. В 1653 г. Мальпиги защитил свои тезисы и получил степень доктора медицины. Враги осуждали его за непризнание авторитета Аристотеля, и он уехал по приглашению тосканского герцога Фердинанда возглавлять в Пизе кафедру теоретической медицины. На собраниях анатомов в Пизе бывали диспуты, доклады и делались публичные вскрытия. Принц Леопольд увлекался этими собраниями, он мог увидеть работающее сердце, печень, почки, обнаженный мозг собаки, стоило только приехать в академию. И академики пользовались этим, оборудовали академию на его деньги. «Я должен узнать, как переходит кровь из артерий в вены!» – решил Мальпиги и начал с легких. Дул воздух, ртуть через легкие и установил, что сообщения между дыхательными трубочками и кровеносными сосудами нет. Принялся за артерии и вены, лил разнообразные жидкости в кровеносные сосуды собаки. С помощью микроскопа он разобрался наконец-то в сети сосудов. И узнал то, что не знал Гарвей: кровь никогда не вытекает из сосудов. Она переходит из артерий в вены по волосным сосудам. Опубликовал эту работу и получил много врагов. Старик Монтальбани придумал даже присягу для своих учеников: «Никогда не допущу, чтобы при мне опровергали или уничтожали Аристотеля, Галена, Гиппократа».

Он обнаружил капилляры. Это открытие имело крупнейшее значение, так как дополняло учение Гарвея о кровообращении, показывая действительную связь артериальной и венозной систем. Мальпиги описал микроскопическое строение легких, печени, почек, селезенки и т. д., применив метод инъекции кровеносных сосудов.

Он исследовал также микроскопическую анатомию беспозвоночных животных, их развитие и открыл у насекомых особые образования, выполняющие выделительную функцию, названные впоследствии «мальпигиевыми сосудами».

Лондонское Королевское общество пригласило Мальпиги продолжить работы по анатомии растений и исследованию строения тутового шелкопряда. И тут он обнаружил кишки, трубки железы, нервы, сердце и железы.

Голландский микроскопист и один из конструкторов микроскопа Антони Левенгук обнаружил форменные элементы крови – красные кровяные тельца, углубил исследование капилляров, изучал микроскопическую анато-

мию глаза, нервов, зубов. Ему принадлежит открытие в 1677 г. сперматозоидов. Левенгук указывал, что на сперматозоиды обратил его внимание студент – медик Иоганн Гам, наблюдавший их в изверженном семени мужчины. Левенгук приблизился к оценке сперматозоидов как мужских оплодотворяющих элементов, однако для большинства ученых их значение еще долгое время оставалось непонятным. Он изучал также процесс оплодотворения лягушек.

Исследования Левенгука положили начало изучению простейших. Он открыл инфузорий, саркодовых, бактерий. Все эти формы он объединил под общим названием «анималькули», т. е. зверьки, мелкие животные, так как не сомневался в их животной природе. Он описал не только строение многих из них, но и способы движения и даже размножения.

Микроскопические исследования сделали возможным новый подход к проблеме заразных заболеваний. Известно, что еще Авиценна в «Каноне медицины» писал о «невидимых возбудителях» чумы, оспы и других заболеваний. Крупным вкладом в науку был труд итальянского ученого – энциклопедиста Джироламо Фракастро «О контагии, контагиозных болезнях и лечении» (1546). В нем Фракастро отверг взгляды на «поветрия» и «миазмы» как причины заболеваний и сформулировал предположение, что болезни передаются при непосредственном контакте с больными какими-то невидимыми частицами, возникающими в больном организме.

В XVII в. сотрудник Гарвея Дж. Энт высказал мысль, что инфекции вызываются мельчайшими организмами.

Левенгук в 1647 г. увидел микроорганизмы, а Доббель в 1676 г. высказал предположение, что «червячки» Левенгука могут быть причиной распространения заразных болезней. Таковы были первые шаги к выработке правильной точки зрения на возбудителей заразных болезней.

Левенгук видел, что растительные и животные ткани состоят из «ячеек», но понять клеточное строение организмов он, разумеется, еще не мог.

Ян Сваммердам владел аптекой в Амстердаме, но в доме его был музей, в котором было много редкостей: теленок о 6 ногах, белая ворона, рогатый жук. Его сын Иоганн (Ян) не выходил из этого музея. И когда вырос, стал хранителем всех отцовских сокровищ. И не хотел быть пастором, он хотел изучать природу. Ему позволили изучать медицинские науки, так как в то время всякий врач был натуралистом. Он изучал окрестности родного города, добывая жуков и мух, бабочек и кузнечиков, улиток, ракушек для музея. Он увлекся и изучением жизни насекомых. Затем он поступил в Университет в Лейдене, где подружился с анатомами Стенсенем и Де-Граафом и увлекся вскрытиями животных. Затем оказавшись в Париже он стал домашним ученым у богатого вельможи Тевено.

В 1667 г. Сваммердам защитил в Лейдене диссертацию на степень доктора медицины. Но врачом работать он не хотел, а продолжал потрошить жуков и гусениц.

В середине XVII в. голландский ученый Ян Сваммердам выполнил замечательные монографические описания беспозвоночных, главным образом

насекомых. Его труд «Библия природы» был выпущен в 1737–1738 гг. лишь 50 лет спустя после смерти автора.

Сваммердам владел в совершенстве техникой вскрытия мелких животных. Это позволило глубоко изучить строение насекомых, их развитие и метаморфоз.

Особенно тонко и тщательно он изучил микроскопическую анатомию пчелы. По характеру метаморфоза Сваммердам предлагал разделить насекомых на несколько групп.

Многими важными открытиями биологическая наука обязана исследованиям современника Сваммердама голландского ученого Ренье де Граафа. Он установил, что женская половая железа млекопитающих, подобно яичнику птиц, продуцирует яйца (в отношении млекопитающих это не было известно). Хотя Грааф ошибся, приняв пузырьки в яичнике – фолликулы – за яйца млекопитающих, его главная мысль была правильной и способствовала развитию научных представлений об оплодотворении.

Микроскопические исследования в XVIII в. значительно расширили знания о простейших. К таким исследованиям нужно отнести труды немецкого натуралиста – любителя М. Ледермюллера (ему принадлежит термин «инфузория»), энтомолога и микроскописта Ресея фон Розенгофа – блестящего рисовальщика, оставившего замечательные рисунки многих изученных форм, и особенно датского ученого О. Мюллера, который описал до 200 видов простейших. В итоге к концу XVIII в. был накоплен значительный материал о строении и жизни простейших.

Большой интерес представляет диссертация русского ученого Мартына Тереховского «О наливочном хаосе Линнея» (1775). Эта работа интересна не только тем, что в ней описывались малоизученные простейшие организмы, которым Линней дал характерное название «хаоса», но и тем, что на основе оригинальных экспериментов Тереховский доказывал в ней ошибочность господствовавшего тогда учения Нидхэма, Бюффона и многих других авторов о самопроизвольном зарождении. Изданная на латинском языке в Страсбурге, она получила широкую известность.

Значительно продвинулись в XVIII в. исследования по макро- и микроскопической анатомии животных.

Среди работ по микроскопической анатомии следует назвать гистологический труд А. М. Шумлянского «О строении почек» (1782). Еще в 1666 г. Мальпиги открыл в почке множество извитых трубок, между которыми имелись прозрачные сферические тела, прикрепленные к кровяным сосудам, как «яблоки к веткам дерева». Эти тела Мальпиги назвал «железами» и считал, что моча в них образуется из крови, притекающей к ним по артериям, и стекает затем по канальцам в лоханку. Мальпиги, таким образом, дал первое описание почечных клубочков («мальпигиевых телец») и развил первые представления о процессе мочеобразования. Шумлянский показал, что мальпигиевы тельца это не железы, в которых свободно изливается кровь, а клубочки капилляров, окруженные кольцевидными границами. Шумлянский уточнил связь между мальпигиевыми тельцами и мочевыводящими трубка-

ми. Применяв инъекцию сосудов, Шумлянский детально выяснил структуру почки и определил отношения основных ее элементов. Шумлянский описал капсулы и извитые канальцы, сосудистые клубочки («клубочки Шумлянско-го»). Работа Шумлянского получила известность среди европейских ученых. Английский анатом и физиолог В. Боумен в своей классической работе о строении и функциях почек (1842) отметил заслуги Шумлянского в изучении этого органа.

3.3.4. Физиология в XVIII в.

Продолжается в XVIII в. и изучение физиологии. Роль спинного мозга в рефлексах изучал Р. Уайтт. В трудах Рейля намечаются основы патологической физиологии.

В 1757–1766 гг. выходит сочинение швейцарского ученого А. Галлера «Элементы физиологии». В нем освещались многие вопросы, касающиеся функций организма. Галлер высказал положение, что мышечное волокно способно сокращаться благодаря присущему ему особому свойству – раздражимости. Это свойство лежит в основе движения мышц, сердца, внутренних органов и выражается в том, что слабый стимул может производить действие, далеко не пропорциональное силе воздействия. Галлер изучал функции нервов, искусственно раздражая их. Он исследовал также механизмы дыхания и кровообращения, функции глаза, гортани и т. п. Галлер пытался доказать, что раздражимость и чувствительность, присущие нервным элементам, – явления различного порядка, результат действия двух различных сил.

Важный вклад в изучение нервной системы внес чешский ученый Иржи Прохаска. Он развивал рефлекторный принцип функционирования нервной системы. Задолго до опытов Ч. Белла и Ф. Мажанди он совершенно определенно различал чувствительные и двигательные нервы. Прохаска писал, что никакое мышечное движение не может осуществиться, если раздражитель, воздействующий на чувствительные нервы, не перейдет в результате некоторого переключения на двигательные нервы и не вызовет сокращение мышц. Переход импульса с чувствительных на двигательные нервы, писал Прохаска, осуществляется только в центральной нервной системе. Он много сделал также в изучении анатомии нервной системы.

Интересные работы по различным вопросам анатомии и физиологии выполнили русские ученые С. Г. Зыбелин, Д. С. Самойлович, Н. М. Максимович – Амбодик и др.

3.3.5. Становление сравнительной анатомии

Зачатки сравнительной анатомии обнаруживаются уже в трудах Аристотеля и Леонардо да Винчи. Например, Леонардо да Винчи отмечал нали-

чие «аналогичных членов» у всех наземных животных.

В XVI в. элементы сравнительной анатомии имеются в трудах Везалия и французского зоолога П. Белона. Белон провел интересное сравнение структуры скелетов человека и птицы.

В XVII в. развитие сравнительно-анатомического метода связано главным образом с именами А. Северино, К. Перро, Э. Тисона, Т. Виллиса. Исследователи сравнивали анатомическую структуру многих низших и высших животных, обнаруживая при этом черты единства в их строении. Так, Северино ставил задачу выявить общий прототип высших и низших животных, сравнивая их строение. Виллис (употреблявший уже термин «сравнительная анатомия»), пытался сравнивать строение человека и рака. Сваммердам, писавший о «сравнительном расчленении», настаивал на том, что строение одного животного может помочь нам понять структуру другого. Тисону принадлежит труд, само заглавие которого представляет значительный интерес: «Орангутан или *Homo silvestris*, или анатомия пигмея в сравнении с анатомией обезьян и человека» (1699). Работы, подобные книге Тисона, создавали предпосылки для сопоставления строения человека с другими приматами и для построения первых научных гипотез о происхождении человека. Указанными исследованиями создавались важные отправные пункты для эволюционного учения.

Сравнительно-анатомические работы значительно углубляются в XVIII в. разносторонний голландский ученый П. Кампер автор «Двух докладов об аналогии в строении тела человека и четвероногих» и других трудов, показал наличие глубокого сходства в строении основных систем органов человека и животных. Близкие идеи развивал английский анатом и хирург Джон Хантер. О масштабе его сравнительно-анатомических исследований можно судить хотя бы по тому, что им был создан анатомический музей, содержащий около 14 000 препаратов, большинство которых было приготовлено им самим.

Важные сравнительно-анатомические исследования принадлежат французскому ученому Ф. Вик д'Азиру. Он пришел к представлению о единстве структуры и функции органов, выполняющих те или иные жизненные отправления (питание, кровообращение, дыхание, выделение, чувствительность, раздражимость, размножение и т. п.). Вик д'Азир изучал устройство органов, выполняющих какую-либо из этих функций у разных животных, на разных уровнях организации. Особенно большой интерес представляет сравнительно-анатомическое изучение млекопитающих.

Так, Вик д'Азир установил зависимость строения зубной системы млекопитающих от их образа жизни, особенностей питания. Интересны и проведенные Вик д'Азиром сравнительно-анатомические исследования строения конечностей. Он сравнивал строение тела человека и обезьяны. В его трудах весьма важны представления о корреляции органов (взаимной обусловленности их строения), о связи между уровнем нервно-мозгового аппарата и разными формами психической деятельности.

Особенной высоты достигает сравнительная анатомия в самом конце XVIII в. и в первой трети XIX в. в трудах двух французских ученых – Жоффруа Сент-Илера и Кювье.

Сравнительно-анатомические работы создали новую основу для систематики животных. Раньше систематики исходили главным образом из некоторых внешних особенностей животных, теперь же становилось возможным строить систему животных на основе глубокого знания и сравнения их внутренней структуры. Это позволило Ламарку, Жоффруа Сент – Илену, Кювье и некоторым другим ученым в начале XIX в. произвести коренную реформу систематики животных.

3.3.6. Эмбриология животных. Преформизм и эпигенез

В XVI–XVIII вв. известные успехи имеются и в области эмбриологии животных. В XVI в. развитие эмбриологии связано с именами ряда ученых. Леонардо да Винчи выполнил очень интересные рисунки зародышей. Альдрованди У. сделал первую после Аристотеля попытку систематически проследить за этапами развития куриного яйца и за формированием цыпленка в яйце. Для этого Альдрованди прибегает к простому методу. Он подкладывает под курицу два с лишним десятка яиц и затем через известные промежутки времени вынимает по одному яйцу для исследования.

Итальянский ученый Д. Фабриций изучал зародыши человека и самых разнообразных животных – кролика, морской свинки, мыши, собаки, кошки, овцы, свиньи, лошади, коровы и других, сравнивая зародышевое развитие разных животных между собой. В сочинениях Фабриция, как и у многих других авторов XVI–XVII вв., приводятся хорошие рисунки зародышей на разных ступенях развития.

Следует упомянуть также небольшой трактат Декарта «О формировании животного» (1648), в котором на основании собственных наблюдений над полученными с бойни зародышами животных высказаны соображения о последовательности и способе образования отдельных органов – сердца, кровеносных сосудов, позвоночника, головного мозга, органов чувств и т. д. Декарт подробно излагал в нем также свои умозрительные представления о движении частиц «семени», участвующих в формировании зародыша.

Важной вехой в истории эмбриологии была книга В. Гарвея «О зарождении животных» (1651). Он ставил в ней вопрос о новообразовании органов в процессе зародышевого развития, критиковал некоторые старые представления об эмбриогенезе (вроде утверждения, будто зародыш образуется из семени отца и материнской крови). Гарвею принадлежит афоризм: все живое из яйца», противопоставлявший это представление допущению возможности самопроизвольного зарождения. Итальянский врач и естествоиспытатель Ф. Реди (1668) точным опытом показал, что личинки мух не зарождаются в гниющем мясе, а выводятся из отложенных на него яиц. Много данных, сви-

детельствующим против самопроизвольного зарождения, доставили наблюдения Сваммердама.

Интересные наблюдения зародышевого развития были сделаны уже упомянутыми учеными Граафом, Мальпиги, Сваммердамом и др.

Нельзя, однако, переоценивать открытий в этой области, ибо еще долгое время держались достаточно наивные взгляды, тем более что и средства научного исследования в то время были весьма ограниченными. Неясным представляется сам процесс оплодотворения. В XVII–XVIII вв. был распространен взгляд, что оплодотворение сводится к слиянию двух сортов «семян» – мужского и женского или даже к нематериальному влиянию семени на яйца («оплодотворяющие испарения» и т. п.). Что касается сперматозоидов, то до начала XIX в. включительно их истинная роль не была понята. Сперматозоиды считались особыми живыми тельцами, подобными инфузориям, паразитирующими в семенной жидкости.

До середины XVIII в. эмбриология была в самом зачаточном состоянии. Многие важные явления оставались неясными. Это можно иллюстрировать и на примере тех взглядов, которые высказывались о питании плода. Согласно историку эмбриологии, известному современному английскому эмбриологу Дж. Нидхэму, тогда одновременно существовали следующие представления о способе питания плода: 1) менструальной кровью; 2) через рот зародыша:

а) амниотической жидкостью, б) «маточным молоком»; 3) через пуповину: а) кровью (кровообращение плода и матери раздельное, б) непосредственно материнской кровью, в) менструальной кровью, г) «маточным молоком», д) амниотической жидкостью; 4) питание порами всего тела.

В XVIII в. продолжалось накопление фактического материала в области эмбриологии животных. Так, Галлер исследовал явления роста зародыша (главным образом развитие цыпленка). Спалланцани сделал интересные наблюдения над развитием лягушки. Принципиальное значение имели эмбриологические исследования К. Ф. Вольфа. Ими были впервые заложены основы эмбриологии как науки.

В связи с работами по эмбриологии нужно сказать о споре, который в истории биологии сыграл значительную роль и отголоски которого слышны до наших дней. В рассматриваемую эпоху оформились (ранее существовавшие в зачатке) две концепции, а именно преформистская и эпигенетическая. Сторонники преформизма (один из первых преформистов нового времени – Джузеппе Ароматари, а затем Сваммердам, Левенгук, Лейбниц, Мальбранш, Бонне, Галлер, Робине и др.) полагали, что зародышевое развитие сводится к росту вполне сформированного зародыша уже предсуществующего в яйце или сперматозоидах.

Сторонники преформизма разделялись на так называемых овистов (Сваммердам, Валлисниери и др.), которые полагали, что зародыш заключен в яйце, и на анималькулистов (Левенгук, Гартсекер, Либеркюн и др.), которые считали, что зародыш находится в сперматозоиде. Левенгук допускал существование «мужских» и «женских» сперматозоидов.

Одним из важнейших представителей преформизма XVIII в. был Шарль Бонне, который писал, что столь изумительно и гармонично построенное целое не может составляться подобно частям часов или путем скопления бесконечного числа различных молекул; для чего насиловать наш разум подыскиванием механических решений, когда бесспорные факты сами подводят нас к теории предсуществования зачатков. Слова Бонне проливают свет на корни преформизма. При отсутствии детальных данных о развитии зародыша представить себе формирование необычайно сложного организма из «бесформенного» зачатка было невероятно трудно. Значительно более естественным было допущение, что организм в основных чертах уже предшествует в зародыше. К тому же на этот путь толкало и метафизическое мышление той эпохи. Поэтому первые исследования микроскопистов, обнаружившие огромную сложность в структуре организма даже на ранних этапах его развития, оказали известную поддержку преформистской точке зрения. Не случайно поэтому Сваммердам, Валлисниери и другие микроскописты были сторонниками преформизма. Как доказательство преформизма истолковывалось и явление партеногенеза у тлей, открытое Бонне.

Крайние преформисты, например Бонне, придерживались концепции «вложенных зародышей», смысл которых заключался в утверждении, что в яичнике зародыша уже содержатся зародыши последующих, и т. д.

Отсюда приходили к выводу, что уже первая женщина, созданная, согласно библейскому преданию, Богом, содержала в своих яичниках зачатки всего будущего человечества.

Нужно сказать, что накапливавшийся в разных областях биологии фактический материал ставили перед преформистами трудные вопросы, на которые они не могли дать удовлетворительного ответа. Если предсуществующий зародыш скрыт в яйце, то как объяснить сходство ребенка с отцом, как объяснить, с этой точки зрения, сочетание признаков, наблюдающиеся при гибридизации? Трудные вопросы ставили также исследования в области регенерации и тератологии. Поэтому в самой биологической науке накапливались предпосылки для возникновения иной концепции.

Противоположную точку зрения занимали эпигенетики. Эпигенетическую точку зрения в ее механистической интерпретации сформулировал в XVII в. Декарт. К эпигенетической теории были близки взгляды Гарвея, но он истолковывал эпигенез виталистически. Важнейшее значение в споре между эпигенетиками и преформистами, а главное – в формировании эмбриологии как науки имела работа Каспара Фридриха Вольфа «Теория зарождения» (1759).

Для изучения развития растений и животных Вольф применял микроскоп и исследовал форму отдельных органов зародыша, время их возникновения и т. д. В результате он пришел к выводу, что органы не предсуществуют, не преформированы в зародыше, а развиваются в процессе его формирования. Толчок к развитию дает зачатие, смысл которого Вольф усматривал в том, что семя вносит в женский зачаток особое тонкое, «совершенное» питание. По мнению Вольфа, органы развиваются не одновременно, а в известной

последовательности из некоей гомогенной, бесструктурной, неорганизованной субстанции (примером такой он считал исследованные им точки роста капусты и каштана). Процесс развития является эпигенезом – подлинным новообразованием. Вольф отвергал ссылку преформистов на то, что предсуществующие зародыши трудно различимы благодаря малой величине. Он справедливо упрекал преформистов в том, что с их точки зрения природа это инертное, костное, бессильное начало, не способное создавать новые тела, только воспроизводящее нечто сотворенное изначально.

Причины зародышевого развития Вольф усматривал в действии двух сил: «существенные силы» и «силы застывания» (солидесценции). Эти силы действуют на студнеобразное исходное вещество и являются причиной развития. «Существенная сила» вызывает в исходном студнеобразном веществе определенные движения, токи жидкостей и т. д., «сила застывания» задерживает в определенных местах эти движения, вызывает отложение вещества, утолщения, создает те или иные органы. «Таким образом, – писал Вольф, – существенная сила, наряду со способностью питательного сока к затвердеванию, является достаточным основанием для всякого произрастания – как в растениях, так равно и в животных».

Эпигенетической точке зрения в XVIII в. придерживались П. Мопертюи, Джон Нидхэм, Дидро, отчасти Бюффон. Интересно, что Мопертюи сочетал учение об эпигенезе с учением о пангенезисе. Последнее сводилось к представлению о том, что в «семени» собираются особые частицы от всех органов и частей тела. В этом он видел основу явления наследственности и считал, что благодаря этому приобретаемые организмом признаки получают «отображение» в семени и передаются следующим поколениям.

В России XVIII в. эпигенетическую точку зрения кроме Вольфа защищали С. Г. Зыбелин, И. Безеке, Н. Максимович – Амбодик, А. Н. Радищев и др.

Идеи К. Вольфа в значительной мере из-за своей новизны и антиметафизической направленности не получили широкого признания в XVIII в., и решающий перелом в споре между преформизмом и эпигенезом произошел только в XIX в. после работ К. М. Бэра, сумевшего по-новому поставить и разрешить проблему новообразования в зародышевом развитии, сняв альтернативу – или преформизм, или эпигенез.

В свете современной науки стало совершенно ясно, что если преформизм был ошибочной, метафизической концепцией, то теория эпигенеза, как она была сформулирована в XVIII в., страдала односторонностью. Согласно этой теории субстрат развития (яйцо) – бесструктурен, и зародыш дифференцируется только под влиянием внешних воздействий. На самом деле яйцо обладает видоспецифической структурой, от которой в решающей степени зависит характер развития зародыша. Это развитие представляет результат диалектического взаимодействия внутреннего и внешнего.

Метафизическая концепция преформизма соответствовала креационистским и теологическим взглядам и укрепляла воззрения на виды как неизменные и сотворенные Богом. Взгляды же эпигенетиков сыграли прогрес-

сивную историческую роль. Они расчищали дорогу для представления об индивидуальном развитии как процессе возникновения нового, о развитии как движении от простого к сложному. В этом смысле концепция эпигенеза, не будучи эволюционной сама по себе, тем не менее подготавливала почву для эволюционизма. Именно поэтому Ф. Энгельс, указывая на значение работы Вольфа «Теория зарождения», писал, что К. Ф. Вольф произвел в 1759 г. первое нападение на теорию постоянства видов, провозгласив учение об эволюции.

Ряд эпигенетиков подошел вплотную к материалистическому пониманию развития, а их противники неоднократно обвиняли Вольфа, Мопертюи и других в «безбожники». Например, Галлер указывал Вольфу, что теория эпигенеза неприемлема с точки зрения религии.

3.4. Господство метафизического мировоззрения в естествознании XVII–XVIII вв.

3.4.1. Достижения биологии XVII–XVIII вв.

Вспомним схему общего хода развития науки (см. [рис. 1.1](#)) на которой плоскости *а, б, в, г* и т. д. отражают последовательные ступени ее развития. После того, как в данной науке сложились определенные методы исследования и создана теория, обобщившая и систематизировавшая накопленные факты, эти методы или теория находят довольно широкое применение в различных областях науки и практики. По мере накопления новых данных на каком-то участке этой плоскости, большей частью в результате обнаружения фактов, не укладывающихся в рамки существующей теории, начинает возникать новое направление поиска и происходит скачок, переход к изучению явления с новой стороны, в новом аспекте. Как правило, такой скачок осуществляется, когда открывается новый метод исследования. Это, так сказать, ароморфозы в развитии науки, узловые моменты в ее истории, знаменующие революционные преобразования в ней и переход исследований в новую плоскость, на новый уровень. Затем известное время продолжается изучение новых объектов с помощью прежних методов и теорий и расширение сферы их применения в практике, что отражено в схеме продолжением плоскостей *а, б, в, г* после возникновения точек скачка *А, Б, В, Г*. Изучение истории биологии показывает, что длительность периодов плавного развития до очередного скачка, чем ближе мы приближаемся к нашему времени, сокращается. Тот путь, который выражается в предложенной схеме плоскостями *а, б, в, г* может быть назван экстенсивным, а выраженный линиями подъема *А, Б, В, Г* – интенсивным.

Попробуем разобраться, какой позиции в этой схеме соответствует ситуация в биологии, в частности, и в естествознании, в целом в XVIII в.

В течение XVII–XVIII вв. в биологии был накоплен обширный фактический материал, явившийся основой важных теоретических обобщений.

В ботанике и зоологии сложились представления о «естественной связи», «сродстве», прогрессивной ступенчатой «градации» животных и растительных форм. Одновременно были разработаны основные принципы систематики, а также накоплен некоторый материал об изменчивости растительных и животных видов.

Благодаря анатомическим и физиологическим исследованиям сложились представления о строении и жизнедеятельности организмов и были установлены некоторые общие закономерности в их строении и отправлениях. Развитие сравнительного метода позволило выявить ряд черт единства в организации животных и растительных форм. Было накоплено также много фактов, свидетельствовавших о теснейшей связи организмов с окружающей средой, их приспособлении к условиям существования.

Учение К Вольфа об эмбриональном развитии выявило несостоятельность преформистской концепции и показало, что в процессе индивидуального развития организмов происходит новообразование, а не просто развертывание предсуществующих частей зародыша.

Начали накапливаться данные о закономерной смене форм жизни на протяжении прошедших геологических эпох, об изменчивости организмов под влиянием изменения условий жизни.

Развитие биологии шло в теснейшей связи с развитием других отраслей естествознания, в первую очередь механики, физики, химии, геологии.

Накапливавшийся в биологии материал создавал необходимые предпосылки для формирования как отдельных биологических наук, так и некоторых общебиологических концепций и воззрений на природу и методы ее познания, характерные для этой эпохи.

Успехи естествознания дали также обширный материал для общепhilософских выводов и построений. Борьба материализма и идеализма принимает в этот период новую форму, соответствующую новому уровню развития науки. С середины XVII в. и особенно в XVIII в. значительно усиливается взаимодействие философии и естествознания. Успехи естественных наук и разработка методов исследования природы были тесно связаны с развитием материалистической философии XVII–XVIII вв.

Вернемся к рисунку о путях развития науки (см. [рис. 1.1](#)). Биология в XVII–XVIII вв. создала возможности перехода науки на новый уровень.

3.4.2. Господство метафизического мышления

Как материалистическая философия, так и естествознание страдали в этот период исторически обусловленной метафизической ограниченностью. Ф. Энгельс удивительно ясно вскрыл причины господства метафизики в мышлении философов и натуралистов XVII – XVIII вв. и неизбежности ее преодоления впоследствии. Он говорил, что надо было исследовать предме-

ты, прежде чем можно было приступить к исследованию процессов. Надо сначала знать, что такое данный предмет, чтобы можно было заняться теми изменениями, которые с ним происходят. Так именно и обстояло дело в естественных науках. Старая метафизика, считавшая предметы законченными, выросла из такого естествознания, которое изучало предметы неживой и живой природы как нечто законченное. Когда же это изучение отдельных предметов подвинулось настолько далеко, что можно было сделать решительный шаг вперед, т. е. перейти к систематическому исследованию тех изменений, которые происходят с этими предметами в самой природе, тогда и в философской области пробил смертный час старой метафизики.

Биология должна была произвести прежде всего «инвентаризацию» живой природы, изучать отдельные «вещи», а уж потом перейти к «систематическому исследованию изменений». Правда, были и отдельные наблюдения и описания изменений в природе; они служили одним из источников воззрений, противостоявших господствовавшей метафизике, но они не меняли общей картины.

3.4.3. Концепция постоянства видов и преформизм

Метафизичность воззрений, господствовавших в естествознании XVII–XVIII вв., особенно ярко проявлялась в представлении о неизменности органических видов.

Крупнейший систематик XVIII в. Линней придерживался формул: «*species sunt constantissimae*» («виды являются совершенно постоянными») и «*nullae species novae*» («не возникает новых видов»). Он считал, что «видов столько, сколько разных форм вначале произвело Бесконечное Существо» (т. е. Бог). Подобным же образом высказывался Линней и в отношении такой систематической категории, как род: «Каждый род является естественным, созданным как таковой в самом начале мира». Правда, взгляды Линнея по этому вопросу в процессе его научных исследований несколько изменились, и он стал допускать возможность возникновения новых видов путем скрещивания (гибридизации) и их изменяемость под влиянием пищи, климата и культуры, но и в своих позднейших сочинениях он ограничивал это допущение возможными оговорками.

В биологии господствовал «призрак вечного неизменного вида». Представлению о неизменности видов соответствовала и преформистская теория в эмбриологии, отрицавшая подлинное развитие, новообразование и сводившая формирование организма к простому росту, разворачиванию зародыша, который якобы изначально содержит в себе, но только в уменьшенном виде, будущий организм. Несмотря на серьезный удар, нанесенный по этой теории К. Вольфом, она оставалась господствующей на всем протяжении XVIII в.

3.4.4. Идеалистическая трактовка органической целесообразности

Особенно характерным проявлением метафизических воззрений этой эпохи была трактовка органической целесообразности. Проблема целесообразности волновала философов и натуралистов с древнейших времен. Открытия XVII–XVIII вв. – углубление знаний об организмах и их жизненных отправлениях, о замечательных приспособлениях растений и животных к среде обитания – с еще большей остротой поставили вопрос об объяснении целесообразного устройства живых тел.

Однако ответ на него оставался прежним; большинство ученых продолжало считать целесообразное устройство живых тел их изначальным свойством, проявлением «мудрой предусмотрительности» творца. При этом была распространена антропоцентрическая телеология, «доказавшая», что все сотворено Богом для блага человека.

Можно сослаться на труды ряда первоклассных натуралистов, которые отдали дань теологическим и телеологическим воззрениям, так, Н. Грю издал «Священную космологию», где телеологически трактовал строение и функции листьев и цветков.

Дж. Рей написал сочинение под характерным заглавием «Мудрость Бога, открывающаяся в его творениях».

Я. Сваммердам в книге «Библия природы» утверждал, что организмы создала «мудрость и всемогущая рука господа Бога». Он обрушивается на мысль об их естественном возникновении, используя в качестве аргумента прежде всего их целесообразное устройство.

Гарвей телеологически истолковывает работу кровеносной системы.

Спалланцани восторгается «высшей мудростью», заселившей семенную жидкость «червячками» (сперматозоидами), дабы использовать имеющиеся в ней питательные вещества.

Реомюр видит целесообразность не только в строении животных, но и в той «мудрой предусмотрительности», с которой в природе поддерживается равновесие между видами. Реймарус усматривает предустановленную целесообразность в инстинктах, которыми Бог одарил животных. Ледермюллер доказывал мудрость создателя на микроскопических организмах. Немецкий философ Христиан Вольф, опираясь на воззрения Лейбница, пытался подвести «философское основание» под телеологическое истолкование природы.

В XVIII в. выходят многочисленные сочинения, посвященные «натуральной теологии», например «Физика-теология» Дерхэма (1712), «Пектин-теология» Цорна (1742), «Теология воды» Фабрициуса (1741), «Теология насекомых» (1743) и «Теология раковинных» Лессера (1744), «Теология рыб» Онефальшрихтера (1754).

Как писал Энгельс, высшая обобщающая мысль, до которой поднялось естествознание рассматриваемого периода, это – мысль о целесообразности установленных в природе порядков, плоская вольфовская телеология, согласно которой кошки были созданы для того, чтобы пожирать мышей, мы-

ши, чтобы быть пожираемыми кошками, а вся природа, чтобы доказывать мудрость творца.

Подобные взгляды на органическую целесообразность продолжали господствовать и в первой половине XIX в. – вплоть до появления трудов Дарвина.

Теологическим и телеологическим воззрениям соответствовали виталистические представления, согласно которым жизненные явления объяснялись наличием у живых существ особой непознаваемой «жизненной силы», «архея» и тому подобных мистических начал (Парацельс, ван Гельмонт, Шталь и др.). Виталистические представления легко согласовывались с религиозным учением о бессмертной душе, управляющей человеческим телом.

Следует отметить, что оживления витализма в конце XVIII – начале XIX в. было связано в известной мере с неудачей предшествовавших попыток свести жизнедеятельность организмов к простейшим законам механики, физики и химии. С ростом биологических знаний ученые все более убеждались в сложности организма как целого. Не имея возможности объяснить сущность жизни, причины жизнедеятельности организмов исходя из свойств самого живого, они прибегали к особым силам, внешним по отношению к организму. В какой-то мере это способствовало распространению ньютоновской «динамической» концепции, ее представлениям о «силах», определяющих взаимодействие между телами. При этом если одни биологи, используя понятие «силы», вкладывали в него материалистическое содержание (например, «существенная сила» К. Вольфа), то другие истолковывали специфические «силы», действующие в живой природе, в виталистическом, мистическом духе. В новой форме был совершен возврат к схоластическим «тайным силам», управляющим природными явлениями.

Таковы особенности метафизического мировоззрения, господствовавшего в эту эпоху. Ф. Энгельс, охарактеризуя ее, отмечал, что особенно характеризует рассматриваемый период, так это – выработка своеобразного общего мировоззрения, центром которого является представление *об абсолютной неизменяемости природы*. Земля оставалась от века или со дня своего сотворения (в зависимости от точки зрения) неизменно одинаковой. Теперешние «пять частей света» существовали всегда, имели всегда те же самые горы, долины и реки, тот же климат, ту же флору и фауну, если не говорить о том, что изменено или перемещено рукой человека. Виды растений и животных были установлены раз навсегда при своем возникновении, одинаковое всегда порождало одинаковое. В природе отрицали всякое изменение, всякое развитие. Для естествоиспытателей рассматриваемого нами периода он был чем-то окостенелым, неизменным, а для большинства чем-то созданным сразу. Наука все еще глубоко увязает в теологии.

Вместе с тем уже в это время, под влиянием вновь установленных фактов, возникали сомнения в старых догмах, высказывались идеи, расшатывавшие представления о неизменяемости природы вообще, и органического мира в частности.

3.5. Возникновение и развитие представлений об изменчивости живой природы

Метафизические представления об органическом мире господствовали вплоть до середины XIX в. Однако, уже в XVII–XVIII вв. появлялись разрозненные высказывания, выходящие за рамки концепции неизменяемости природы.

Рассмотрим **узловые вопросы**, обсуждение которых подтачивало веру в неизменяемость живой природы и являющихся предпосылками возникновения эволюционного учения.

3.5.1. Допущение ограниченной изменчивости видов

Допущение изменчивости видов в ограниченных пределах под воздействием внешних условий, упражнения и неупражнения органов и гибридизации было широко распространено в XVI–XVIII вв.

Рассмотрим основные причины изменчивости видов.

Мысль о том, что органические формы могут изменяться под влиянием разнообразных условий внешней среды – климата, пищи, почвы, под влиянием упражнения и неупражнения органов, одомашнения, гибридизации, причуд наследственности и т. п., была довольно широко распространена в XVI–XVIII вв.

В XVI–XVII вв. Фрэнсис Бэкон, Джон Рей, Роберт Морисон и другие высказывали мысль, что виды могут изменяться под влиянием культуры, при изменении климатических и почвенных условий.

Томас Браун придавал большое значение в изменении типичной видовой формы химическим влиянием.

Еще раньше Лемниус, Скалигер, Ключиус и многие другие полагали, что изменение типичной формы может произойти в результате унаследования какого-либо нового приобретенного признака. Интересно, что Лемниус отмечал как искусственно вызванные, так и спонтанные изменения видов.

Однако никто не шел дальше допущения лишь возможности изменения, или, как тогда говорили, «дегенерации» (в смысле перерождения) вида; мысль же о постепенном превращении одних видов в другие в целом была чужда ученым того времени. Только отдельные из них пытались выйти за пределы такого понимания, да и то чрезвычайно редко. Одним из таких ученых был французский ботаник М. Маршан.

В 1707 г. в статье по поводу обнаружения необычной формы розы Маршан писал, что эта форма «не могла быть такой от начала света», и пытался объяснить появление подобных форм измененным движением соков в теле растения. К этой теме Маршан возвращался несколько раз. В 1719 г. он изложил свои наблюдения над изменением пролески. Обнаружив новые формы *Mercuriale foliis capillacis*, он сделал вывод, что «мы видим рождение

двух постоянных видов, которые были нам неизвестны...». «Всемогущая сила», по мнению Маршана, создает только родоначальные формы каждого рода, а эти формы, «размножаясь, производят разновидности, среди которых некоторые остались константными и перманентными, образовав виды». Маршан не ограничился пролесками. Он отметил, что подобные же видоизменения наблюдались у анемонов, тюльпанов и других растений. Любопытно, что в отчете Французской Академии за 1719 г., где было опубликовано краткое изложение работы Маршана, имеется следующее замечание: «Эти новообразования трактуются ботаниками лишь как разновидности, неспособные изменить виды; но почему бы природе не способной произвести новообразования, которые пошли бы и до этого предела? Кажется, что она (природа) менее постоянна и более многообразна в отношении растений, чем в отношении животных, и кто знает границы этого многообразия?».

В вопросе об изменчивости характерна позиция Линнея. Если в 1736 г. в «Fundamenta botanica» Линней еще решительно отрицал изменчивость видов, то уже несколько лет спустя он писал о новом виде *Feloria*, который, по его мнению, произошел от льнянки *Linaria vulgaris*. Линней допускал также, что чертополох *Carduus tomentosus pyrenaicus* произошел изменением другого вида – *Corduus capita rotundo*, и сделал заключение, что виды могут изменяться под влиянием климата и почвы (coelum et solum), а также в результате гибридизации. Путем скрещивания разных видов могут возникнуть новые виды, которые в строении цветка будут в известной мере походить на мать, в строении листы – на отца. Так, он полагал, что вид бодрца *Pimpinella agrimmides* произошел в результате скрещивания *Pimpinella sanguisorba minor laevis* с репейничком *Agrimonia officinarum*, а вид вероники *Veronica spuria* является продуктом скрещивания *Veronica maritima* с вербеной *Verbena officinalis*.

В 60-х годах XVIII в. Линней был склонен допускать, что современные виды явились продуктом гибридизации каких-то исходных форм. Он лично произвел несколько опытов по межвидовой гибридизации растений. В сборниках «Amoenitates Academiae» в 1749–1776 гг. при его непосредственном участии печатались труды, среди которых были работы, затрагивавшие вопросы изменчивости видов путем гибридизации. Допуская возможность рассматривать все виды одного и того же рода как возникшие из одного вида, достигшего разнообразия благодаря гибридизации, а разновидности – формами, изменившимися в силу случайного влияния климата, почвы и т. п., Линней считал такие представления только предположениями, значение которых он сильно ослабил оговорками о «чуде творения».

Следует отметить, что опыты по гибридизации, особенно растений, уже в XVIII в. получили весьма широкое развитие, в частности во Франции и в Германии, и диктовались в этот период преимущественно запросами сельского хозяйства, стремлением получить новые сорта, которые отличались либо большой продуктивностью, либо привлекали бы к себе внимание с эстетической точки зрения. Не удивительно поэтому, что инициатива в постановке опытов по гибридизации принадлежала селекционерам–практикам.

Одним из первых французских гибризаторов был А. Дюшен. Он известен своим сочинением «Естественная история земляник» (1766) и выведением новой цельнолистной расы этой культуры – *Fragaria monophylla*, явившейся, по-видимому, одним из первых случаев обнаружения мутаций у растений. В связи с этим открытием Дюшен ввел понятие расы, высказал ряд интересных мыслей о промежуточных расах и об относительности разграничений между видом и разновидностью. Он настаивал на изменяемости видов и их естественном возникновении в пределах рода.

В ограниченных пределах изменение растительных видов путем естественной гибридизации допускал и А. Т. Болотов. Случаи опыления рылец пыльцой других пород подают средство природе зародить в тех цветках уже не такие семена, какими бы «по природе своей быть надлежало», а другие, способные производить от себя породы совсем новые и до того небывалые.

Об изменяющем влиянии климата (указывая на изменение лошадей), пищи (отмечая ее воздействие на «внутреннюю форму» желудка овцы), доместикации (приписывая ей образование таких признаков, как различные формы ушей у собак, альбинизм и др.) писал Бюффон. Особую роль в изменении видов он приписывал гибридизации. По Бюффону, близкие виды по-видимому, отделялись друг от друга благодаря воздействию климата, пищи и продолжительности времени, которое производит всевозможные комбинации и выявляет все способы изменения, усовершенствования и перерождения. Отметив особенности географического распространения животных и различия между животными Нового и Старого света, Бюффон писал, что нет ничего невозможного, ничего нарушающего порядок природы в том, что все животные Нового Света отличаются от животных Старого Света, от которых они некогда получили начало. Он полагал также, что по мере изменения климата на Земле высокоорганизованные животные перерождались в менее совершенные формы.

Даже Ш. Бонне, который придерживался креационистских взглядов, защищал теорию преформации, в связи со своими исследованиями паразитических червей из рода *Taenia* допускал, что паразитические черви произошли изменением от свободно живущих червей, попавших в организм человека или животного. Интересно, что Бонне высказал мысль о происхождении различных человеческих рас путем видоизменения от одной исходной формы.

К мысли о подлинном развитии в природе, в частности в органическом мире, в этот период в известной мере приблизились французские материалисты XVIII в., особенно Дени Дидро. Уже Ж.-О. Ламеттри сопоставлял психические способности различных групп животных и человека, отмечал их постепенное нарастание и утверждал, что «переход от животных к человеку не очень резок». В книге «Человек – растение» (1748) он явно подошел к идее постепенного совершенствования организмов и, касаясь причин, обуславливающих развитие психических способностей, писал, что они связаны со степенью сложности поддержания жизни, удовлетворения жизненных потребностей.

Значительно ближе других к идее развития органического мира подошел Дидро. В 70-е годы XVIII в. он писал: «Не надо думать, будто они (животные) были всегда и будто они останутся всегда такими, какими мы их наблюдаем теперь. Это – результаты потекшего огромного времени, после которого их цвет и их форма, кажется, остаются в стационарном состоянии. Но так лишь кажется». В одной из заметок к «Элементарам физиологии» он отметил, что общий порядок вещей непрерывно изменяется. Как же может оставаться неизменной продолжительность существования вида посреди всех этих перемен? Причины изменений Дидро усматривает во влиянии условий окружающей среды, а также в упражнении и неупражнении органов. Организация определяет функцию и потребности. Иногда потребности влияют на организацию; это влияние может быть настолько велико, что иногда оно порождает органы и всегда изменяет их.

Другой французский материалист XVIII в. Поль Гольбах в 1770 г. писал – нет никакого противоречия в допущении, что виды организмов непрерывно изменяются и что мы также не можем знать того, чем они были.

Изменчивость форм как в результате случайных отклонений во «внутреннем предрасположении» животных, так и особенно под влиянием изменения климата допускал и младший современник Дидро французский врач и философ-материалист П. Ж. Кабанис, причем он считал, что приобретаемые признаки наследуются. Кабанис придавал большое значение изменению привычек как исходному моменту в изменчивости видовых признаков. Он допускал также и возможность изменения в широких пределах природы человека: Человек, как и другие животные, мог претерпеть многочисленные видоизменения, может дать существенные трансформации на протяжении многих прошедших веков.

Примерно тех же идей придерживался и французский натуралист второй половины XVIII в. Жан Клод Деламетри. Изменения, возникшие под влиянием внешней среды и упражнения органов, считал он, накапливаясь из поколения в поколение, могут привести к тому, что возникает такая большая разница между этими индивидуумами, что их нельзя будет отнести к одному виду. Человека он называл «усовершенствованной обезьяной».

В конце XVIII в. проблема изменчивости видов широко обсуждалась в сочинениях деда Чарлза Дарвина Эразма Дарвина. Он описывал изменение видов под влиянием различных внешних условий, доместикации, зародышевых вариаций (например, появление кур с добавочными пальцами), скрещивания между видами, упражнения и неупражнения видов. В результате изменения потребностей, как он полагал, изменяется степень функционирования отдельных органов, что приводит к их преобразованию. При этом он ссылался на образование рогов оленя, хобота слона, когтей хищных животных и т. д. Некоторые из таких образований или склонностей, по его мнению, передаются потомству.

Итак, мысль о том, что органические формы могут изменяться, высказывали многие натуралисты и философы XVIII в. Однако эти представления ограничивались констатацией изменчивости в пределах высших системати-

ческих категорий и не вылились в сколько-нибудь явной форме в идею об исторической преемственности видов и развитии всего органического мира от низшего к высшему.

3.5.2. Представление о "естественном родстве" и "общих родоначальниках"

Существовала идея естественной группировки организмов, естественного родства и представление о том, что определенные группы видов могли произойти от общих родоначальников.

Важную роль в подготовке эволюционного учения играло обнаружение определенного соподчинения видов и различной степени близости между ними. Это не могло не привести в итоге к вопросу о причине близости между различными видами.

Систематики XVIII в. постепенно приходят к пониманию различия между искусственной и естественной системами и к идее ступенчатого многообразия организмов; и хотя большинство натуралистов XVII–XVIII вв. не видели еще в естественных группировках ничего кроме проявления «плана творца», накопление материала о близости различных видов и об их иерархической соподчиненности вызвало у некоторых натуралистов предположение, что те или иные группы видов могли иметь общих родоначальников.

Так, французский ботаник П. Маньоль допускал реальное родство в пределах семейства. Это точка зрения выражена ясно и в сочинении М. Гэйла. Мы не должны думать, – что все виды, которые сейчас существуют, были первоначально сотворены, но только первичные и основные виды. Маршан говорил о «главах каждого рода» (*chefs de chaque genre*), т. е. исходных формах всех видов того или иного рода. Бюффон говорил об «общих родоначальниках» (*souches communes*) для целых семейств. Он допускал, например, что у млекопитающих могло быть 38 таких родоначальных форм.

Ласепед не ограничивался вопросом об изменяющем влиянии среды, доместикации, скрещивания и т. д. Он ставил вопрос о том, как вообще объяснить все многообразие видов. Ответ на этот вопрос ему не был вполне ясен, однако он охотно привел свою точку зрения, согласно которой все возрастающее многообразие форм обязано тому, что из немногих первичных видов возник ряд вторичных. Эти последние дали начало видам третьего порядка и т. д.

На раннем этапе своей научной деятельности общее происхождение близких видов допускал также и П. С. Паллас.

Подобные представления означали значительный шаг вперед в формировании эволюционных воззрений, но к целостному учению об эволюции они сами по себе привести не могли.

3.5.3. Фактор времени в изменении организмов

В 1755 г. появилась «Всеобщая естественная история и теория неба» Канта. Существование Земли исчислялось в ней миллионами лет. По словам Энгельса, в открытии Канта заключалась отправная точка всего дальнейшего движения вперед. Если Земля была чем-то ставшим, то чем-то ставшим должны были быть также ее теперешнее геологическое, географическое, климатическое состояние, ее растения и животные, и она должна была иметь историю не только в пространстве – в форме расположения одного подле другого, но и во времени – в форме последовательности одного после другого. Но, добавлял Ф. Энгельс, сочинение Канта не вызвало непосредственного эффекта.

Мысль о значении времени в изменении организмов нашла отражение в заметках Дидро, которые он делал в 70-е годы XVIII в. и которые были изданы под названием «Элементы физиологии». Бюффон в «Эпохах природы» определил возраст Земли приблизительно в 75 000 лет и пытался выяснить, сколько времени заняло формирование на Земле живых существ (по его мнению, продолжительность этого периода около 20 000 лет). Время шагает всегда ровным шагом, однообразным и размеренным, оно ничего не делает скачками, но оно делает все путем градаций, нюансов, путем последовательным.

Значение фактора времени в изменении земной поверхности и, частично, органических форм признавали Ласепед, де Майе, Деламетри, Эразм Дарвин и другие. Вслед за Бюффоном писал о значении фактора времени и А. Каверзнев.

Исторически подходил к явлениям природы и М. В. Ломоносов. Он писал, например, что долгота времени и множество веков, требуемых на обращение дел и произведение вещей в природе, больше, чем принятое у нас церковное исчисление. А. Н. Радищев также утверждал, что все изменения в природе происходят на протяжении огромных промежутков времени.

Постепенно проникавшее в сознание многих натуралистов представление об огромной продолжительности геологического времени явилось одной из необходимых предпосылок учения об историческом развитии органического мира. Но осознание значения фактора времени для изменения природных тел, в том числе и организмов, само по себе не означало признания их подлинного развития. Обычно дело сводилось лишь к общему выводу о неодновременном происхождении видов, о возникновении на протяжении огромных промежутков времени то одних, то других органических форм.

3.5.4. Последовательность природных тел. "Лестница существ"

Стремление объяснить обнаружившееся соотношение между группами растений и животных, определенную последовательность в степени совершенства их организации породило идею "лестницы существ".



Со времени Аристотеля философы и ученые нередко приходили к мысли, что все создания природы могут быть расположены в линейном порядке, сообразно высоте своей организации, в виде единой иерархической серии форм. Что касается натуралистов XVI–XVIII вв., то их представление о единой лестнице существ были связаны в первую очередь с ограниченностью знаний того времени. Поскольку сравнительная анатомия находилась только в зачаточном состоянии, за отправной пункт при сопоставлении форм брали обычно человека как существо более известное, а затем в зависимости от большего или меньшего сходства с человеком намечалась градация существ (точнее, деградация). Поверхностное знакомство с организмами позволяло располагать их по ступеням единой лестницы.

В середине века идея иерархической градации всего существующего в мире была одной из ведущих, отражавшей общую направленность феодальной идеологии.

Эта идея стала одной из популярных в философии и естествознании XVII–XVIII вв.

Большое влияние на ее формирование оказали воззрения Лейбница. Под их воздействием сложились, в частности, биологические взгляды Шарля Бонне, которому принадлежит главная роль в развитии и распространении идеи «лестницы существ». Его работы пользовались большой популярностью в Европе. Любопытно отметить, что его сочинение «Созерцание природы» (1764), где было изложено учение о «лестнице существ», в 1804 вышло в русском переводе в Смоленске.

Бонне следующим образом интерпретировал идею «лестницы существ». Между самыми простейшими и совершеннейшими проявлениями природы существуют постепенные переходы так, что все тела составляют всеобщую непрерывную цепь. Основание лестницы составляют неделимые – монады, а ее вершину венчает высшее совершенство – Бог. От «невесомых материй» через огонь, воздух, воду, «земли», металлы, «камни». Промежуточные формы между минералами и растениями, между растениями и низшими животными (зоофиты) и через них к высшим животным и человеку тянется единая нить без скачков и перерывов. Каждое царство природы составляет свою лестницу, непосредственно примыкающую концами через промежуточные формы к лестнице соседнего царства. Всеобщее единство и согласованность в природе обеспечиваются гармонией, предусмотренной Богом.

В принципе считалось, что «лестница» содержит столько ступеней, сколько существует отдельных видов растений и животных.

Представление о «лестнице существ» поддерживали в XVIII в. не только последователи Лейбница, но и материалисты. Последние исходили не из учения о предустановленной гармонии, а из представления о развитии материи от простого к сложному. Ламеттри, а затем Дидро выводили единство и постепенность в природе из единства материальной основы всех ее тел, в том числе и органических. Дидро допускал даже, что весь длинный ряд животных может быть различными ступенями развития одного животного. Другой французский философ – материалист XVIII в. Ж. Б. Робине также поддержи-

вал идею существования единой цепи живых существ, но он не поднялся, однако, до идеи подлинного преемственного развития форм. Он имел в виду лишь их последовательность *в пространстве, но не во времени*.

В России представление о градации всех природных тел, о «лестнице существ» поддерживал А. Н. Радищев, приблизившийся к представлению о единстве и развитии природы. Примечательно, что Радищев подчеркивал единство, «единоутробность» человека со всей природой и сближал человека пещерного периода с орангутаном.

В конце XVIII в. благодаря более детальному знакомству с фактическим материалом некоторые исследователи пришли к отрицанию «лестничного» расположения форм и к попыткам установления более сложных схем. Это было связано в первую очередь с развитием сравнительной анатомии, с исследованиями Вика д'Азира, Добантона, Blumenбаха и других ученых, которые подвергли сомнению непрерывность ряда от простейших до человека и развенчали наивные формы «лестницы существ». Ласепед, Батш и другие писали о том, что тела природы не располагаются в единую линию, а соединяются самыми различными способами при помощи бесчисленных отношений.

Для изображения соотношения между организмами было предложено много способов: схема родословного дерева (наметившаяся в самых общих чертах у Палласа, 1766; Дюшена 1766), схема географической карты (Линней), схема сети (Герман, 1783; Донати, 1750; Батш, 1788), схема параллельных рядов (Вик д'Азир, 1786). Однако элементы «лестницы существ» продолжали обнаруживаться у многих авторов, так как факт постепенного повышения уровня организации живых существ был вне сомнения.

«Лестница существ» воплощала в себе метафизические представления эпохи. Отдельные ступени лестницы мыслились как *существующие одна после другой*, а не как исторически связанные друг с другом звенья, возникающие одно из другого в процессе развития. Однако и в этой метафизической форме лестница отражала мысль о единстве, связи и последовательности форм, о постепенном усложнении организмов и о наличии переходов между ними. В преобразованном виде представление о градации форм стало одной из основных предпосылок эволюционного учения Ламарка.

3.5.5. Идея «прототипа» и единства плана строения организмов

В известной оппозиции к идее «лестницы существ» стояла другая мысль, явившаяся существенным элементом эволюционизма, – мысль о единстве строения разных организмов. Один из главных выразителей этой идеи Жоффруа Сент-Илер в 1795 г. противопоставлял ее идее «лестницы существ».

Мысль о прототипе была распространена очень широко. На протяжении нескольких столетий ее высказывали Аристотель, Ньютон, Сваммердам, Хантер, Ламеттри, Дидро, Робине, Вик д'Азир, Жоффруа Сент-

Илер и многие другие. Она получила подкрепление в зоологических и анатомических исследованиях, которые обнаруживали многочисленные черты сходства между различными группами животных при всем их внешнем многообразии.

Идея прототипа существовала в двух модификациях. Первая носила явно выраженный абстрактно-морфологический характер (Робине и др.) и была преобладающей. Вторая была связана с пониманием прототипа как реально существовавшего исходного существа.

Идеей единства органического мира проникнуто сочинение Ламетри с характерным названием «Человек – растение» (1748). В сочинении Дидро «Мысли об объяснении природы» (1754) прототип трактовался как некое реальное первичное существо. По его мнению, природе нравится бесконечно и разнообразно варьировать один и тот же механизм. Рассматривая животное царство и замечая, что среди четвероногих нет ни одного животного, функции и части которого особенно внутренние, целиком не походили бы на таковые же другого четвероногого, разве не поверишь охотно, что некогда было одно первое животное, некоторые органы которого природа удлинила, укоротила, трансформировала, умножила, срастила – и только. В другом труде, ссылаясь на работы Кампера, Дидро писал, что от одной единственной «модели» можно путем анатомических трансформаций произвести ряд животных «от человека до аиста».

Представление о единстве плана строения имело важное значение для формирования эволюционных воззрений. В то же время оно могло найти объяснение только в допущении общности происхождения обнаруживающих это единство форм.

3.5.6. Идея трансформации органических форм

В XVIII в. существовала весьма своеобразная концепция механистического трансформизма, заключающаяся в допущении неожиданных резких превращений одних организмов в другие. Наиболее ярким выразителем этой точки зрения был французский путешественник и натуралист – любитель де Майе, автор популярного в то время сочинения «Теллиамед, или беседы индийского философа с французским миссионером о понижении уровня моря, образовании суши, происхождении человека и т. д.» (1748).

Де Майе высказывал следующие предположения о происхождении организмов. В море имеются вечные семена жизни. Из этих семян развиваются морские организмы, которые путем резких трансформаций превращаются в наземных. Кто может сомневаться в том, что от летающих рыб произошли наши птицы, которые парят в воздухе; или что от тех жи-

вотных, которые ползают в глубине моря, произошли наши наземные животные?

Далее страницы «Теллиамеда» посвящены описанию того, как могла совершаться подобная трансформация. Де Майе полагал, что «морские обезьяны» дали начало наземным обезьянам, а лев, лошадь, бык, свинья, волк, верблюд, кошка, собака, коза и овца также имеют подобных себе морских прародителей. Превращению гусеницы в бабочку в тысячу раз было бы труднее поверить, чем превращению рыбы в птицу, если бы эта метаморфоза не происходила каждодневно у нас на глазах. Не всегда, конечно, превращение, подобное превращению рыбы в птицу, может удасться, но «пусть сто миллионов погибнет, будучи неспособными приспособиться, достаточно, если это удастся двум для того, чтобы произошел (новый) вид».

Аналогичные допущения возможности резких трансформаций встречаются и у многих философов – материалистов XVIII в., также у натуралистов XVIII–начала XIX в. Иногда оно связывалось с представлением о прототипе, который якобы претерпевает трансформацию то в одном, то в другом направлении. В начале XIX в. к мысли о резких трансформациях пришел Э. Жоффруа Сент-Илер на основе своих эмбриологических и тератологических исследований.

Механистический трансформизм глубоко отличен от эволюционной точки зрения, ибо в нем нет подлинного историзма.

3.5.7. Идея самозарождения и ее отношение трансформизму

В XV–XVIII вв. было широко распространено убеждение в возможности самопроизвольного зарождения. Философы Декарт, Ламеттри, Додро, Гольбах, натуралисты и медики ван Гельмонт, Перро, Мариотт, Лицетус, Моргоф, Сильвий, Бюффон, Эразм Дарвин, Нидхэм, Ингенхауз, Гледич, одно время Линней и многие другие выступали в защиту этого взгляда, опираясь зачастую на весьма различные аргументы.

В XVII–XVIII вв. благодаря успехам в изучении низших организмов, оплодотворении и развитии животных, а также наблюдениям и экспериментам Реди, Левенгука, Жобло, Спалланцани, Тереховского и других вера в самопроизвольное зарождение была основательно подорвана.

Однако вплоть до появления в середине XIX в. работ Луи Пастера это учение продолжало находить приверженцев.

Идея самозарождения относится, по существу, к той эпохе, когда господствовали религиозные представления. Те философы и натуралисты, которые не хотели принимать церковного учения о «сотворении», при тогдашнем уровне знаний легко приходили к идее самозарождения. Впрочем

иногда в признании самозарождения выражались и виталистические представления. В той мере, в какой, *в противовес вере в сотворение*, подчеркивалась *мысль о естественном возникновении организмов*, идея самозарождения имела на известном этапе определенное прогрессивное значение. Поэтому против этой идеи часто выступали теологи и теологически настроенные ученые.

3.5.8. Естественное возникновение органической целесообразности

Одним из главных препятствий на пути признания изменчивости животных и растительных форм была в XVII–XVIII вв. телеология, трактовавшая органическую целесообразность как проявление гармонии, изначально установленной Богом. «Призрак извечной целесообразности» стоял на пути эволюционного учения. Особое значение в этих условиях приобретали попытки показать, что органическая целесообразность не создана, а возникла естественным путем в результате браковки дисгармоничных организмов.

С этой точки зрения очень важны выступления французских философматериалистов. Совершенное не является делом одного дня в области природы, точно так же, как и в области искусства, Ламеттри утверждал, что материи пришлось пройти через бесчисленное количество всяких комбинаций, прежде чем она достигла той единственной, из которой могло выйти совершенное животное. Идею изначальной целесообразности резко критиковал Дидро, который писал о «глупости некоторых защитников учения о конечных причинах». Можно ли найти здесь повод для прославления мнимого творца? Если все, что существует в данное время, есть необходимое следствие своего прошлого состояния, то тут не о чем говорить. Если желают из этого сделать чудо творения какого-то бесконечного, мудрого и всемогущего существа, то в этом нет никакого смысла. В «Письме о слепых в назидание зрячим» (1749) Дидро высказал замечательную догадку, восходящую к Эмпедоклу и Лукрецию Кару, о том, что среди первоначальных организмов было множество несовершенных, с течением времени все неудачные комбинации постепенно исчезли и «сохранились лишь те из них, строение которых не заключало в себе серьезного противоречия и которые могли существовать и продолжать свой род».

Аналогичную мысль высказывал и Гольбах, говоря о «чудовищных существах». Эту способность приспособления, эту относительную согласованность мы называем *порядком вселенной*; отсутствие ее мы называем *беспорядком*. Существа, называемые нами *чудовищными*, это те, которые не могут быть в соответствии с общими или частными законами окружающих их существ или тех целых, в которых они находятся; при своем образовании они могут приспособиться к этим законам, но законы эти противились их совершенству, благодаря чему они не могут продолжать существовать. Критика

телеологии содержится и в сочинениях Спинозы. Гете отмечал, что именно Спиноза помог ему разоблачить «нелепые конечные причины».

Антителеологические идеи высказывались рядом натуралистов, например Юнгом, Борелли, Ласепедом. Бюффон, возражая против мысли о конечных причинах, писал, что сторонники этой мысли «принимают результат за причину». В другом месте Бюффон подчеркивал, что «все тела несовершенно организованные, все дефектные виды (*Especies defectueuses*) уничтожаются, и остаются, как они сегодня и сохранились, только формы наиболее мощные, наиболее совершенные как среди животных, так и среди растений». Бюффон придавал значение случайности в образовании органических тел – все происходит так, как на протяжении времени все сочетается.

Следует подчеркнуть, однако, качественное отличие этих представлений от дарвиновского учения о естественном отборе. Учение Дарвина рассматривает отбор как важнейший фактор исторического развития одних форм организмов из других. Упомянутые же представления философов–материалистов как древности, так и XVII–XVIII вв. говорят о своеобразной «массовой сортировке» различных органических форм, порождаемых *одновременно и независимо одна после другой*, а не развивающихся одна из другой. Одни организмы случайно возникают благодаря сочетанию материальных частиц в гармонической форме, другие – в дисгармонической, и эти последние безжалостно бракуются природой. Слова Ламеттри о материи, испытывающей разные комбинации, прежде чем получится «совершенное животное», очень ясно выражают указанную точку зрения. Однако и в такой форме идея браковки играла несомненно положительную роль: она противостояла телеологическим воззрениям и показывала, что телеологическая целесообразность не изначальна и возникла естественным путем.

Итак, к исходу XVIII в. в науке накопился солидный материал, противоречивший господствовавшим представлениям о неизменяемости видов. Было высказано немало замечательных догадок, а порой и верных положений, но они не сложились еще в определенную систему взглядов, не привели еще к учению об эволюции. Мысль об изменчивости видов высказывалась большей частью как одно из возможных предположений, противопоставлявшихся религиозным догмам, а не как стройное обоснованное фактами учение. Для этого не было еще ни достаточно естественно-научного материала, ни той свободы от метафизического взгляда на природу, которая позволила бы непринужденно взглянуть на множество новых фактов. Отсюда гипотетичность и часто внутренняя противоречивость суждений о развитии природы в XVIII в.

3.6. Первая попытка создания концепции эволюции органического мира (Ламарк и его учение)

Первым среди натуралистов и философов, кто не мимоходом, не в связи с обсуждением других вопросов, а специально обратился к изучению проблемы эволюции, стремясь охватить ее во всей возможной тогда широте, был Жан-Батист Ламарк. В этом смысле его концепция по справедливости названа первым в истории целостным учением об эволюции.

Безотносительно к тому, насколько удачной была эта концепция в деталях и целом, она сыграла большую историческую роль. Ламарк впервые превратил проблему эволюции в предмет специального изучения, в особое направление биологических исследований. В этом его непреходящая заслуга.

После появления «Философии зоологии» можно было как угодно относиться к учению Ламарка, но закрывать глаза на существование проблемы эволюции стало уже невозможно.

Каждое крупное открытие в истории науки как бы подводило итог предшествующего развития той или иной области знания и одновременно открывало новый этап в ее изучении.

Возникнув на рубеже XVIII и XIX вв., эволюционная концепция Ламарка явилась завершением поисков тех натуралистов и философов XVIII в. (среди последних, в особенности французских, материалистов XVIII в.), которые пытались осмыслить проблему развития органического мира. И по стилю мышления, и по способу доказательства сочинения Ламарка по вопросам эволюции принадлежат XVIII в. Однако от всего, что писали прежде по вопросам эволюции, они отличались принципиально новой чертой. Проблема эволюции впервые была раскрыта в них как самостоятельная, имеющая исключительное значение для изучения органического мира.

Судьба учения Ламарка оказалась очень сложной. Будучи недостаточно обоснованным, содержащим большое количество чисто умозрительных допущений, признанных восполнить отсутствие фактических доказательств, оно не могло противостоять господствовавшим креационистским представлениям, которые к тому же опирались на огромную силу традиций, влияния церкви и официальной идеологии.

В результате в первые десятилетия XIX в. учение Ламарка не получило признания. Его старались не замечать, редко упоминали о нем.

Прошло полстолетия, и оно как бы вдруг приобрело исключительную популярность. Произошло это благодаря распространению дарвинизма.

Вспышка интереса к учению Ламарка имела два источника. С одной стороны, естественное стремление проследить в истории науки корни новой теории и тем самым подкрепить, поддержать ее, с другой – попытка противопоставить материалистическому объяснению эволюции, которое предложил Ч. Дарвин, иные точки зрения. На этой почве во второй половине XIX в. возник ламаркизм. В дальнейшем под этим именем часто проповедовались или осуждались взгляды, имевшие очень отдаленное отношение к учению

самого Ламарка, а иногда и вовсе чуждые ему по духу идеалистические концепции, такие, например, как психоламаркизм.

3.6.1. Ламарк. Краткие биографические сведения

Ламарк родился в 1744 г. Он принадлежал к старинному, но давно обедневшему роду и был 11-м ребенком в семье. Большинство его предков и по отцу и по матери были военными. В армии служили его отец и старшие братья. Но военная карьера требовала средств, которыми семья не располагала. Ламарк был отдан в иезуитскую школу для подготовки к духовному званию. Здесь он основательно познакомился с философией, логикой, математикой, физикой и древними языками. В 1761 г. он все же вступает в армию, участвует в Семилетней войне и за проявленную отвагу получает офицерский чин. В 1768 г. он выходит в отставку, через некоторое время отправляется в Париж и начинает заниматься на медицинском факультете. Предметом его главного внимания становится ботаника. Однако его первые работы были не ботаническими. В 1776 г. он представляет в Академию наук «Мемуар об основных явлениях в атмосфере». К этому же году относится его работа «Исследования о причинах главнейших физических явлений» (издана в 1794 г.).

Двумя годами позже выходит его монументальный трехтомный труд «Флора Франции». За ними следует сочинение по систематике растений (1785). В 1793 г. Ламарк, которому тогда было уже около 50 лет, становится профессором зоологии. В 1798–1799 гг. выходят в свет его обширные исследования по зоологии беспозвоночных, а в 1801 г. – «Система беспозвоночных животных», составившие важные этапы в развитии этой науки. В 1802 г. появляется «Гидрогеология», в которой он изложил свои представления по общим вопросам геологии, палеонтологии и минералогии. С 1803 г. начинает выходить 15-томная «Естественная история растений», первые два тома которой, посвященные истории и принципам ботаники, принадлежали Ламарку. В 1809 г. выходит «Философия зоологии» (два тома), а в 1815 – 1822 гг. – семитомная «Естественная история беспозвоночных», а в 1820 г. – «Анализ сознательной деятельности человека».

Ламарк с восторгом приветствовал великую французскую буржуазную революцию. Своему труду «Исследования о причинах главнейших физических явлений», вышедшему в 1794 г., т. е. после установления диктатуры якобинцев, он предпослал посвящение революционному народу.

3.6.2. Философские воззрения Ламарка

По своим философским взглядам Ламарк был деистом – он признавал творца как некое активное начало, «первопричину» материи и движения, обусловившую развитие и гармонию мира, существующего и развивающегося затем исключительно по собственным естественным законам на основе строгих причинных связей, без какого-либо вмешательства извне.

Подобные воззрения были связаны с характерным для механистического материализма представлением о пассивности и инертности материи. Материя и движение мыслились в отрыве друг от друга как абсолютно различные сущности, и для «оживления» материи считалось необходимым привнесение в них движение извне. Отсюда обращение представителей механистического материализма к «верховному творцу» как источнику «первого толчка», пустившего в ход «мировую машину». В этом отношении воззрения Ламарка не составили исключения. Однако, допуская первоначальную роль творца, Ламарк с то же время был глубоко убежден, что в природе все совершается на основе строгих причинных зависимостей, составляющих естественные законы самой природы. Как отмечали К. Маркс и Ф. Энгельс, для мыслителей-материалистов деизм был удобным и легким способом отделиться то религии.

3.6.3. Сущность жизни по Ламарку

Ламарк отвергал витализм. Жизнь, по Ламарку, – особое явление, связанное с определенной организацией материи. Причиной – возбудителем жизненных явлений – он считал особые материальные начала, проникающие в организмы из внешней среды и оживляющие их. Он называл их флюидами. Посредством флюидов внешняя среда осуществляет свое воздействие на организмы, вызывая в них различные изменения. Если у низших организмов жизнедеятельность целиком определяется флюидами, то у более сложно организованных животных это действующее начало как бы перенесено природой внутрь организма. Здесь флюиды преобразуются и действуют, так сказать, изнутри.

3.6.4. Представления Ламарка о происхождении жизни

Из этих взглядов Ламарка на сущность жизни с необходимостью вытекала концепция происхождения жизни. Живое в его простейших формах возникло из неживого, утверждал Ламарк. Флюиды, воздействуя на те вещества, которые способны «организовываться», превращают их в первые зачатки жизни. При этом Ламарк полагает, что первичные животные и растения возникли из различных образом организованной материи, что предопределило в дальнейшем и разные пути их эволюционного развития. Закономерно развивающаяся и постепенно усложняющаяся природа должна была производить (и продолжает производить в настоящее время) наиболее простые организмы из материи «неорганизованной».

Таким образом, Ламарк рассчитывал самозарождение как естественный закономерный процесс, являющийся отправной точкой для дальнейшей эволюции органического мира. Вместе с тем он отмечал ошибочность распространения самозарождения на широкий круг организмов и отмечал, что та-

ким путем возникают лишь организмы, которые представляют собой не более чем простые зачатки организации и которые мы с трудом решаемся рассматривать как тела организованные и одаренные жизнью.

3.6.5. Развитие от простого к сложному и градация форм по Ламарку

Первые самозародившиеся организмы дали начало всему многообразию органических форм. По Ламарку, благодаря тому, что природа наделила эти созданные ею тела способностями питаться, расти, размножаться и сохранять каждое приобретенное усовершенствование организации, передавать эти способности всем особям, воспроизводимым органическим путем, – с течением времени и под влиянием беспредельного разнообразия непрерывно изменяющихся обстоятельств последовательно были созданы живые тела всех классов и всех порядков. Так естественным путем возникло все видовое богатство живых обитателей земли.

При изучении и классификации органических форм исследователи невольно пришли к констатации наличия между ними определенных соотношений с точки зрения высоты организации, к мысли о возможности расположить их в едином восходящем ряду от простого к сложному. Во времена Ламарка распространенной схемой, которая должна была отобразить соотношения между различными телами природы, прежде всего между живыми существами, было представление о «лестнице существ» как цепи, охватывающей все тела природы от простейших до самых сложных. На это представление, столь популярное в XVIII в., и опирался Ламарк, разрабатывая учение о градации, которое легло в основу его эволюционной концепции. Однако Ламарк вносит коренное, принципиальное изменение в распространенное представление о «лестнице существ». В противоположность большинству натуралистов и философов XVIII в. (Бонне, Лейбниц и др.), видевших в «лестнице существ» последовательный ряд независимых, неизменных, созданных творцом форм, лишь примыкающих друг к другу, но не связанных единством происхождения, Ламарк видел в градации форм отражение *истории* жизни, реального процесса развития одних форм из других на протяжении бесконечного числа поколений. Развитие от простейших до самых совершенных организмов, согласно Ламарку, и составляет главное содержание истории органического мира, ее ведущую черту.

Ламарк распространил принцип эволюции не только на весь растительный и животный мир, но и на самого человека. Он не сомневался, например, что и человек, которого религиозная догма назвала «венцом творения», развился из каких-то «четвероруких», т. е. обезьян. Ламарк писал, что одна из наиболее совершенных пород четвероруких смогла стать господствующей породой, изменить свои привычки благодаря неограниченной власти, приобретенной ею над другими породами, и усвоенным ею новым потребностям; должна была подвергнуться постепенному изменению своей организации и

обогащаться многочисленными новыми способностями. Между ней и этими породами должны были установиться весьма резкие различия.

Правда, свои смелые рассуждения о происхождении человека Ламарк вынужден был маскировать.

Исторически подходил Ламарк и к высшим проявлениям жизнедеятельности – духовной жизни, психике человека. Он считал психическую деятельность продуктом длительного, исторического развития, связывал ее с эволюцией нервной системы и ее высшего отдела – головного мозга.

Предвидя возражения сторонников постоянства видов, Ламарк подчеркнул необходимость учета фактора времени. Если обычно не удастся заметить изменений в природе, то это зависит лишь от краткости человеческой жизни, которая делает невозможным непосредственное наблюдение этих изменений, совершающихся чрезвычайно медленно.

Следуя распространенной традиции и руководствуясь соображениями практического удобства, Ламарк в «Философии зоологии» сначала дал описание ряда животных форм в порядке «деградации», т. е. от высших до самых низших. Переходя далее к естественному распределению животных и выделяя шесть последовательных ступеней усложнения организации, Ламарк разъясняет, что естественным порядком распределения следует считать такой, который будет согласен «с порядком самой природы», т. е. с ее эволюцией от «несовершеннейших и простейших животных» до «наиболее совершенных». В соответствии с традициями и методами натуралистов XVIII в. он судил о степени совершенства животных по их близости к организации человека высших млекопитающих, которых считал эталоном наиболее совершенной организации. Все остальные формы он располагал по ступеням близости к высшим млекопитающим. Приняв принцип градации, Ламарк обнаружил, однако, что процесс ступенчатого повышения организации может быть прослежен лишь при сопоставлении крупных систематических подразделений – типов и классов. Внутри классов правильной градации нет, она нарушена наличием частных приспособительных признаков, связанных с адаптацией к разнообразным внешним условиям.

Впоследствии Ламарк пришел к мысли, что соотношение между организмами нельзя выразить в форме единого прямого ряда. Он разветвляет кое-где схему восходящего ряда живых существ; она разбивается и начинает приближаться к родословному дереву. Однако он продолжал считать градацию отображением основной тенденции развития природы и где только возможно располагал формы животных и растений в иерархическом порядке. Описывая различные классы животных, Ламарк отмечал наличие переходов между ними. Стремясь во что бы то ни стало обнаружить переходные формы между всеми звеньями своей «лестницы существ», он часто допускал серьезные ошибки в связи со слабым развитием в то время сравнительной анатомии. Так, отметив отсутствие «переходной формы» между птицами и млекопитающими, Ламарк все же утверждал, что такие формы должны существовать, и подобными формами склонен был считать утконоса и ехидну. Чере-

пахи фигурируют у Ламарка в качестве перехода от рептилий к птицам, змеи и угри связывают рептилий с рыбами и т. п.

Заключение о том, что между всеми видами имеются плавные, незаметные переходы и надо отыскать их среди множества существующих форм, по мысли Ламарка, должно было служить убедительным аргументом в пользу его концепции эволюции органического мира. Он обосновывал ее прежде всего наличием разновидностей, занимающих промежуточное положение между двумя видами и затрудняющих установление между ними четких границ, трудностями диагностики близких видов и наличием в природе множества «сомнительных видов», сведениями о превращении одних видовых форм в другие при переходе в иные экологические или географические условия. В качестве классического примера, иллюстрирующего последнее положение, Ламарк приводил превращение лютика *Ranunculus aquaticus* в *R. hederae* при его попадании на более сухие места. В изменчивости видов его убеждали также факты гибридизации, особенно межвидовой. Наконец, об этом же свидетельствует, по его мнению, изменчивость животных при одомашнении и растений при введении в культуру.

3.6.6. Отрицание реальности видов

Однако из правильного вывода об эволюции видов Ламарк сделал логически как бы вытекающее из него, но на самом деле не соответствующее действительности заключение, что поскольку виды изменчивы, текучи, то реальных границ между ними в природе нет. Прийти к такому заключению было для него тем более естественно, что он, как было сказано, исходил из принятого, хотя и в преобразованном виде представления о «лестнице существ». Это заключение, облегчавшее ему доказательство эволюции видов, привело его к отрицанию реальности видов.

Природа, по его мнению, представляет собой непрерывную цепь изменяющихся индивидуумов, а систематики искусственно, ради удобства классификации разбивают эту цепь на отдельные систематические группы. Представление Ламарка о текучести видов, об их превращении друг в друга стояло в логической связи с его трактовкой развития как процесса, не знающего перерывов и скачков. В полном соответствии с таким пониманием эволюции Ламарк отрицал естественное вымирание видов.

Таким образом, обоснованное отрицание постоянства видовых форм слилось в сознании Ламарка с отрицанием их реальности.

3.6.7. Причины развития живой природы по Ламарку

Главной причиной развития от низших форм к высшим – процесса градации, по мнению Ламарка, является присущее живой природе постоянное стремление к усложнению и совершенствованию организации. Следуя дей-

стическим представлениям многих естествоиспытателей и философов XVIII в., Ламарк полагал, что градация живых существ выражает собой общий порядок природы, «насажденной верховным творцом всего сущего». Тенденция к осуществлению этого общего порядка естественно заложена в каждом индивидууме в виде врожденной способности к усложнению и совершенствованию организации. Ламарк писал о градации живых существ как о «явном результате тенденции органического движения» или следствии «самого процесса жизни». Он утверждал, что природа «имела цель достичь такого плана организации, который допускал бы наивысшую степень совершенства». Таким образом, процесс градации, по Ламарку, автономен по отношению к воздействию среды и может лишь нарушаться им, но не определяется этим воздействием. Подобные представления имеют, несомненно, идеалистическую и телеологическую окраску.

В трудах Ламарка можно встретить и иную трактовку причин градации, свидетельствующую о его попытках дать материалистическое (хотя и механистическое) решение этого вопроса. Так, он говорил о «нарастающем влиянии движения флюидов» как причине усложнения организмов и восклицал: «Кто не увидит, что именно в этом проявляется исторический ход развития явлений организации, наблюдаемых у рассматриваемых животных, кто не увидит его в этом возрастающем усложнении в их общем ряде при переходе от более простого к более сложному». Подобное объяснение имеет тем не менее в общей эволюционной концепции Ламарка подчиненное значение.

Вторым фактором развития, определяющим приспособительную дифференцировку видов и нарушающим правильность градации, Ламарк считал влияние на организмы различных внешних условий, или, как он часто называл их, «обстоятельств». Именно внешней средой определяется состояние видов: пока она не изменилась, виды постоянны; как только она стала иной, виды также меняются.

В зависимости от организации живых существ Ламарк различал две формы приспособительной изменчивости видов под влиянием внешних условий. Растения и низшие животные изменяются, по его представлению, под непосредственным воздействием среды, которая способна вылепить из организма, как из куска мягкой бесструктурной глины, нужную форму. Изменение среды в этом случае приводит непосредственно к изменению видов. Что касается изменения высших животных, то по мнению Ламарка, внешние условия действуют на них косвенным образом, а их эволюционные преобразования совершаются следующим образом: сколько-нибудь значительная перемена во внешних условиях приводит к изменению потребностей обитающих в данной местности животных; изменение потребностей влечет за собой изменение привычек, направленных на удовлетворение этих потребностей; изменение привычек имеет следствием усиленное употребление или неупотребление тех или иных органов; у всякого животного, не достигшего предела своего развития, более частое и более длительное употребление какого-нибудь органа вызывает его усиленное развитие, а неупотребление – постепенное ослабление и исчезновение. Изменения, приобретенные в результате

употребления или неупотребления, передаются по наследству, и потомство изменившегося животного продолжает развиваться дальше в том же направлении. В результате этого процесса один вид мало-помалу превращается в другой. Эти два последних положения – о значении упражнения и неупражнения органов и о передаче по наследству приобретенных изменений – Ламарк назвал законами.

Первый закон Ламарк иллюстрировал многочисленными примерами. Жирафы приобрели длинную шею вследствие того, что в местах, где они водились, почва почти всегда была сухой и лишенной травы. Поэтому они были вынуждены питаться листьями деревьев, для чего были необходимы постоянные усилия, чтобы дотянуться до них. Это привычка привела к тому, что шея все более вытягивалась.

У водоплавающих птиц плавательные перепонки образовались благодаря привычке раздвигать пальцы.

У слепыша, например, глаза почти полностью редуцированы вследствие того, что его предки жили в темноте. В этих условиях глаза для них были совершенно излишни и от неупотребления постепенно уменьшались. Формам тела змеи возникла в силу того, что эти животные усвоили привычку ползать по земле и прятаться в траве. Тело их вследствие постоянно повторяющихся усилий вытянулось, чтобы пройти через узкие проходы, приобрело значительную длину, совершенно не соответствующую его толщине, ноги становились ненужными и атрофировались. Приведенные примеры возможных, с точки зрения Ламарка, изменений под влиянием употребления или неупотребления органов сконструированы им по аналогии с известными из обыденной жизни фактами увеличения и усиления мышц под влиянием упражнений и атрофии вследствие неупотребления. Большинство приведенных примеров не допускает, впрочем, подобной аналогии. Положение о наследовании результатов употребления или неупотребления органов, очевидно, казалось Ламарку настолько бесспорным, что он не видел необходимости приводить какие-либо доказательства его реальности.

Ламарк ставил вопрос об отношении второго фактора эволюции – действия внешних условий к первому фактору – стремлению природы к усложнению, но отвечал на него не всегда однозначно. Если внимательно проанализировать его труды, то становится очевидным, что он искал пути к тому, чтобы соединить оба фактора эволюции. Особенно ясно это выражено в «Естественной истории беспозвоночных». В уме Ламарка все более сливались «стремление природы к усложнению» и «видоизменяющее действие среды». Среда (действующая через флюиды) постепенно перестает трактоваться как сила, нарушающая «прямолинейность градации» и вызывающая небольшие отклонения, и становится важным фактором, определяющим все направления эволюционного процесса.

Итак, Ламарк, в отличие от своих предшественников, не ограничивался отдельными высказываниями об изменчивости видов, а впервые построил целостную эволюционную концепцию. В этом его величайшая заслуга. Од-

нако убедительно обосновать эволюционное учение Ламарку не удалось. Для этого не было еще достаточно фактического материала.

Большой заслугой Ламарка было то, что он подчеркнул неразрывную связь организмов со средой, правильно рассматривал влияние на организмы окружающей среды как мощнейший импульс к развитию органического мира. Однако Ламарк принял такую основную черту органического мира как целесообразность в строении и функциях организмов за нечто данное, изначальное. Для Ламарка гармония в природе есть нечто первичное, вытекающее из законов, установленных «верховой первопричиной».

Остается в силе утверждение К. А. Тимирязева, что по отношению к самому важному вопросу, по отношению к объяснению целесообразности организмов Ламарк не дал никакого ответа. Тем не менее его попытка доказать эволюцию органического мира имела огромное историческое значение.

3.7. Основные черты учения Ч. Дарвина

3.7.1. Зарождение эволюционной идеи Ч. Дарвина

Годы учения. Путешествие на «Бигле»

Сын известного английского врача, Ч. Дарвин ([рис. 3.1](#)) по стопам своего отца поступил на медицинский факультет Эдинбургского университета, но не нашел там того, что соответствовало его интересам. Еще меньше содействовало его умственному развитию пребывание на богословском факультете Кембриджского университета. Однако студенческие годы для Дарвина не пропали даром благодаря дружбе с ботаником Генсло и геологом Седжвиком. Ботанические экскурсии с Генсло, а также занятия геологией и энтомологией (особенно собирание жуков) были для Дарвина формой изучения естественной истории и развивали его наблюдательность. Интерес к малоисследованному тогда тропическому миру и стремление к путешествиям были вскоре удовлетворены участием в качестве натуралиста в кругосветной экспедиции на корабле «Бигль». Во время этого путешествия, которое продолжалось без малого пять лет, Дарвин посетил Южную Америку, Австралию и некоторые острова Атлантического и Тихого океанов. Путешествие на «Бигле» писал впоследствии Дарвин, было самым значительным событием его жизни, определившим весь дальнейший жизненный путь.



Рис. 3.1. Чарльз Дарвин (1809–1882)

Основное внимание Дарвина во время экспедиции привлекали вопросы геологии и палеонтологии, а также наблюдения над животными и собирание зоологических коллекций. Из записей, которые Дарвин делал во время путешествия, выросла книга «Дневник изысканий по естественной истории и геологии стран, посещенных во время кругосветного плавания корабля ее величества «Бигль» под командой капитана королевского флота Фиц-Роя». В первый раз она была опубликована в 1839 г. в составе отчета капитанов Филиппа Кинга и Роберта Фиц-Роя о путешествиях судов «Адвенчер» и «Бигль». Это официальное издание, носящее заглавие «Отчет о путешествиях кораблей его величества «Адвенчер» и «Бигль», содержащий описание производившегося ими в 1826–1836 годах обследования южных берегов Южной Америки и плавания «Бигля» вокруг света», состоит из четырех томов. Очевидно, третий том этого издания, содержавший работу Дарвина, сразу же заинтересовал более широкие круги читателей: в том же 1839 г. издатель «Отчета» выпустил его отдельным оттиском.

Собранные в путешествии фактические данные послужили материалом для обстоятельных геологических и зоологических работ Дарвина.

Написание основного труда Дарвина об эволюции

Однако главное состояло в том, что сделанные наблюдения натолкнули Дарвина на мысль о естественных законах, которые лежат в основе превращения видов. Первые заметки на эту тему были сделаны в записной книжке в 1837 г. С тех пор Дарвин неустанно собирал относящиеся к этому вопросу данные и всесторонне обдумывал идеи, которые в дальнейшем легли в основу его теории. В 1842 и 1844 г. Дарвин сделал первые наброски этой теории, но не спешил с ее опубликованием, тем более что у него много времени отнимали специальные геологические и зоологические работы. Вопросами эволюции Дарвин смог вплотную заняться только в 1854 г. В 1856 г. он приступил, по совету Лайеля, к написанию обширного труда, который ему, однако, не пришлось завершить в первоначально намеченном объеме.

В 1858 г. молодой английский натуралист А. Уоллес, работавший на островах Малайского архипелага, прислал Дарвину свою статью «О стремлении разновидностей к неограниченному уклонению от первоначального типа», в которой излагались взгляды, весьма близкие к представлениям Дарвина. Друзья Дарвина Лайель и Гукер, зная, что Дарвин значительно раньше и на основе гораздо более обширного материала пришел к тем же выводам, что и Уоллес, преодолели сопротивление Дарвина и убедили его напечатать вместе со статьей Уоллеса свою, хотя бы краткую, заметку. Обе эти статьи появились в том же году в одном выпуске «Журнала заседаний Линнеевского общества» и, по словам Дарвина, привлекли очень мало внимания.

Побуждаемый настойчивыми советами друзей, Дарвин год спустя подготовил к печати и выпустил книгу, которую он сам назвал главным трудом своей жизни, – «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь».

Первое издание этого труда, вышедшее в ноябре 1859 г., было раскуплено в один день. В последующие годы книга неоднократно переиздавалась, была переведена на большинство европейских языков. Впервые за пределами Англии «Происхождение видов» было издано в Германии в переводе гейдельбергского зоолога Г. Бронна в 1860 г. Вторым по времени был русский перевод профессора Московского университета С. А. Рачинского, вышедший в 1864 г., а вторым изданием – в 1865 г.

Обычно считают, что новая идея только в том случае быстро становится общим достоянием, если ее восприятие подготовлено предшествующим развитием науки. Так нередко говорили и о книге Дарвина. Однако он сам свидетельствовал, что в отношении эволюционной теории дело обстояло иначе. Иногда высказывалось мнение, что успех «Происхождения видов» доказывал: «идея носилась в воздухе» и «умы людей были к ней подготовлены». «Я не думаю, чтобы это было вполне верно, ибо я не раз осторожно нащупывал мнение немалого числа натуралистов, и мне никогда не пришлось встретить ни одного, который казался бы сомневающимся в постоянстве видов. Даже Лайель и Гукер, хотя и с интересом выслушивавшие меня, никогда, по-видимому, не соглашались со мною. Один или два раза я пытался объяснить способным людям, что я понимаю под Естественным Отбором, но

попытки мои были удивительно безуспешны». Эти соображения Дарвина относятся к периоду, непосредственно следующему за выходом в свет его труда, однако уже вскоре убедительность аргументов и стройность теории Дарвина обеспечили ей широкое признание.

Развитие эволюционной идеи в трудах Ч. Дарвина 1868 и 1871 г.

В 1868 г. вышла книга Дарвина «Изменение домашних животных и культурных растений», а в 1871 г. – «Происхождение человека и половой отбор». Эти сочинения представляют существенное дополнение к «Происхождению видов». Последнее из них в еще большей степени, чем первое, противоречило традиционным взглядам, опирающимся на религиозные догматы. «Как только я пришел к убеждению в 1837 или 1838 г., – писал Дарвин, – что виды представляют собой продукт изменения, я не мог уклониться от мысли, что и человек должен был произойти в силу того же закона». Не располагая достаточными доказательствами животного происхождения человека, Дарвин не спешил с опубликованием этих соображений, коснувшись их в «Происхождении видов» одной фразой – «чтобы, ни один добросовестный человек не мог обвинить меня в том, что я скрываю свои взгляды».

3.7.2. Содержание теории эволюции Ч. Дарвина

Эволюционное учение Дарвина включает, во-первых, совокупность доводов в пользу утверждения, что историческое развитие органического мира действительно имеет место, во-вторых, положения о движущих силах эволюции и, в-третьих, представления о путях эволюционных преобразований.

Доказательства эволюции

Конкретные факты, служащие доказательством эволюции, Дарвин черпал из самых различных областей биологии. Наиболее убедительные, прямые свидетельства в пользу эволюции доставляет палеонтология. Обнаружение в более древних слоях Земли организмов, сильно отличающихся от современных, и постепенное увеличение сходства ископаемых форм с ныне живущими по мере приближения к недавно образовавшимся земным слоям позволяют составить представление о последовательности эволюционных изменений. Палеонтологические находки являются, по выражению Дарвина, летописью эволюционного процесса.

Сопоставление признаков строения взрослых особей ныне живущих организмов, относящихся к разным систематическим группам, и сравнение их зародышей показывают наличие признаков сходства между, казалось бы, весьма далекими по строению формами, что может быть объяснено только родством, т. е. единством происхождения. Закономерности распределения живых существ на суше и в воде и явная зависимость организации животных и растений от условий обитания также говорят в пользу эволюционных изменений органического мира. Дарвин обратил внимание на то, что животное и растительное население островов, давно отделившихся от материка,

сходно с материковым населением. Это говорит об общности происхождения, но в то же время характеризуется своими специфическими особенностями, появление которых объясняется тем, что эволюция на островах и материке протекала в разных направлениях в зависимости от неодинаковых условий существования.

Определенная и неопределенная изменчивость

Движущими силами эволюции Дарвин считал изменчивость, наследственность и естественный отбор. Возможность эволюции зависит от присущей всем живым существам способности изменяться в различных направлениях при условии, если возникающие изменения оказываются наследственными. Из числа измененных особей выживают только те, которые оказались более приспособленными к условиям существования.

Среди наследственных изменений, которые одни только и могут служить материалом для эволюции, Дарвин различал определенные и неопределенные. Определенные изменения, по мысли Дарвина, могут возникать у целой совокупности особей одного и того же вида при перемене внешних условий (климат, пища и т. п.), причем эти изменения совершаются в одном определенном направлении. Неопределенными изменениями Дарвин называл изменения, происходящие в самых различных направлениях. Измененные особи могут при этом мало отличаться от исходных, но зато многообразие потомства оказывается очень значительным. В этом случае установить зависимость характера изменений от воздействия тех или иных конкретных условий окружающей среды практически невозможно.

Ламарк и Жоффруа Сент-Илер отождествляли эволюционный процесс с изменчивостью; с их точки зрения, источником эволюционных преобразований является определенная (по терминологии Дарвина) изменчивость, сразу создающая полезные, приспособительные признаки. Дарвин, наоборот, считал, что в процессе эволюции важнейшую роль играют именно неопределенные изменения, которые могут быть полезными, или безразличными, или вредными. Направление эволюционного процесса, по Дарвину, определяется не характером изменений, а естественным отбором.

Эта часть теории Дарвина, утверждавшая преимущественное значение для эволюции неопределенных, случайных изменений, является одним из краеугольных камней его эволюционной концепции. Своим учением о неопределенной изменчивости как основном материале для эволюционных преобразований Дарвин изгнал из эволюционной идеи телеологические представления, отказавшись от взгляда на эволюцию как на процесс, якобы обнаруживающий присущую организмам способность изменяться целеустремленно, в соответствии с потребностями.

Большинство предшественников и современников Дарвина из числа придерживавшихся эволюционных взглядов считало, что наследственные изменения возникают под непосредственным влиянием воздействия окружающей среды и в соответствии с характером этих воздействий. Дарвин до конца жизни не освободился от груза господствовавших в его время представлений если и не об обязательности, то, во всяком случае, о реальной возможности

наследования приобретенных изменений. Для аргументации этой возможности Дарвин, подобно Ламарку, пользовался применявшимся еще в античную эпоху логическим приемом, который может быть условно назван методом непротиворечащих примеров, когда в качестве «доказательств» принимался перечень явлений, объяснением которых может служить некоторое, единое для всех них априорное допущение. Чем больше таких явлений удавалось отыскать тому или иному автору, тем большее удовлетворение он испытывал от такой мыслительной операции, тем более убедительным он считал свое «доказательство». Во времена Дарвина еще не пришло время убедительного решения проблемы экспериментальным путем, т. е. тем единственным методом, которым она вообще может быть разрешена,

В «Очерке 1844 г.», наброске будущего «Происхождения видов», Дарвин предположительно говорил о возможности наследования результатов упражнения или неупражнения органов и высказывал сомнения в наследуемости изменений, вызванных действием климата и пищи и особенно механических повреждений. В последующих изданиях «Происхождения видов» и в книге «Изменения домашних животных и культурных растений» он не раз возвращался к этому вопросу и то допускал наличие прямого приспособления, то выражал сомнения в его возможности. Очень выразительны сомнения Дарвина, когда он колебался между допущением унаследования результатов упражнения и возможностью объяснить то же явление деятельностью естественного отбора. «Когда мы узнаем, что у младенцев задолго до их рождения кожа на ладонях и на подошвах бывает толще, чем на всех прочих частях тела, – ...мы, естественно, склонны приписать это явление унаследованию последствий продолжительного употребления или давления. Соблазнительно распространить тот же взгляд даже на копыта млекопитающих; но кто возьмется решить, до какого предела естественный отбор мог содействовать образованию структур, столь очевидно важных для животного?». Во многих случаях (изменения черепа у рогатого скота ниата и у бульдога, срастание пальцев у однокопытных свиней, развитие хохла и вздутого черепа у польских кур и зоба у голубя-дутьша) Дарвин решительно сомневается, можно ли эти изменения приписать определенному действию внешних условий. Степень изменений, которым подверглись животные и растения в домашнем состоянии, не соответствует степени, в какой они подвергались действию изменения условий. Голубь изменился в Европе, пожалуй, больше всякой другой птицы; а между тем, это местный вид, и он не подвергался влиянию никаких необычайных перемен в условиях. Мы приходим к глубокому убеждению, что природа вариаций лишь в слабой степени зависит от условий и гораздо более зависит от наследственной природы или конституции.

Дарвин не ставил задачей выяснить непосредственные причины отдельных неопределенных изменений. В конечном счете, этими причинами, как он считал, являются воздействия окружающей среды, но направление возникающих изменений не обязательно должно зависеть от характера внешних воздействий. Ясно видно, что природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой

самого организма; быть может, она имеет не большее значение, чем имеет природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении свойства (вспыхивающего) пламени. Приводя в другом месте то же сравнение, Дарвин заметил, что «характер пламени зависит от горючего материала, а не от искры».

Перечислив довольно много примеров, которые могут быть предположительно отнесены к категории унаследования результатов непосредственного влияния внешних условий, Дарвин высказал в форме вопроса следующее глубокое соображение: «Как мы можем объяснить наследственные эффекты упражнения или неупражнения органов? ...Каким образом употребление или неупотребление какой-нибудь определенной части тела или мозга может так влиять на маленькую группу воспроизводящих клеток, расположенных в отдаленной части тела, что существо, развивающееся из этих клеток, унаследует признаки одного или обоих родителей?». На этот вопрос действительно мыслим один из двух ответов: или следует признать, что такое отдаленное влияние телесных клеток на половые с адекватным изменением последних невозможно, или, допустив возможность такого влияния, попытаться дать подобному воздействию хотя бы гипотетическое объяснение. Дать первый отрицательный ответ Дарвин не решился: слишком широко было распространено убеждение в наследуемости приобретенных изменений. Оставался второй путь, и Дарвин пошел по нему, предложив «временную», как он сам ее назвал, «гипотезу пангенезиса».

Эта гипотеза была построена на тех соображениях, которые за 2300 лет перед тем высказал Гиппократ. В число своих предшественников Дарвин с некоторыми оговорками включил Рея, Бюффона, Бонне, Спенсера и Мантегачцу. Впрочем, представления Дарвина особенно близки взглядам Мопертюи. Гипотеза пангенезиса покоится на допущении существования субмикроскопических зародышей – геммул, способных перемещаться по циркуляторным системам из всех частей тела в половые клетки. Геммулы, собирающиеся в половых клетках, передают в них те изменения, которые возникают в разных частях тела, так что потомки, развившиеся из этих половых клеток, получают соответственно измененные признаки. Позднее Дарвин, как писал К. А. Тимирязев, который с самого начала, несмотря на весь свой пиетет к Дарвину, отнесся к гипотезе пангенезиса резко отрицательно, «сам произнес над ней такой строгий приговор: «It is all rubbish to have speculated as I have done».

О своих колебаниях в оценке относительного значения естественного отбора и прямого приспособления Дарвин говорил сам. Первоначально он обращал внимание на эволюционное значение только отдельных признаков строения животных и растений, но выражал уверенность, что в дальнейшем будет доказана полезность и тех образований, приспособительное значение которых пока оставалось невыясненным. Уступки, которые он первоначально сделал сторонникам прямого приспособления, Дарвин считал временными, так как полагал, что в дальнейшем круг явлений, которые получают объяснение не с точки зрения наследования приобретенных изменений, а на осно-

ве принципа естественного отбора, должен неуклонно расширяться. При всем том Дарвин неоднократно, особенно в последние годы жизни, возвращался к мысли о том, что он, быть может, недостаточно отмечал значение для эволюции тех воздействий, которые организмы испытывают под влиянием окружающей среды.

Эти размышления в первую очередь относились к вопросу о причинах наследственных изменений, служащих материалом для естественного отбора.

Искусственный отбор

Уделяя наибольшее внимание неопределенным изменениям, Дарвин тем самым брал на себя обязанность объяснить факт закономерных преобразований живых существ в процессе эволюции, факт изумительной приспособленности организмов к условиям их существования. Решение этого кардинального вопроса эволюционной теории, который эволюционисты додарвиновского периода даже не ставили, было облегчено успехами практики растениеводства и животноводства, владеющей методом произвольного изменения культурных растений и домашних животных. Этот метод в области разведения растений и животных Дарвин назвал искусственным отбором.

Отмечая у домашних животных и культурных растений наличие признаков, отвечающих хозяйственным потребностям или эстетическим склонностям человека, Дарвин обратил внимание на то, что эти признаки только в редких случаях могли возникнуть внезапно. Как писал Дарвин, в этом надо видеть больше, чем одну только изменчивость. Мы не можем допустить, чтобы все породы возникли внезапно столь же совершенными и полезными, какими мы их видим теперь. Ключ к объяснению заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора.

Среди многообразных признаков, имеющих у культурных растений и домашних животных, человек отбирает те, которые считает для себя нужными. Одновременно с отбором производителей, обладающих в наиболее выраженной форме тем свойством, которое хотят усилить в новой породе, человек уничтожает весь остальной приплод, в котором эти свойства недостаточно выражены. Чем жестче производится такая браковка, т. е. чем более строгие требования предъявляются к оставляемым для размножения производителям, тем эффективнее будет результат отбора. Скрещивая между собой особи, обладающие намеченными к воспроизведению и усилению свойствами, получают формы, у которых из поколения в поколение желательный признак выражен все более резко. Так были созданы разнообразные породы кур, от карликовых куропёрых себрайтов до японской породы, петухи которой имеют хвост длиной более 2 м; множество яйценокских и мясных пород; удивительные по расцветке, форме головы, клюва и ног породы голубей; разнообразные породы собак, от громадных догов до крошечных болонок; разные породы рогатого скота – молочная, мясная и рабочая; различные породы овец, свиней и т. д. Аналогичным образом человек создал великое многообразие сортов сельскохозяйственных и декоративных растений.

Борьба за существование

Сложнее обстоит как будто бы дело с эволюционным процессом в естественном состоянии. Каким образом достигли такого совершенства эти изумительные приспособления одной части организма к другой и к условиям жизни или одного организма к другому? Мы видим эти прекрасные взаимные приспособления особенно ясно в организации омелы и дятла и только несколько менее очевидно в жалком паразите, прицепившемся к шерсти четвероногого или перьям птицы, в строении жука, ныряющего под воду, в летучке семени, подхватываемой дуновением ветерка; словом, мы видим эти прекрасные приспособления всюду и в любой части органического мира.

Что же является источником целесообразной организации и жизнедеятельности живых существ? Как представить себе возникновение и закрепление новых форм, сохраняющихся в данных условиях существования и дающих начало новым разновидностям, а затем новым видам и более крупным систематическим подразделениям? Ответом на эти вопросы служит учение Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе.

Мнимое мальтузианство Ч. Дарвина

О «борьбе всевозможных существ, притязающих на существование», почти за 150 лет до Дарвина говорил Лейбниц, о «борьбе всех против всех» писал Локк. Дарвин с присущей ему скромностью отметил, что идеей борьбы за существование, вытекающей из фактов интенсивного размножения, он обязан Мальтусу, книгу которого «О народонаселении» он прочел в 1838 г. Мальтус утверждал, что размножение людей идет в геометрической прогрессии, а прирост средств к существованию – в арифметической, так что благосостояние населения непрерывно уменьшается. Маркс и Энгельс писали, что реакционное учение Мальтуса пытается снять с буржуазии ответственность за прогрессирующее обнищание эксплуатируемых классов и возлагает ответственность за это обнищание на самих трудящихся, которые «неразумно размножаются».

Именно Дарвин, как отметил К. Маркс, по существу, опроверг утверждение Мальтуса, показав, что размножение растений и животных, служащих для удовлетворения потребностей человека в пище и одежде, происходит не в арифметической, а в геометрической прогрессии. От устройства человеческого общества зависит, чтобы прогрессия умножения средств к существованию была не ниже, а выше прогрессии размножения самого человека.

О преемственности идей Мальтуса и Дарвина можно было бы не говорить, если бы сам Дарвин не упомянул об этой мнимой преемственности. Знакомство с недавно опубликованными записными книжками Дарвина позволяет с полной уверенностью утверждать, что Дарвин пришел к мысли о борьбе за существование как основе естественного отбора независимо от Мальтуса и высказал ее до прочтения книги последнего. При этом идею борьбы за существование, неправильно примененную Мальтусом к человеческому обществу, Дарвин применил именно в той области, где она действительно играет роль, а именно: в области эволюции животного и растительного мира.

Формы борьбы за существование

Дарвин употреблял понятие борьбы за существование в весьма широком смысле и пользовался им как метафорой, «включая сюда зависимость одного живого существа от другого» и от неорганической среды.

Борьба с силами окружающей неживой природы сводится к тому, что если при очень резких изменениях этих условий (наводнения, засухи, морозы) могут погибнуть все особи какого-либо вида в данной местности, то при изменении условий, не носящем такого катастрофического характера, гибнут только те особи, которые недостаточно приспособлены к подобным изменениям внешних условий, и выживают наиболее приспособленные.

Борьба за жизнь между организмами может иметь характер подлинной борьбы или же разного рода конкуренции. Борьба в форме активного уничтожения проявляется прежде всего при межвидовых отношениях, когда одни организмы поедают или уничтожают других. Таковы взаимоотношения между травоядными животными и растениями, между хищниками и их жертвами, между паразитами и их хозяевами. Результатом межвидовой борьбы может быть или полное истребление одного вида другим, или гибель наиболее слабых, менее защищенных от истребления особей, т. е. наименее приспособленных к жизни по соседству с опасными для их жизни видами. Межвидовая борьба выливается также в форму конкуренции за свет и влагу (у растений), за пастбища и места охоты (у животных). Одним из факторов межвидовой борьбы является различие в интенсивности размножения, которая может быть весьма мощным приспособительным признаком. Многие рыбы откладывают сотни тысяч и миллионы икринок, из которых далеко не все дают начало малькам, а из последних до взрослого состояния доживает совсем ничтожный процент. Дарвин показал, что и у медленно размножающихся организмов их численность ограничивается борьбой за существование. Если принять (с приуменьшением), что каждый слон дает за свою жизнь 6 детенышей, то через 750 лет потомство одной пары слонов составило бы 10 млн особей; на самом деле численность слонов на Земле очень невелика.

Формы зависимости между различными организмами могут быть очень сложными. Дарвин, в частности, привел пример зависимости урожая клевера от количества кошек в данной местности. Цветки клевера опыляются шмелями. Численность шмелей зависит от численности полевых мышей, разоряющих шмелиные гнезда. Мышей поедают кошки, почему вблизи жилья человека, где есть кошки, шмелей гораздо больше, видимо, за счет истребления мышей. Другими словами, чем больше кошек, тем меньше мышей, тем больше шмелей, тем выше урожай клевера.

Несомненно, что на самом деле отношения между названными организмами еще сложнее: с одной стороны, число звеньев цепи должно быть увеличено, а с другой – надо иметь в виду, что каждое звено цепи находится в тех или иных отношениях борьбы, конкуренции или содружества с другими организмами.

Внутривидовая борьба сводится преимущественно к конкуренции между особями одного и того же вида за пищу, свет и другие условия, необходи-

мые для существования. Сюда же относится и борьба за самку у некоторых видов животных, иногда приводящая к гибели части конкурирующих самцов. Борьба, или конкуренция, между организмами, принадлежащими к одному виду, носит, по Дарвину, даже более ожесточенный характер, чем межвидовая борьба, так как они обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище и подвергаются одинаковым опасностям. Для поддержания в постоянном отношении смеси даже таких близких между собою разновидностей, как душистый горошек различных колеров, необходимо собирать семена отдельно и смешивать их в надлежащей пропорции, иначе количество слабых разновидностей будет постепенно уменьшаться, и, наконец, они совершенно исчезнут.

Естественный отбор

Неизбежным следствием борьбы за существование является естественный отбор. В борьбе за жизнь выживают те особи, которые обладают какими-нибудь, подчас весьма незначительными, преимуществами, более отчетливо выраженными приспособительными признаками. Внешний мир по отношению к живым существам представляет собой сложную совокупность разнообразных и нередко изменяющихся условий, так что для приспособления к ним необходимо широкое многообразие в строении и жизненных проявлениях. Всякое, сколько-нибудь полезное изменение организации повышает для его обладателя вероятность выжить и оставить потомство, которое также воспользуется возникшим преимуществом, если полезный признак окажется наследственным. В то же время хоть сколько-нибудь неблагоприятное отклонение понижает шансы на выживание.

Целесообразность организации относительна: то, что было целесообразным при данной совокупности условий, окажется нецелесообразным, если условия среды изменятся, и наоборот, признак, ранее нецелесообразный или безразличный, сделается целесообразным, приспособительным при соответствующем изменении условий обитания. «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных, – писал Дарвин, – я назвал Естественным отбором, или Переживанием наиболее приспособленных». Существенной особенностью естественного отбора, по Дарвину, является то, что он никогда не приводит к образованию признаков, полезных другому виду. Дарвин оспаривал мнение натуралистов, считавших, что кожные кольца на хвосте гремучей змеи, производящие характерный шум, вредны ей, так как предупреждают добычу змеи о ее приближении. Гораздо вероятнее, по мнению Дарвина, мысль, что хвостовые кольца гремучей змеи, капюшон и рисунок на нем очковой змеи относятся к категории пугающих приспособлений, заставляющих жертву столбенеть от страха и отпугивающих тех животных, которые являются врагами этих змей.

Во времена Дарвина еще не было прямых доказательств выживания наиболее приспособленных особей вида. Сознывая это, Дарвин предоставил доказательство своей плодотворной идеи будущим исследователям. Для того чтобы выяснить действие естественного отбора, как он его понимал, он просил разрешения представить один-два воображаемых примера. Среди приве-

денных Дарвином недоказанных непосредственным опытом, но весьма правдоподобных примеров естественного отбора имеется, в частности, следующий. Сладкий сок, выделяемый некоторыми растениями, привлекает питающихся этим соком насекомых. Для растений было бы очень полезно, если бы этот сок (нектар) вырабатывался внутри цветков с тем, чтобы насекомые, добывая нектар, переносили с цветка на цветок пыльцу и способствовали опылению. Естественно, что растения, у которых возник этот признак (наличие нектара в цветках), окажутся в более благоприятных условиях, в сравнении с теми, которые этого признака не имеют. Всякое изменение, облегчающее насекомым добывание нектара или увеличивающее шанс обсыпания насекомым пыльцой, также окажется благоприятным для растения и должно быть закреплено естественным отбором.

Идея естественного отбора теснейшим образом связана с положением Дарвина о преимущественном значении для эволюции ненаправленных, неопределенных изменений. Только в сочетании друг с другом эта два принципа дарвиновского учения образуют незыблемый фундамент строго научного, материалистического истолкования эволюции живых существ и объясняют сохранение тех целесообразных свойств, которые называют приспособлениями к условиям существования. Для этого объяснения Дарвин не нуждался в допущении изначально присущей организмам способности целесообразно изменяться в ответ на изменение окружающих условий, т. е. в том допущении, которое лежало в основе эволюционной концепции Ламарка.

Дарвин ясно понимал отличие своих взглядов от учения Ламарка. В предисловии к американскому изданию «Происхождения видов», говоря о своих предшественниках, Дарвин упомянул о Ламарке, отдавая ему должное как пионеру эволюционной идеи, но не согласился с его объяснением движущих сил эволюционного процесса. Не вступая в полемику по этому вопросу, Дарвин бегло отозвался о взглядах своего современника Р. Чемберса, анонимно выпустившего в 1844 г. книгу «Следы творения», в которой эволюционный процесс объяснялся наличием двух импульсов, сходных с теми, которые принимал Ламарк: принципа совершенствования и другого внутреннего импульса, «связанного с жизненными силами, стремящимися, на протяжении поколений, изменять органические структуры в соответствии с внешними условиями, каковы пища, свойства местообитания и метеорологические факторы». По поводу этих взглядов Дарвин писал, что не видит, каким образом два предполагаемые им «импульса» могут дать научное объяснение многочисленных и прекрасных взаимоприспособлений, которые мы повсюду встречаем в природе. Вряд ли этим путем мы могли подвинуться хотя бы на один шаг в понимании того, каким образом, например, дятел оказался приспособленным к своеобразному характеру своей жизни.

Половой отбор

Дарвин ясно представлял себе, что принципом естественного отбора нельзя объяснить возникновение и сохранение таких признаков, которые сами по себе не могут обеспечивать выживание в борьбе за жизнь, вроде вторичных половых признаков, не служащих оружием в борьбе за самку (на-

пример, яркая окраска и мясистые украшения на голове некоторых птиц, голос певчих птиц и т. п.). Происхождение подобных признаков Дарвин объяснял теорией полового отбора, согласно которой вторичные половые признаки закрепляются в потомстве вследствие того, что из числа конкурирующих самцов самки выбирают тех, которые обладают наиболее ярко выраженными вторичными половыми признаками. Степень развития вторичных половых признаков самца, как правило, коррелятивно связана с его силой и здоровьем, так что отбор по декоративным признакам (половой отбор) одновременно оказывается и отбором на жизнеспособность, на общую приспособленность к условиям жизни, т. е. естественным отбором в обычном смысле слова.

Дивергенция признаков

В тесной связи с теорией естественного отбора стоит учение Дарвина о путях эволюции. Важнейшая сторона этого учения – представление о дивергенции, или расхождении признаков. Если в течение длительного времени условия оставались относительно неизменными, то некоторые древнейшие формы могли сохранить исходные признаки почти без изменений, так как возникавшие отклонения, оказавшиеся бесполезными или вредными, устранялись естественным отбором. Организмы, условия жизни которых существенно менялись, испытывали в процессе эволюции значительные изменения. В результате естественного отбора должны были выжить те формы, которые наиболее уклонились от исходной и притом уклонились в различных направлениях. В условиях расхождения (дивергенции) признаков у зарождающихся видов было меньше повода для конкуренции друг с другом, так как представлялась возможность использовать разнородные условия существования.

Различные пути эволюции, которые Дарвин представлял себе теоретически возможными, он изобразил в виде схемы из древовидно разветвляющихся линий, являющейся прообразом филогенетического древа, вскоре построенного Геккелем на основе дарвинова учения о дивергентной эволюции.

Величайшей научной заслугой Дарвина, поставившей созданную им теорию несравненно выше эволюционных воззрений его предшественников, является устранение телеологического взгляда на процесс исторического развития органических форм. До Дарвина происхождение целесообразных изменений, т. е. приспособлений к условиям существования, объяснялось допущением способности организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия и их стремлением к прогрессу, совершенствованию. Выдвинув положение о ненаправленной изменчивости, о случайном характере отклонений от исходной формы попадающих под действие естественного отбора, Дарвин дал исчерпывающее объяснение того, каким образом на основе случайных изменений складывается закономерный исторический процесс, приводящий к прогрессивному усложнению, совершенствованию и многообразию организации.

Согласно теории Дарвина изменения организмов происходят в силу определенной естественной закономерности и в то же время они случайны по отношению к результату, определяющемуся отбором. Таким образом, Дар-

вин сумел преодолеть метафизическое противопоставление случайности и необходимости.

Противопоставление необходимости и случайности, когда последняя считается абсолютной, не подчиняющейся всеобщим законам и поэтому не подлежащей объективному изучению, а равно и отрицание за случайностью объективного существования, – оба эти представления не могут отразить действительную картину мира, в которой случайность и необходимость существуют реально и в то же время и та и другая относительны. Теория естественного отбора, как отмечал Энгельс, доказывает «внутреннюю связь между необходимостью и случайностью».

Проблема вида

Теория Дарвина, обосновавшая исторический процесс развития видов, потребовала иного, чем раньше, отношения к систематическим категориям. До Дарвина большинство биологов признавало их независимыми друг от друга и неизменными. Дарвин показал, как трудно бывает отличить между собой не только разновидности, но и отдельные виды растений и животных. Отсюда он сделал заключение, что разновидность, достаточно легко отличимая от соседней с нею, есть зачаток нового вида – «зачинающийся вид», по его выражению.

Наличие переходных форм, существующих в ряде случаев между близкими видами, привело Дарвина к мысли, что термины «разновидность» и «вид» произвольны и служат только для того, чтобы обозначать сходные между собой группы особей. Это утверждение, облеченное, быть может, в неудачную форму, давало повод к приписыванию Дарвину мнения о нереальности основных систематических подразделений, что, однако, совершенно неверно. Дарвин считал возможной естественную группировку организмов, причем полагал, что естественной системой должна быть система генеалогическая. Наличие незаметных переходов от одних видов к другим Дарвин выражал формулой Лейбница «природа не делает скачков», противопоставляя идею ненарушающейся исторической преемственности органического мира теории катастроф Кювье, отрицавшей эту преемственность. Антиэволюционист Л. Агассис заметил, что так как Дарвин отрицает существование видов, то тем самым он не должен говорить об их происхождении и изменении. Дарвин в письме к А. Грею возразил: «Как нелепа его (Агассиса) логическая придирака – «а если виды не существуют, то как они могут изменяться». Как будто кто-нибудь сомневался в их временном существовании».

Происхождение человека

Бессмертной заслугой Дарвина является принципиальное решение вопроса о развитии человека от нижестоящих животных форм. Как было отмечено, Дарвин пришел к этому убеждению уже за четверть века до опубликования специального сочинения о происхождении человека, но лишь в 1871 г. собрал воедино всю доступную ему аргументацию для подтверждения этой идеи.

В период работы Дарвина над этой книгой вышла статья его соратника А. Уоллеса, в которой последний излагал идеалистические взгляды на проис-

хождение человека, решительно расходившиеся с уже вполне сложившимися представлениями Дарвина. Уоллес полагал, что умственные и моральные свойства человека не могли развиваться под влиянием естественного отбора и что «некоторое высшее интеллигентное существо давало определенное направление развитию человека, направляло его к специальной цели».

В противоположность Уоллесу, Дарвин стоял в вопросе о происхождении человека на бескомпромиссной материалистической точке зрения. Собранные им материалы, позволявшие сопоставить анатомические, физиологические и эмбриологические признаки человека и животных, свидетельствовали об их кровном родстве и требовали признания постепенного развития человека от животного предка. Дарвин не делал исключения и для психических особенностей человека, которые, по его мнению, являются результатом дальнейшего развития свойств, имеющих у животных. Эту мысль Дарвин позднее детально аргументировал в специальном труде «О выражении эмоций у человека и животных» (1872).

Последующее развитие биологии, как это показано в дальнейших главах, является свидетельством непреходящего значения основных идей Дарвина. Основой материалистических представлений о строении, жизнедеятельности, индивидуальном и историческом развитии живых существ продолжает оставаться дарвинизм.

3.8. Создание и развитие эволюционной палеонтологии

В первой половине XIX в. палеонтология уже располагала обширными материалами по истории органического мира, которые послужили важной предпосылкой для создания эволюционной теории Дарвина. Но сами палеонтологи были еще очень далеки от такой теории.

Как отмечалось ранее, геологи и палеонтологи первой половины XIX в. были поглощены работой по расчленению осадочных толщ на системы и отделы с помощью палеонтологического метода. При этом их внимание было сосредоточено, прежде всего, на выявлении различий в составе окаменелостей, характеризующих выделяемые ими стратиграфические подразделения. Большинство палеонтологов находилось под влиянием теории катастроф Кювье. Впрочем, это не помешало созданию геологической хронологии и даже выявлению прогрессивного усложнения животных и растений в ходе геологической истории.

3.8.1. Роль теории Ч. Дарвина в перестройке палеонтологии

Геологическая теория Лайеля давала для теории Ч. Дарвина необходимые исходные позиции. В «Происхождении видов» Дарвин писал по этому поводу, что тот, кто, прочтя великое произведение сэра Чарльза Лайелля

«Основы геологии», в которой будущий историк признает творение, совершившее переворот в естествознании, не захочет допустить всю громадность истекших периодов времени, пусть тотчас же закроет эту книгу.

Дарвин сделал тот смелый, но логически неизбежный шаг вперед, перед которым растерянно остановился его учитель Лайель. Он снял покровы с «тайны из тайн». Он показал, что возникновение видов – такой же естественный процесс, как и их вымирание. У них обоих одна причина – естественный отбор. Если, по Ламарку, виды в ходе эволюции не вымирали, а лишь превращались в новые и неотделимые друг от друга, как воды единого текущего потока, то у Дарвина вымирание разновидностей, видов, родов и высших систематических подразделений – неотъемлемая часть эволюционного процесса. Установление этого факта – в значительной степени следствие успехов палеонтологии в изучении вымерших организмов.

После опубликования книги Дарвина в палеонтологии начался новый этап. Там, где раньше искали резких отличий, стали обнаруживаться переходы. Палеонтологический метод перестал быть чисто эмпирическим, так как различия окаменелостей в вертикальном разрезе благодаря эволюционной концепции получили теоретическое истолкование.

Главное возражение против эволюционного истолкования геологической летописи выдвинул еще Кювье, который считал, что она не содержит того несметного количества переходных форм, которые связывали бы виды организмов друг с другом. У Дарвина эта особенность каменного архива получила развернутое объяснение. Как известно, он посвятил особую главу «Происхождения видов» вопросу о неполноте геологической летописи. В ней он с большой убедительностью показал, почему переходные формы сохраняются редко. Также весьма существенно, что, согласно его теории, переходные формы вообще существовали недолго, так как вытеснялись своими более совершенными потомками.

Касаясь вопроса о прогрессивном усложнении организмов в течение геологического времени, он разъяснил, что этот процесс не противоречит его теории, а, напротив, получает в ней убедительное истолкование. Население каждой новой геологической эпохи возникло в процессе естественного отбора в борьбе за жизнь и неизбежно должно было обладать преимуществами в своей организации перед видами предшествующей эпохи. Проистекающее отсюда совершенствование организмов не имеет ничего общего с ламарковым «стремлением к совершенствованию». По Дарвину, естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, не предполагает необходимого прогрессивного развития. Отбор подхватывает изменения, полезные в данных условиях жизни. При этом организмы могут оставаться на прежнем уровне организации, а в некоторых случаях может происходить «понижение или упрощение организации», если это обеспечивает лучшее приспособление. В письме к палеонтологу А. Гайэтту в 1872 г. Дарвин писал о своей полной уверенности в том, что нет никакой врожденной тенденции к прогрессивному развитию, которую «принимают теперь столь многие способные натуралисты».

Подобно Лайелю, Дарвин сомневался в том, что палеонтология его времени располагала полными данными о хронологии появления важнейших групп организмов.

Палеонтологи и геологи старшего поколения, мировоззрение которых складывалось под влиянием Кювье, встретили дарвинизм враждебно. С позиций креационизма против Дарвина выступили, например, американский палеонтолог Л. Агассис, чешский палеонтолог И. Барранд. Английский палеонтолог Р. Оуэн критиковал Дарвина с позиции своих представлений о том, что изменения животных происходили будто бы внезапно и совершенно независимо от среды. Зато учение Дарвина быстро привлекло на свою сторону молодых палеонтологов.

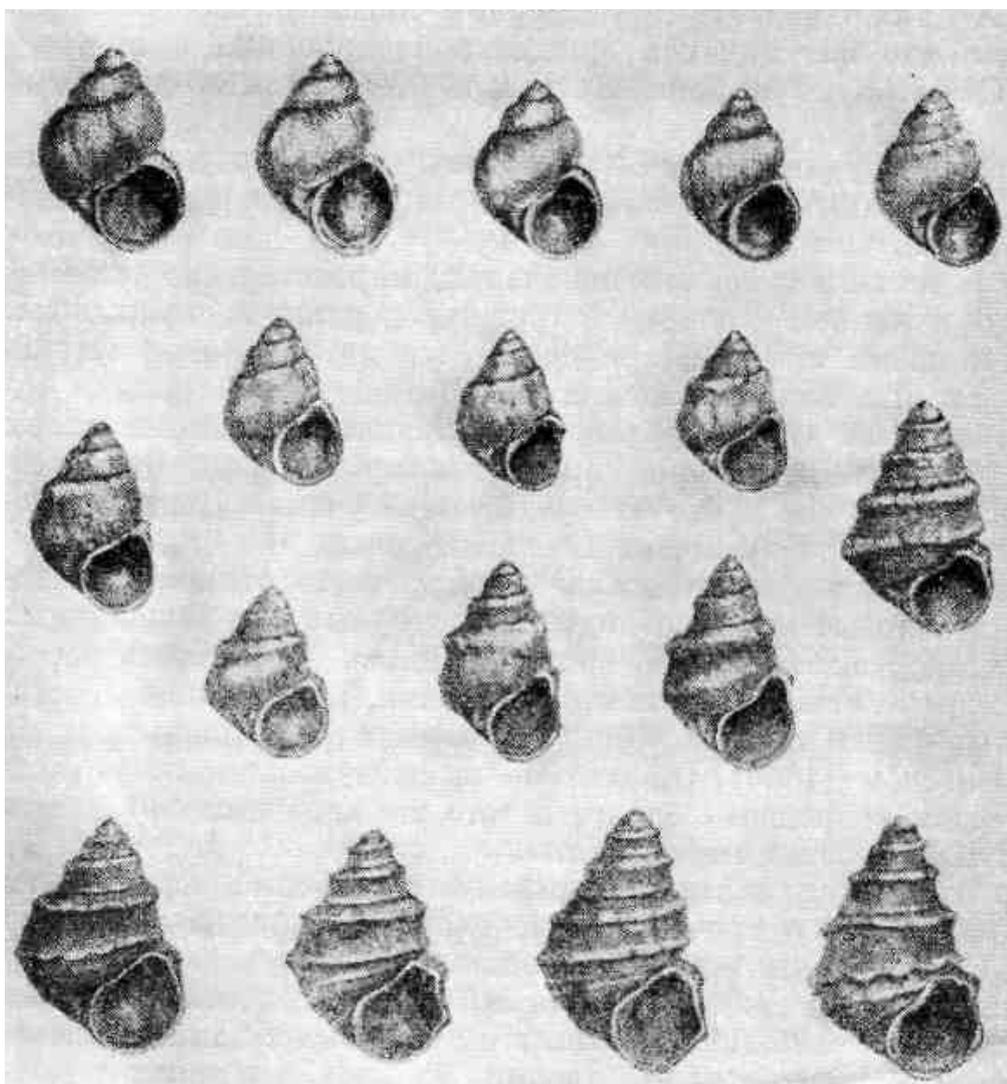


Рис. 3.2. Эволюционный ряд палюдин по М. Неймайру (1875)

Если до Дарвина палеонтологи искали, прежде всего, отличий, позволяющих описать все новые и новые виды, характерные для выделяемых ими геологических ярусов, то теперь они стремились обнаружить черты сходства и проследить последовательные изменения, позволяющие составить эволюционные ряды предков. Один из первых родословных рядов был описан

В. Ваагеном (1869). Он состоял из последовательно сменявших друг друга форм в пределах одного и того же вида аммонитов. Эти вариации во времени он назвал «мутациями».

Видное место среди дарвинистов занимал австрийский палеонтолог и геолог М. Неймайр. По его словам, палеонтология призвана описать историю органической жизни, наблюдать постепенное ее развитие. Неймайр описал эволюционные ряды третичных палудин (1875) (рис. 3.2).

Он намеревался проследить эволюцию животного мира на основании палеонтологические данных с точки зрения теории Дарвина, но успел издать только первую часть задуманного им труда (1889), которая была переведена на русский язык под названием «Корни животного царства».

3.8.2. В. О. Ковалевский и создание эволюционной палеонтологии

Подлинным основателем эволюционной палеонтологии, по единодушному признанию палеонтологов, был В. О. Ковалевский (рис. 3.3).



Рис. 3.3. Владимир Онуфриевич Ковалевский (1842–1883)

Свои работы, открывшие новую эпоху в палеонтологии, Ковалевский выполнил за границей – во Франции, Германии и Англии, где он находился в 1869–1874 гг. Большинство из них были опубликованы на западноевропейских языках и потому стали доступны широкому кругу ученых во всем мире.

Распространение учения Дарвина обнаружило вопиющее противоречие между желанием биологов получить от палеонтологов фактический материал для воссоздания филогении основных групп животного и растительного мира и тем, что в ней имелось. Палеонтологи продолжали заниматься инвентаризацией ископаемых организмов, описывая все новые и новые виды и роды. Их выделение производилось нередко по важным для систематики частям скелета, например по зубам, но не сопровождалось исследованием всего скелета и

не давало полного представления о животном. Э. Геккель (1866), используя такого рода отрывочные сведения, построил немало поспешных филогенетических схем, которые не выдерживали критики и рушились так же быстро, как и создавались. Назрела необходимость переоценки палеонтологического материала с точки зрения теории Дарвина. Ковалевский видел задачи эволюционной палеонтологии не только в том, чтобы отыскать связи между ископаемыми формами и устанавливать их преемственное родство, но и в том, чтобы изучать эволюцию ископаемых организмов как сложный процесс, в котором морфологические изменения связаны с функциональными изменениями, а эти последние – с изменениями в условиях жизни и, в конечном счете, с геологическими преобразованиями. Только такой подход мог способствовать выяснению закономерностей эволюции.

Ковалевский сознательно избрал для своих работ не беспозвоночных, скелет которых за немногим исключением мало отражает сложность организации животного, а позвоночных. Среди них он предпочел высший класс – млекопитающих, в частях скелета которых существует особенно много общего. Это повышало эффективность работы палеонтолога, в распоряжении которого редко бывает полный скелет. Он занялся исследованием обширной группы копытных, эволюция которых протекала в течение третичного периода и особенно ярко проявилась в преобразовании конечностей. Успех работы В. О. Ковалевского во многом зависел от этого умения целеустремленно выбирать материал. Мертвый материал заговорил ясно и убедительно для всех благодаря гению исследователя, который обладал редким умением сочетать тонкое знание детали с необыкновенной широтой взгляда.

Первой и наиболее важной работой Ковалевского была монография «Об *Anchitherium aurelianense* Guv. и о палеонтологической истории лошадей» (1873). В ней он дал описание миоценового трехпалого «как формы, выясняющей генеалогию типа лошади». Он показал, что это животное занимает важное место в эволюционном ряду лошади. Оно стоит между древним эоценовым трехпалым и по своему облику еще далеким от лошади палеотерием и плиоценовым гиппарионом, за которым на рубеже с четвертичным периодом появляется уже настоящая вполне однопалая лошадь. Благодаря Ковалевскому эволюционный ряд лошади стал и доныне остается классическим и самым популярным рядом в эволюционной палеонтологии.

Главная заслуга В. О. Ковалевского состоит, однако, не в том, что он раскрыл палеонтологическую историю лошади. Ископаемые лошади изучались и до Ковалевского. Из четырех членов описанного им ряда три уже были указаны Т. Гексли (1870). После В. О. Ковалевского многие палеонтологи занимались исследованием филогении семейства лошадей и пришли к выводу, что эволюция лошади прослеживается достаточно полно в Северной Америке. Что касается Европы, то в нее проникали лишь боковые ответвления от главного ствола. К ним и относятся формы, составившие ряд предков лошади у Ковалевского. Его историческая заслуга состоит в том, что при изучении эволюции лошадей, а затем и некоторых ветвей парнокопытных он успешно применил разработанный им в свете теории Дарвина новый метод

палеонтологического исследования. Воплощением этого метода были все его палеонтологические монографии. Сам В. О. Ковалевский в посвящении Дарвину своей «Монографии рода *Anthracotherium...*» (1873) писал, что он, «опираясь на точные анатомические основания», выясняет «ход эволюции». Действительно, его метод позволял устанавливать филогенетические отношения посредством тщательного исследования скелета, мускулатуры и способов их движения. Его отличительной чертой было прослеживание связи изменения формы с изменениями функции органа и образа жизни животного под влиянием преобразования условий среды. Это позволяло выяснять основные направления эволюции животных и их место в филогенетическом древе. Характерно также, что, прежде чем описать виды, Ковалевский изучал и стремился понять основные типы строения – роды, которые представляют собой стадии монофилетической эволюции данной группы.

Пользуясь своим методом, Владимир Онуфриевич настолько правильно обрисовал основные черты и закономерности эволюции изученных им групп копытных животных, что его работы не потеряли своего значения поныне, хотя его филогенетические построения под давлением новых фактов подверглись значительным коррективам.

По Ковалевскому, эволюция главных ветвей копытных выразилась в приспособлении к быстрому бегу по твердому грунту и питанию травянистой растительностью, которая получила широкое распространение в миоцене. Перестройка конечностей выражалась в усилении третьего (у непарнокопытных) или третьего и четвертого (у парнокопытных) пальцев и, соответственно, в ослаблении или полной редукции остальных. В результате лошадь приобретала легкую, прочную, однопалую, а олень двухпалую ногу. В одних случаях редукция боковых пальцев не сопровождалась перестройкой в костях запястья и предплюсны, в других здесь происходили существенные структурные и топографические изменения. Первый способ Владимир Онуфриевич назвал инадаптивной, а второй – адаптивной редукцией. Формы, эволюция которых пошла по второму пути, как обладавшие более прочной и совершенной конечностью, имели преимущества перед первыми, у которых конечность была менее совершенна и склонна к вывихам. В результате они вытеснили их. Эта закономерность вошла в литературу под названием закона Ковалевского.

Нога копытных, специализируясь в движении в одной плоскости, полностью утратила способность к хватательным и вращательным движениям. В связи с этим произошло сращение малой и большой берцовых, локтевой и лучевой костей. Изменилось также соотношение отделов конечности: бедренный и плечевой отделы укоротились, а дистальные, наоборот, сильно удлинились за счет пястных и плюсневых костей, сросшихся у парнокопытных в одну кость.

Пережевывание больших масс жесткой степной травы, нередко вместе с пылью, потребовало усовершенствования зубов. Они приобрели у копытных очень высокую, постепенно выдвигающуюся из лунки коронку, что компенсировало их стирание, а разная прочность эмали, дентина и цемента соз-

дали выгодную структуру жевательной поверхности зуба. Предкоренные зубы приняли облик коренных. Это повлекло за собой увеличение размеров челюстей и перестройку черепа. Последний удлинился, а глазницы сдвинулись назад, что выгодно увеличивало обзор пастбища.

Ковалевский показал, что приспособительным изменениям в строении конечностей и зубов принадлежала ведущая роль в эволюции копытных. Из всеядных пятипалых лесных медленно передвигающихся мелких животных начала третичного периода развились совершенные, крупные копытные открытых пространств неогена и нашего времени. Важным событием в эволюции парнокопытных было появление жвачных животных, которые приобрели выгодную способность пережевывать пищу во время отдыха, ночью. После выработки главных особенностей организации у некоторых копытных возникли еще и рога.

Исследование палеонтологической истории копытных убедило Ковалевского в том, что новые формы появлялись в одном районе, и их эволюция совершалась монофилетически. Позже новый тип «рассыпался на несколько линий, продолжавших существовать одновременно». Это разделение происходило под влиянием естественного отбора, поддерживавшего все полезные отклонения от предковой формы. Своей идеей «иррадиации линий копытных», исходящих от «первоначального типа» (1875), Ковалевский предвосхитил «закон адаптивной радиации» Г. Осборна.

Своими палеонтологическими трудами В. О. Ковалевский способствовал укреплению и распространению учения Дарвина, который высоко ценил его труды. По словам Тимирязева, навестившего Дарвина в 1877 г., последний, говоря о своих сторонниках в России, часто называл Ковалевского. Когда Тимирязев спросил, какого Ковалевского он имеет в виду, вероятно, Александра, зоолога, он ответил: «Нет, Владимира; по моему мнению, его палеонтологические исследования имеют еще более важное значение, чем зоологические труды его брата».

3.8.3. Попытки ламаркистского истолкования данных палеонтологии

Наряду с В. О. Ковалевским и другими дарвинистами, во второй половине XIX в. заметное место в истории палеонтологии принадлежало палеонтологам-эволюционистам, которые по своим взглядам стояли ближе к Ламарку, чем к Дарвину. Из них наибольшей известностью пользуется американский палеонтолог Э. Коп, автор книг по теории эволюции, описавший до тысячи новых видов ископаемых позвоночных животных. Он считается зачинателем ламаркистского направления в палеонтологии.

По Копу, естественный отбор имеет второстепенное значение в эволюции; от него зависит не возникновение, а лишь «переживание приспособленного». Важнейшим фактором эволюции является управляемое сознанием движение. Изменения, вызванные упражнением органа, наследуются. В результате в филогенетических линиях происходят строго направленные изме-

нения. Формы, объединяемые родами, семействами и систематическими подразделениями более высокого ранга, имеют полифилетическое происхождение, т. е. возникают из разных корней.

Туманная, ультрамаркистская теория не помешала Копу подметить важную закономерность эволюции. Им установлен широко известный «закон неспециализированного». Согласно этому закону высокоспециализированные формы не могли быть предками новых типов последующего времени. Так, млекопитающие могли произойти только от низших, неспециализированных пресмыкающихся, а не от высших специализированных.

Проявлявшаяся у Копы и других палеонтологов склонность к ламаркистской трактовке эволюционного процесса, идущего будто бы в определенном направлении (ортогенез), или под влиянием внешних причин (эктогенез), или при решающем значении внутренних факторов (автогенез), находит свое объяснение не только в антипатии к откровенно материалистической теории Дарвина. Критики дарвинизма стремились доказать, что «неопределенная изменчивость» Дарвина не может дать ожидаемого эффекта. Мелкие, идущие в разных направлениях изменения будут слабеть и рассеиваться при скрещивании. С другой стороны, авторитетный астроном и физик В. Томсон уверял, что геологическая история не так длительна, как полагали Лайель и Дарвин. Отсюда делался вывод, что естественный отбор ввиду недостатка изменчивости и времени не в состоянии осуществить эволюцию в нужных масштабах. В XX в., когда стали известны законы Менделя и огромная длительность геологической истории Земли, несостоятельность указанных возражений стала очевидной. Но в XIX в. они произвели впечатление. Сам Дарвин был вынужден с большим вниманием отнестись к ламарковскому наследованию приобретенных признаков. Возможность избежать этих затруднений, допустив направленные изменения, способные относительно быстро превращать формы в линейных филогенетических ветвях, располагала палеонтологов к ламаркизму в разных его формах.

Так или иначе, палеонтологи после Дарвина прочно стояли на почве эволюционизма и с увлечением трудились над выяснением родственных отношений между ископаемыми организмами. В этой работе нашел применение основной биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля. Особенно убедительные примеры рекапитуляции признаков предков в онтогенезе потомков были выявлены на головоногих моллюсках – аммонитах. Изучением онтогенезов раковины для выяснения филогенеза разных групп аммонитов с успехом занимались Л. Вюртенбергер в Германии, А. Гайэтт в Америке, А. П. Карпинский в России.

На этом пути были и ошибки. Нередко поспешно составленные филогенетические линии на деле оказывались лишь морфолого-хронологическими, а отнюдь не генетическими рядами. Наблюдаемое сходство признаков подчас являлось следствием конвергенции, оно зависело не от общности происхождения, а всего лишь от сходства образа жизни животных.

3.8.4. Развитие палеонтологического метода в трудах Л. Долло

Знаменитый бельгийский палеонтолог Луи Долло ([рис. 3.4](#)) поставил своей главной задачей изучение не филогенезов, а приспособлений, т. е. морфологических особенностей ископаемых животных, связанных с их образом жизни в соответствующей среде. Такой подход он назвал этологическим методом. Общие итоги своей работы по применению этого метода к изучению ископаемых рыб, динозавров и некоторых млекопитающих он изложил в книге «Этологическая палеонтология» (1909), посвятив ее памяти В. О. Ковалевского, которого считал своим учителем.



Рис. 3.4. Луи Долло (1857–1931)

В лице Долло эволюционная палеонтология нашла своего достойного выразителя. Он блестяще развил идеи Ковалевского об эволюции скелета в тесной зависимости от изменения образа жизни и среды. Достоинство своего метода Долло наглядно продемонстрировал уже в одной из первых работ, когда ему как работнику музея пришлось решать вопрос – в каком положении монтировать скелеты динозавров – игуанодонов, найденных в меловых слоях на территории Бельгии. После тщательного изучения скелета он доказал, что игуанодон ходил на задних ногах и потому приобрел конвергентно известное сходство с птицами. Его мощный хвост говорил о способности плавать.

Работы по ископаемым рыбам, особенно двоякодышащим, подвели Долло к открытию «закона необратимости эволюции» (закон Долло), согласно которому организм не может вернуться даже частично к предшествующему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков. Приспособления к этим условиям будут достигнуты уже иным путем, а следы промежуточного этапа навсегда сохранятся. Так, в ступне современных сумчатых он обнаружил черты хватательной лапы их предков.

В работах по эволюции приспособлений у динозавров, морских черепах и головоногих моллюсков Долло показал, как по особенностям строения ископаемых животных можно разгадать те перемены, которые происходили в образе жизни их предков. У третичной черепахи он выявил остатки двух редуцированных панцирей, говорящие о неоднократной смене сухопутного и морского образа жизни у ее предков.

О необратимости эволюции писал еще Дарвин. Он настоятельно подчеркивал важное для палеонтологии положение о том, что раз исчезнувший вид никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни – органические и неорганические. То же относится к более высоким систематическим группам. «Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появится вновь».

Закон Долло нельзя понимать как некий абсолютно ненарушаемый принцип, в какой его возводят сторонники ортогенеза и автогенеза. Частичное возрождение некоторых органов и признаков далекого предка возможно, если они сохранились в онтогенезе. На это справедливо указывал П. П. Сушкин (1915).

Подобно Ковалевскому, Долло имел дело с позвоночными животными и подчеркивал их преимущественное значение для палеонтологии. Но в отличие от Ковалевского он выступал за полное обособление палеонтологии от геологии. С этой целью он отделил часть палеонтологии, служащую геологии обычно посредством ископаемых беспозвоночных, под названием биостратиграфии. Название это сохранилось, но связь геологии и палеонтологии не могла прерваться. О высокой обоюдной пользе этой связи на рубеже XIX и XX в. убедительно свидетельствовали работы немецкого палеонтолога И. Вальтера. Так, в работе о фауне верхнеюрских золенгофенских сланцев (1909), в которых были найдены остатки первотпичи – археоптерикса, исследовалась фауна в связи с условиями ее обитания, восстанавливаемыми по характеру слоев и по заключенным в них органическим остаткам, особенностям их сохранности и захоронения.

Последователи Долло, достигшего необыкновенного совершенства в анализе приспособительного значения структур и органов ископаемых позвоночных, понимали свою задачу шире. Они стали разрабатывать проблему взаимоотношения органов и среды, сочетая изучение ископаемых организмов с изучением заключающих их осадочных пород. При этом методе восстановление среды оказалось столь же важным, как и восстановление образа жизни. Такое направление в палеонтологии получило название палеоэкологии, или палеобиологии.

3.8.5. Обнаружение новых ископаемых форм

Повышение интереса к ископаемым организмам привело к новым находкам и открытиям, особенно среди позвоночных. Если Ковалевский обра-

батывал музейные материалы старых сборов, то в руки Долло попадали материалы из новых находок, например целая серия полных скелетов мелового динозавра – игуанодона, найденных в 1877 г. в Бельгии близ Беринессара.

Одной из самых выдающихся находок в истории палеонтологии справедливо считается обнаружение скелетов археоптерикса – первоптицы, сохранившей еще многие признаки пресмыкающихся. Все находки сделаны на территории Германии в районе Золенгофена в ломках плотного известкового сланца, отложившегося в юрский период в лагуне кораллового острова. Сначала было найдено только перо (1860). В 1861 г. был найден первый скелет с отпечатками перьев. Его приобрел Британский музей. Первоптица была тщательно исследована и описана английским палеонтологом Р. Оуэном. Большой след в истории палеонтологии оставили также его работы о птице динорнис, жившей еще в историческую эпоху в Новой Зеландии, и работы по палеозойским амфибиям, пермским пресмыкающимся Африки, мезозойским ящерам и другим группам.

Второй, еще более полный скелет первоптицы был найден в 1877 г. и стал собственностью Берлинского музея естественной истории. Третий скелет плохой сохранности был найден в 1956 г.

Вторая половина XIX в. ознаменовалась большими достижениями в изучении мезозойских и третичных четвероногих Северной Америки. Энергично проведенные поиски привели к открытию многих богатых местонахождений, особенно в западных штатах. Работы Дж. Лейди с большим успехом продолжали О. Марш, Э. Коп, Г. Осборн и другие американские палеонтологи. Выяснилось, что без учета американских материалов нельзя составить полного представления об эволюции некоторых групп млекопитающих, в частности копытных. Широкую известность получили меловые зубастые птицы, описанные Маршем по скелетам из Канзаса, а также пермские звероподобные рептилии – пеликозавры, описанные Копом.

В 1899 г. начались раскопки открытого В. П. Амалицким крупного скопления костей в пермских континентальных отложениях на берегу Северной Двины близ Котласа. Составленная в результате этих раскопок коллекция скелетов пермских травоядных и хищных пресмыкающихся является гордостью Палеонтологического музея Академии наук СССР. Открытие Амалицкого явилось итогом длительных поисков. Он проводил их после сравнительного изучения пермских слоев России и аналогичных слоев в Африке (Кару) и Индии, в которых были найдены остатки пресмыкающихся.

Середина XIX в. была временем расцвета палеоботанических исследований, давших науке ценные материалы об ископаемых флорах не только Европы и Северной Америки, но и Гренландии, Шпицбергена, Австралии, Малайского архипелага.

В 1893 г. К. Циттель завершил свое пятитомное «Руководство по палеонтологии», в котором собраны сведения об ископаемых организмах, накопленные за весь период существования палеонтологии до конца XIX в.

3.9. Создание эволюционной эмбриологии животных

Среди многих отраслей биологии, испытавших благотворное влияние учения Дарвина, одно из первых мест занимает эмбриология. В свою очередь, открытия в области сравнительного изучения эмбрионального развития имели немаловажное значение для эволюционного учения, так как они дали убедительные доказательства кровного родства далеких по своей организации групп животных и способствовали построению родословной животного царства.

3.9.1. Сравнительное изучение эмбрионального развития

Эмбриологи середины XIX в. продолжали в основном линию Бэра, ограничиваясь в своих работах сравнением зародышевого развития позвоночных, главным образом птиц и амфибий. Такие работы не затрагивали теорию типов, прочно вошедшую в сознание зоологов. Отрывочные наблюдения, свидетельствовавшие о том, что у некоторых беспозвоночных, подобно позвоночным, зародыш состоит из отдельных слоев, привлекали к себе мало внимания и не могли вызвать сомнений в справедливости теории типов Кювье – Бэра. Правда, еще в 1829 г. Г. Ратке попытался гомологизировать зародышевые слои речного рака с зародышевыми листками позвоночных. Такую же попытку позднее сделали А. Келликер (1842) и Г. Цаддах (1854) при изучении эмбриологии насекомых. Стремясь сопоставить эмбриональное развитие насекомых и позвоночных, Келликер дал слоям, на которые расщепляется зародышевая полоска на брюшной стороне бластодермы у насекомых, название серозного и слизистого листков. Эта схема перестала удовлетворять эмбриологов после того, как Ремак реформировал учение о зародышевых листках и стал говорить о них не только как о зачатках будущих частей сформировавшегося животного, но и как о функционирующих зародышевых органах.

Отголоском представлений Келликера в области эмбриологии насекомых явилась работа Г. Цаддаха. Он описал появление зародышевой полоски, расщепляющейся на два листка, которые, однако, по его мнению, соответствуют не серозному и слизистому листкам позвоночных, как думал Келликер, а их роговому и мышечному листкам. Цаддах утверждал далее, что первичные сегменты насекомых соответствуют первичным позвонкам (сомитам) и что так называемые зародышевые валики являются ни чем иным, как спинными пластинками, описанными Бэром у зародышей позвоночных. Вскоре выяснилось, что наружный листок, описанный Цаддахом у зародышей ручейника, является не зародышевым листком, а провизорной внезародышевой оболочкой. Вейсман А., установивший эту ошибку, пришел к отрицанию существования зародышевых листков у насекомых. Оценивая позднее эту работу Вейсмана, И. И. Мечников писал, что главный ее вывод сводился к то-

му, что насекомые развиваются по совершенно своеобразному типу и что немыслимо проводить какую бы то ни было параллель между эмбриологией этих суставчатоногих и развитием позвоночных... Выводы Вейсмана являлись, таким образом, новой опорой мнению, которое в те времена было общепринято, что каждый тип животных – позвоночные, мягкотелые, суставчатонogie и прочие – представляет особое, строго замкнутое целое и что поэтому нет никакой возможности проводить параллель между анатомическим устройством и историей развития представителей этих разных типов.

Мысль о зародышевых листках как основе для сопоставления способов развития животных, относящихся к различным типам, была столь чужда эмбриологам середины XIX в., что даже в тех случаях, когда отдельные листки были отчетливо видны у зародышей, они не связывали эти наблюдения с учением о зародышевых листках. Так обстояло дело и в тех случаях, когда А. Крон у медуз и иглокожих или К. Гегенбаур у сагитты видели двуслойную стадию, позднее получившую название гастрюлы.

Теория типов, сформулированная Кювье на сравнительно-анатомической основе и подтвержденная эмбриологическими исследованиями Бэра, оставалась незыблемой вплоть до того времени, когда Дарвин обосновал идею единства происхождения всего животного мира. Дарвин очень рано, задолго до выхода в свет «Происхождения видов», осознал значение закономерностей эмбрионального развития для обоснования эволюционной теории.

В основных своих произведениях— «Происхождение видов», «Изменение домашних животных и культурных растений» и «Происхождение человека и половой отбор» – Дарвин целеустремленно и детально обсуждал проблемы эмбриологии и с большим вниманием следил за работами современных ему эмбриологов. Наибольшее значение он придавал тем, тогда еще немногочисленным исследованиям, которые демонстрировали единство закономерностей эмбрионального развития позвоночных и беспозвоночных, прежде всего, работам А. О. Ковалевского.

3.9.2. Создание А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым эволюционной эмбриологии

К началу 60-х годов XIX в. эмбриология позвоночных была разработана достаточно детально. Что касается эмбриологии беспозвоночных, то в этой области было накоплено много разрозненных наблюдений, которые не удавалось еще связать общей руководящей идеей. Было описано, в частности, дробление яиц некоторых кишечнополостных, червей, моллюсков и иглокожих, строение и превращение личинок многих беспозвоночных. Однако о внутренних процессах их развития, о способах закладки и дифференцирования органов у них почти ничего не было известно, а главное, не удавалось с достоверностью найти общие черты в эмбриональных процессах у животных, относящихся к разным типам. Поэтому эволюционная эмбриология как нау-

ка, основывающаяся на историческом принципе, не могла еще возникнуть. Датой ее зарождения следует считать середину 60-х годов XIX в. – начало эмбриологических исследований основоположников эволюционной сравнительной эмбриологии А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова.

К этому времени общие принципы теории эволюции, сформулированные Дарвином, уже нашли подтверждение в систематике и сравнительной анатомии, в работах некоторых палеонтологов, в данных географического распределения организмов, в практике разведения домашних животных и культурных растений. Общность происхождения в пределах таких хорошо очерченных групп животных, как позвоночные и членистоногие, не вызывала сомнений. Перед зоологами начала второй половины XIX в. стояла задача доказать родство между позвоночными и беспозвоночными и установить истинное систематическое положение, а следовательно, филогенетические отношения с остальным животным миром некоторых групп такого сборного типа, как черви, сомнительных в систематическом отношении форм – бесчленистых, оболочников, мшанок, плеченогих, щетинкочелюстных и т. д., а также тех классов животных, эмбриональное развитие которых, судя по их внешним особенностям, протекает совершенно отлично от позвоночных (в частности губок, кишечнополостных, щетинконогих кольцецов, боконервных, лопатоногих и головоногих моллюсков, ракообразных, паукообразных и насекомых).

Именно эти формы и привлекли к себе внимание А. О. Ковалевского (рис. 3.5) и И. И. Мечникова. Они потратили 20 лет упорного труда на раскрытие закономерностей их эмбрионального развития. Плодом исследования этих ученых, за которыми пошли многие зоологи и эмбриологи как в России, так и за ее пределами, явилось не только детальное знакомство с разнообразными формами эмбрионального развития у представителей разных систематических групп животных, но и принципиальные обобщения, совокупность которых по справедливости получила название эволюционной сравнительной эмбриологии.

Первая эмбриологическая работа А. О. Ковалевского, его магистерская диссертация, опубликованная в 1865 г., была посвящена развитию ланцетника. В то время ланцетника, несмотря на отсутствие у него позвоночника и головного мозга, дифференцированных органов чувств и парных плавников, относили к позвоночным. Сам Ковалевский называл его «замечательной рыбкой». Именно в эмбриональном развитии этого «позвоночного», строение которого убедительно говорило о его древности, Ковалевский рассчитывал обнаружить общие черты развития беспозвоночных и позвоночных. Это ожидание блестяще оправдалось, так как ранние стадии развития ланцетника оказались чрезвычайно сходными с соответствующими этапами онтогенеза многих беспозвоночных, в том числе и низших, например кишечнополостных.

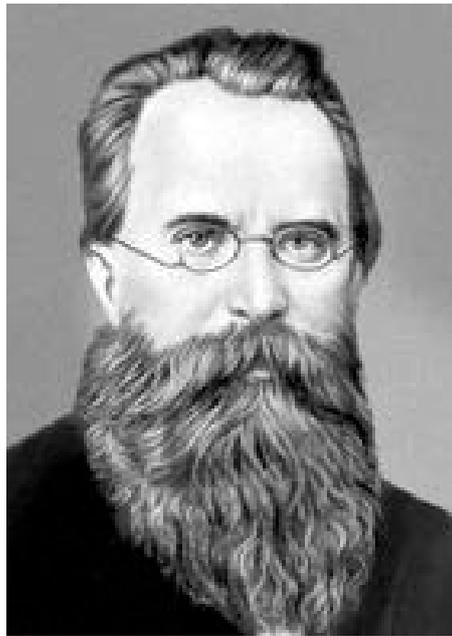


Рис. 3.5. Александр Онуфриевич Ковалевский (1840–1901)

Дробление яйца ланцетника, по наблюдениям Ковалевского, отличается от дробления яиц миноги и лягушки равномерностью, расположение же бластомеров оказалось менее упорядоченным, чем у позвоночных с полным дроблением, и напоминает дробление яиц низших беспозвоночных. Бластомеры зародыша ланцетника образуют полый шар, одна из половин которого затем впячивается в другую. Наружная поверхность полушаровидного зародыша (гастрюлы) покрывается ресничками; на этой стадии происходит вылупление. Края отверстия, ведущего в гастральную полость, сближаются, и зародыш начинает вытягиваться в длину. Как писал Ковалевский, что в этой стадии мешкообразная личинка, столь сходная с личинкой любой медузы, начинает уже развиваться дальше по типу позвоночного. В этом беглом замечании содержится глубокая и смелая мысль: Ковалевский утверждает, что низшее позвоночное (точнее, низшее хордовое) животное начинает развиваться по типу беспозвоночных, именно кишечнополостных, и лишь позднее приобретает признаки позвоночного. Первым из этих признаков является способ образования центральной нервной системы. Александр Онуфриевич показал, что эта стадия соответствует стадии образования медуллярной трубки у зародышей лягушки и миноги. Под нервной трубкой появляется хорда, состоящая из пузырчатых клеток, сходных с клетками хорды зародышей всех позвоночных. Описав далее образование ротового отверстия на переднем конце, противоположном месту закрывшегося отверстия гастральной полости, образование жаберных отверстий, хвостового плавника и пульсирующего брюшного кровеносного сосуда, Ковалевский сделал заключение, что развитие ланцетника может служить ключом к пониманию развития позвоночных.

Уже в этой ранней работе А. О. Ковалевский выступил как убежденный эволюционист-дарвинист. Он привел доказательства ошибочности антиэволюционных представлений Катрфажа, считавшего, что ланцетник – это де-

градированное позвоночное, а не форма, близкая к предкам позвоночных, и полемизировал с Келликером, полагавшим, что изменение видов зависит не от естественного отбора незначительных уклонений взрослых форм, а от внезапных превращений развивающихся зародышей.

Дальнейшие работы А. О. Ковалевского, посвященные развитию ланцетника (1867, 1870, 1876), уточнили и расширили его первоначальные наблюдения. Оценивая их, австрийский зоолог Б. Гатчек писал, что мы можем считать эту работу началом новой эпохи в сравнительной эмбриологии, для которой она проложила путь.

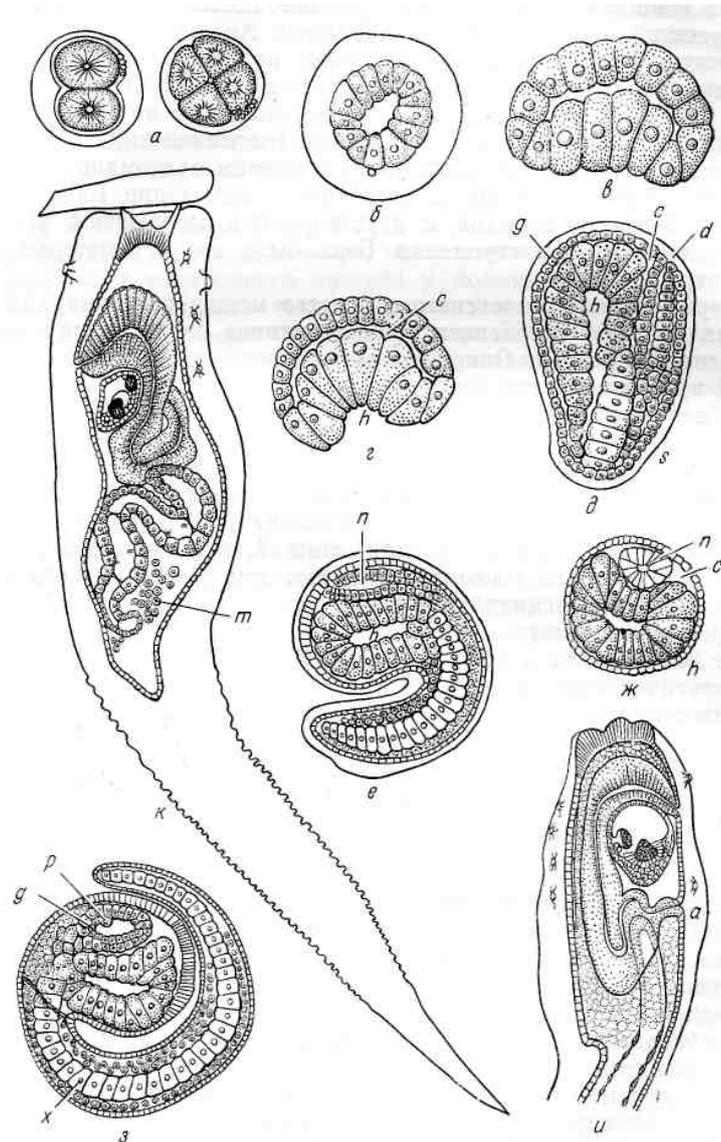


Рис. 3.6. Развитие асцидий по А. О. Ковалевскому (1866)

Почти одновременно с первой работой о развитии ланцетника А. О. Ковалевский напечатал статью по эмбриологии асцидий (1866). Результаты этих исследований, как писал Ковалевский, превзошли его ожидания (рис. 3.6). Они привели его к выводам, которые первоначально казались совершенно парадоксальными. Ковалевский установил, что после дробления,

образования шаровидной бластулы и инвагинационной гастрюляции, сходной с описанной для ланцетника, наружный слой клеток образует два валика, которые через некоторое время смыкаются в нервную трубку, погружающуюся под слой покровных клеток. Тем самым, как это ясно сознавал Александр Онуфриевич, было установлено полное соответствие в образовании нервной системы у позвоночных и асцидий. Описав клеточный тяж, состоящий из одного ряда пузырчатых клеток и расположенный в хвосте личинки асцидий, Ковалевский смело приравнял его к хорде ланцетника и зародышей позвоночных и тем самым установил несомненное родство асцидий, которых в то время причисляли к моллюскам, с позвоночными. К заключению об их родстве на основании собственных исследований, подтвердивших наблюдения Ковалевского, вскоре присоединились немецкий зоолог К. Купфер (1870) и русский зоолог и эмбриолог М. С. Ганин (1870).

Годом позже в книге «Происхождение человека и половой отбор» Дарвин по достоинству оценил важность этих новых научных факторов и сделанных из них выводов. «Г-н Ковалевский,— писал он,— наблюдал недавно, что личинки асцидий сходны с позвоночными по способу развития, по относительному положению нервной системы и по присутствию одного органа, совершенно сходного с *chorda dorsalis* позвоночных животных, и в этом его данные были подтверждены проф. Купфером... Когда его результаты будут прочно подтверждены, то все это составит открытие величайшего значения. Таким образом, если верить эмбриологии, оказывавшейся всегда самой верной руководительницей в деле классификации, мы получим, наконец, ключ к источнику, из которого произошли позвоночные. Мы теперь имеем право думать, что в чрезвычайно отдаленный период времени существовала группа животных, сходных во многих отношениях с личинками теперешних асцидий, и что эта группа разделилась на две большие ветви, из которых одна регрессировала в развитии и образовала теперешний класс асцидий, другая же поднялась до венца и вершины животного царства, дав начало позвоночным».

Естественно, что открытия Ковалевского и вытекающие из них выводы не сразу встретили всеобщее признание. Более того, они сделались ареной борьбы новых, эволюционных, взглядов на мир животных и старых представлений, базирующихся на теории типов. Сторонники идеи эволюции органического мира, в частности Э. Геккель и К. Гегенбаур, увидели в факте общности эмбрионального развития позвоночных и беспозвоночных убедительное свидетельство филогенетического родства между ними. Геккель рассказывал брату А. О. Ковалевского палеонтологу В. О. Ковалевскому, что Гегенбаур, прочтя работу о развитии асцидий, «проходил в волнении целую ночь, не ложась в постель».

Противники эволюционных представлений и просто скептически настроенные естествоиспытатели попытались подвергнуть сомнению наблюдения и выводы Ковалевского.

Против сопоставления асцидий с позвоночными выступил К. М. Бэр, опубликовавший в «Записках Петербургской Академии наук» обширную по-

лемическую статью на немецком языке под заглавием: «Развивается ли личинка простых асцидий первое время по типу позвоночных животных?» (1873). Возражения Бэра основывались не на проверке эмбриологических открытий, а на сравнительно-анатомических соображениях. По положению сифонов, нервных узлов и другим анатомическим признакам Бэр стремился подтвердить ошибочное заключение Кювье о систематической близости асцидий к двустворчатым моллюскам. Движущей силой полемики выступления Бэра было его отрицательное отношение к дарвинизму.

С утверждением Ковалевского о родстве между оболочниками и позвоночными не сразу согласился даже Мечников, посвятивший полемике с ним несколько статей. Опираясь на господствовавшие тогда неверные мнения о принадлежности асцидий к типу моллюсков и на представление, что нервная система моллюсков, в отличие от других животных, происходит не из верхнего, а из среднего зародышевого листка, Мечников пришел к заключению, что «самое первое образование органов у асцидий ни в коем случае не напоминает собой типичного развития позвоночных, как это утверждал Ковалевский». Мечников считал также, что содержимое хордальной оболочки асцидий, т. е. вещество самой хорды, жидкое и вовсе не состоит из клеток; тем самым, по его мнению, осевой тяж личинок асцидий не может сравниваться с хордой позвоночных. Парируя эти возражения, Ковалевский писал, что сейчас едва ли кто будет сомневаться в том, что хорда асцидий не только аналогична, но и гомологична хорде позвоночных.

Мечников лишь постепенно, шаг за шагом, уступал свои прежние позиции. Уже в статье 1871 г. Ковалевский ссылается на письмо Мечникова, в котором последний выражает согласие с его основными соображениями о развитии нервной системы и хорды у асцидий. Правильность наблюдений и выводов Ковалевского в дальнейшем подтвердили бельгийские эмбриологи П. ван Бенеден и Ш. Жюлен (1884) и другие авторы.

Вспоминая о своих прежних разногласиях с Ковалевским, Мечников в статье, посвященной памяти своего друга (1902), писал: «Мне сначала казалось, что наблюдаемые мною факты не вяжутся с выводами Ковалевского. Но потом я сам и многие другие естествоиспытатели вполне подтвердили точность данных, добытых А. О.».

Считая сравнительную эмбриологию источником доказательств единого происхождения всех многоклеточных животных, Ковалевский в докторской диссертации, посвященной развитию загадочной в систематическом отношении группы форонид (1867), наметил ту основную задачу, решение которой позволит, по его мнению, заложить основы этой новой науки. Он полагал, что для всех животных должен быть, прежде всего, выяснен способ развития главных органов пищеварительного канала, стенок полости тела и нервной системы, т. е. тех образований, которые у позвоночных возникают соответственно из нижнего, среднего и верхнего зародышевых листков. Он с большой проницательностью показал, что основой сравнительной эволюционной эмбриологии является учение о гомологии зародышевых листков у всех типов животных.

3.9.3. Подтверждение гомологии зародышевых листков позвоночных и беспозвоночных

Пандер и Бэр в первой трети XIX в. создали топографическую теорию зародышевых листков, показав, что взаимное расположение наружного, среднего и внутреннего листков у позвоночных в принципе одинаково и что из каждого такого листка у всех классов позвоночных развиваются одни и те же системы органов. В 60–80-х годах А. О. Ковалевский и И. И. Мечников (рис. 3.7) впервые высказали мысль, что листкам, или клеточным слоям, из которых состоят зародыши позвоночных, вполне гомологичны соответствующие образования зародышей самых различных типов беспозвоночных. Тем самым они вложили в теорию зародышевых листков генеалогическое, или филогенетическое, содержание, обосновав эмбриологическими данными учение Дарвина о кровном родстве всего животного царства.



Рис. 3.7. Илья Ильич Мечников (1845–1916)

Ведущая роль А. О. Ковалевского в создании генеалогической теории зародышевых листков получила признание не сразу. Э. Геккель, выдвинувший под названием теории гастреи гипотезу происхождения многоклеточных животных от общего предка, имевшего, подобно эмбриональной стадии – гастреле, структуру двуслойного мешка, писал, что «теория типов Кювье и Бэра стала неприемлемой благодаря успехам онтогении. На ее месте теория гастреи воздвигает на основе филогении новую систему, высшим классификационным признаком которой является гомология зародышевых листков». На самом деле теорию типов сменила не теория гастреи Геккеля, а теория эволюции Дарвина, в которой была использована идея гомологии зародышевых

листочков, т. е. обоснованное Ковалевским и Мечниковым эмбриологическое доказательство единства происхождения всех многоклеточных животных.

Проблема гомологии зародышевых листков, возникающая при сопоставлении развития позвоночных и беспозвоночных, с наибольшей отчетливостью поставлена в классическом труде Ковалевского «Эмбриологические исследования червей и членистоногих» (1871). Ковалевский писал, что он ставил своей главной задачей исследовать спорный в то время вопрос о зародышевых листках беспозвоночных. В этом замечании нет никакого преувеличения. Как уже отмечалось, идея существования зародышевых листков у беспозвоночных до начала 70-х годов считалась маловероятной. Многие эмбриологи (А. Вейсман, М. С. Ганин, Н. М. Мельников, П. Т. Степанов и др.) были уверены, что, например, при описании эмбрионального развития членистоногих и моллюсков нет оснований приравнять клеточные слои их зародышей зародышевым листкам позвоночных. Даже И. И. Мечников, убедившись после своих исследований эмбрионального развития ракообразных, паукообразных (скорпионы) и головоногих моллюсков (каракатицы) в существовании у них по крайней мере двух зародышевых листков, смог привести в пользу этого заключения лишь свидетельства, основанные на прижизненных наблюдениях непрозрачных зародышей. В сущности, дело шло не о точных доказательствах, а скорее о догадках.

Учение о зародышевых листках насекомых (и кольчатых червей) встало на твердую почву только после упомянутого исследования Ковалевского, впервые применившего в эмбриологии беспозвоночных метод окрашенных микротомных срезов.

При изучении развития водных и наземных малощетинковых кольчатых червей Ковалевский не только установил наличие у них трех зародышевых листков, из которых, как и у позвоночных, наружный дает начало покровам и нервной системе, средний – мышцам и органам выделения, а нижний – пищеварительной трубке, но и показал возникновение каждого из этих листков из определенных бластомеров.

Э. Ланкестер (1873) также считал несомненным, что соответствие зародышевых листков у животных, относящихся к различным систематическим группам, является выражением общности их происхождения. Он попытался даже положить в основу деления всего животного царства на группы (*Animalia homoblastica*, *diploblastica* и *triploblastica*) отсутствие или наличие и число (два или три) зародышевых листков.

Большая роль в обобщении данных сравнительной эмбриологии и их использовании для обоснования теории эволюции принадлежит Э. Геккелю. Его теория гастреи, т. е. гастролопоподобного гипотетического предка всех многоклеточных животных (1874), была создана главным образом на базе фактического материала, собранного Ковалевским. Одной из составных частей этой теории является учение о гомологии зародышевых листков. Для первичных, по терминологии Геккеля, «зародышевых листков» эктодермы и энтодермы (эти названия были предложены еще в 1853 г. Олменом для обозначения слоев тела кишечнополостных, а затем стали применяться к зароды-

дышевым листкам) Геккель допускал полную «в самом строгом смысле» гомологию. Это положение неоднократно оспаривалось с разных точек зрения. Против каждого из трех критериев сходства стадии гастрюлы у разных животных – одинакового способа образования гастрюлы, одинакового ее строения и одинаковой судьбы в развитии ее слоев, т. е. зародышевых листков, – также выдвигались в разной степени доказательные возражения. Работы Ковалевского, Мечникова и других эмбриологов показали, что двуслойный зародыш – гастрюла – может возникать разными путями – посредством впячивания (инвагинации), обрастания (эпиболии), уни- и мультиполярного вселения (иммиграции) клеток и расслаивания (деламинации).

В упомянутой работе по эмбриологии червей и членистоногих Ковалевский впервые высказал мысль, что инвагинационная и эпиболическая гастрюляции представляют видоизменения одного и того же процесса. С присущей ему осторожностью Ковалевский не считал возможным заранее решать, какой способ гастрюляции является первичным, т. е. филогенетически более древним. Геккель, склонный к схематизации в обобщениях, с уверенностью говорил о первичности инвагинационного способа обособления зародышевых листков; из этого допущения и возникло представление о гастрее как древней прародительской форме.

Строение готовой гастрюлы разных животных тоже может быть различным, хотя, исходя из этих различий, особенно существенных возражений против гомологии зародышевых листков сделано не было. Многие примеры, приводившиеся для опровержения генеалогической теории зародышевых листков и якобы говорившие о том, что одни и те же органы у разных животных образуются не из одного и того же зародышевого листка, *оказались неверными*. Сюда относятся, например, ошибочные утверждения, что нервная система, возникающая у большинства животных из эктодермы, у некоторых групп (моллюсков и трехветвистокишечных турбеллярий и др.) будто бы образуется из мезодермы.

Различия в характере развития при образовании дочерней особи из яйца и из почки, а также при первичном возникновении органа в онтогенезе и вторичном развитии в результате регенерации нашли рациональное объяснение, не колеблющее основ гомологии зародышевых листков. Л. Шульце в статье «Регенерация ганглия у *Ciona intestinalis* и об отношении регенерации и почкования к учению о зародышевых листках» резюмировал изложенные в ней соображения следующим образом: «Учение о гомологии зародышевых листков, основанием которого является положение, что оба клеточных слоя, характеризующие своим положением на двулистной стадии зародыша, обладают характером морфологически одинаковых органов во всех группах *Metazoa*, никоим образом не затрагивается явлениями почкования и регенерации».

К числу наиболее известных примеров, вызвавших оживленное обсуждение проблемы гомологии зародышевых листков, относится развитие средней кишки у насекомых. А. О. Ковалевский (1871) сначала с удивлением отмечал, что из нижнего зародышевого листка исследованных им насекомых образуется только мезодерма, дающая, как он думал, начало и эпителию

средней кишки. В более поздней работе, посвященной специально эмбриологии мух (1886), он описал образование энтодермы из двух клеточных скоплений на концах ротового и заднепроходного эктодермальных впячиваний; иначе говоря, средняя кишка насекомых оказалась вполне гомологичной энтодермальной средней кишке остальных животных. Позднее (1895) Р. Геймонс пришел к заключению, что тело сформированного насекомого состоит только из эктодермы и мезодермы, так как, по его мнению, средняя кишка развивается из переднего и заднего эктодермальных впячиваний, а энтодерма в образовании сформированного тела насекомого участия не принимает.

Может сложиться впечатление, что материал, из которого образуется средняя кишка у насекомых и энтодерма позвоночных, совершенно различен и, стало быть, этот факт полностью противоречит идее гомологии зародышевых листков позвоночных и членистоногих. На самом деле, как это убедительно показал П. Г. Светлов, соотношение в развитии кишечника позвоночных и насекомых является примером неполной гомологии. Несмотря на различие источника образования, нижний зародышевый листок, источник развития выстилки кишечника, должен быть признан гомологичным у насекомых и у тех животных, у которых эта выстилка происходит из энтодермы.

3.9.4. Проблемы происхождения многоклеточных организмов и соотношения онтогенеза и филогенеза

Сравнительно-эмбриологические исследования 60–80-х годов XIX в. сделали возможным обсуждение вопроса о происхождении многоклеточных животных, который имеет непосредственное отношение к проблеме эволюции животного царства. Наиболее детальные представления о происхождении многоклеточности развили Э. Геккель и И. И. Мечников. Оба они опирались на данные сравнительной эмбриологии. Геккелю принадлежит упомянутая теория гастреи, согласно которой у размножавшихся посредством деления простейших предков многоклеточных животных на определенном этапе эволюции дочерние особи перестали расходиться и образовали скопление, превратившееся затем в полый шар, напоминающий колонию жгутиконосцев типа *Volvox*. Одна из стенок этого клеточного шара впятилась, и появилось двуслойное образование, сходное с инвагинационной гастролой, характерной для многих беспозвоночных и хордовых. Имеющему такое строение гипотетическому предку ныне живущих многоклеточных Геккель дал название гастреи.

Теория гастреи вскоре после ее опубликования получила широкую известность и возбудила оживленные дискуссии. Одно из наиболее обоснованных возражений против теории гастреи выдвинул Мечников. В монографии «Эмбриологические исследования над медузами» (1886) он в противовес геккелевской теории гастреи предложил теорию паренхимеллы, или фагоцителлы. Мечников решал вопрос о первичности одних форм гастрологии по сравнению с другими, исходя из способов питания низших многоклеточных. От-

крыв явления внутриклеточного пищеварения у губок и кишечноротовых, Мечников пришел к заключению, что такая форма восприятия и усвоения пищи должна была характеризовать древнейших предков современных многоклеточных. Эту мысль подтверждал тот факт, что у низших многоклеточных гастрюляция совершается чаще всего вселением (однополюсного или многополюсного) части клеток бластулы внутрь шарообразного зародыша или его расслоением (деламинацией).

Это обстоятельство поставило под сомнение предположение Геккеля, что гипотетический предок всех современных дву- и трехслойных животных имел близкое сходство с инвагинационной гастрюлой, поскольку оно требовало допущения, что первичной, наиболее древней формой обособления зародышевых листков является гастрюляция посредством впячивания, и что все другие способы этого обособления представляют позднейшие видоизменения инвагинационной гастрюляции.

Наблюдения Мечникова привели его к выводу, что предком многоклеточных было колониальное простейшее, часть клеток которого оставалась на поверхности, образуя эктодерму, или кинобласт, а остальные, оказавшиеся внутри, образовывали энтодерму, или фагоцитобласт. Инвагинационная гастрюляция, которую Геккель считал первичной, возникла, по мнению Мечникова, в результате достаточно длительного процесса эволюции.

В целом идея гомологии зародышевых листков явилась важной составной частью учения об эволюции животного мира, но она вовсе не требовала признания первичности инвагинационного способа обособления зародышевых листков.

Успехи эволюционной эмбриологии заложили основу для нового подхода к проблеме соотношения онтогенеза и филогенеза. Эмбриологические работы Ковалевского позволили перебросить мост между беспозвоночными и позвоночными, принеся фактическое подтверждение закона рекапитуляции Дарвина. Исходя из этого закона Ф. Мюллер ([рис. 3.8](#)) предпринял попытку воссоздать филогению класса ракообразных, а Э. Геккель создал первое филогенетическое древо всего животного мира.

Параллельно с решением филогенетических проблем Мюллер и Геккель затронули вопрос о соотношении онтогенеза и филогенеза. Однако подошли они к этому вопросу по-разному. Мюллер исходил из положения Дарвина об изменчивости в процессе эволюции любой стадии индивидуального развития. В труде «За Дарвина» Мюллер отметил, что новые признаки формируются или видоизменением какого-либо отрезка онтогенеза, или прибавлением (надставкой) новой стадии к прежнему, неизменному онтогенезу. В последнем случае «историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития». Мюллер связал процесс преобразования личиночных стадий (так же как и процесс эволюционного преобразования онтогенеза в целом) с действием естественного отбора и борьбой за существование. Он сделал попытку выяснить факторы, обуславливающие полноту рекапитуляции. Представления Мюллера о механизме рекапитуляции не сводились к надставкам стадий; Мюллер подчеркнул значение сходства образа

жизни индивида на разных возрастных ступенях; он отметил отсутствие сдвигания поздних стадий, влекущего за собой преобразование предшествующих этапов онтогенеза и приспособительного видоизменения ранних стадий. Он показал также, что темп эволюции и связанная с ним продолжительность существования данной систематической формы являются факторами, определяющими характер повторяемости в онтогенезе признаков предков.



Рис. 3.8. Фриц Мюллер (1821–1897)

Важным новым моментом, внесенным Мюллером в понимание соотношения онтогенеза и филогенеза, явился его вывод о многообразии типов эмбриональной дивергенции. Помимо случая, когда первоначально сходные зародыши постепенно, в ходе индивидуального развития приобретают все больше черт различия, Мюллер обнаружил, что подчас зародыши родственных форм более всего отличаются на ранних этапах онтогенеза, в других же случаях расхождение признаков падает на середину развития; наконец, сходство может наблюдаться на средних этапах индивидуального развития, в то время как на ранних стадиях и во взрослом состоянии организмы могут быть различны.

Возрастающий интерес к филогенетической проблематике повысил в глазах исследователей значение закона рекапитуляции как метода филогенетического анализа. Этому особенно содействовал Геккель, который пришел к заключению, что ведущее значение для выяснения родственных отношений

между организмами имеют эмбриологические данные, ибо развитие особи есть воспроизведение истории вида. Абсолютизируя закон рекапитуляции, открытый Дарвином, Геккель дал свою формулировку биогенетического закона, который гласит: «Онтогенез является кратким и быстрым повторением филогенеза...».

Биогенетический закон в качестве важнейшей составной части метода тройного параллелизма широко использовался им в работе по созданию всеобъемлющего родословного древа, при решении проблем антропогенеза и разработке теории гастреи. Он стал ядром геккелевской теории рекапитуляции. Согласно этой теории онтогенез включает два типа признаков: палингенезы – признаки филогенетически далеких предков и ценогенезы – вторичные признаки, возникшие в результате приспособления к определенным условиям эмбриональной или личиночной жизни. Унаследованным от далеких предков палингенетическим признакам Геккель приписывал первостепенную роль при выявлении филогенетических отношений. Ценогенез – собирательное понятие, охватывающее совокупность процессов, затемняющих проявление палингенетических признаков. Ценогенезы возникают благодаря гетерохронии – нарушению последовательности филогенетических стадий во времени и гетеротопии – нарушению их последовательности в пространственном отношении.

Биогенетический закон верно схватил и отразил одну из сторон соотношения индивидуального и исторического развития: момент повторяемости. Геккель в большой мере способствовал распространению биогенетического закона в качестве средства, помогающего познавать филогению; это стимулировало интенсивную исследовательскую работу в эмбриологии, сравнительной анатомии, палеонтологии и в особенности в области филогенетики. Однако Геккель упростил трактовку явления взаимосвязи онтогенеза и филогенеза. По существу, в его формулировке биогенетический закон отражал одностороннюю связь между развитием особи и эволюцией вида, ибо Геккель ошибочно полагал, что филогенез является механической причиной онтогенеза и что существует полный параллелизм этих двух процессов. Наряду с другими причинами недостаточность геккелевской трактовки биогенетического закона, вытекавшая из механистического ограниченного представления его автора о характере взаимоотношений онтогенеза и филогенеза, сделала этот закон предметом острой и продолжительной дискуссии. В ней нашло отражение углублявшееся противоречие между объективной диалектикой природы и метафизическим мышлением естествоиспытателей, которое обострило борьбу между идеализмом и материализмом в биологии.

Морфологи-идеалисты, виталисты, биологи, разделявшие автогенетические представления, приложили немало усилий, чтобы дискредитировать биогенетический закон, в котором они справедливо усматривали надежную опору эволюционной теории. Они отрицали связь между онтогенезом и филогенезом вовсе или истолковывали ее в духе механицизма, идеалистической морфологии и витализма. Предпринимались попытки отыскать противоречие между биогенетическим законом и теорией естественного отбора, против-

поставить этот закон материалистическому решению проблемы целесообразности. Так, В. Гис (1870) утверждал, что изучение генеалогических отношений на основании эмбриологии должно быть навсегда прекращено, поскольку различные направления развития могут быть исчерпывающе объяснены через математически точный круг существующих способов роста. По представлениям А. Келликера (1864), изменение типичного хода индивидуального развития и появление вследствие этого новых форм обуславливается неким общим имманентным законом развития. В соответствии с ним он допускал, что без участия естественного отбора путем спонтанных скачков из зародыша губки может возникнуть гидроидный полип, из зародыша медузы – иглокожее, из зародыша сумчатого – грызун и т. п.

Вольф Г., предпринявший попытку экспериментально доказать несостоятельность дарвиновской концепции развития, усматривал в материалистической трактовке соотношения онтогенеза и филогенеза неразрушимое противоречие. Последнее сводится им к следующему. В развитии особи наблюдается известная «целестремительность»; процессы онтогенеза ведут к вполне определенному результату. Между тем в отношении филогенеза дарвинисты подобную «целестремительность» отрицают. Следовательно, происхождение целесообразности онтогенетических процессов остается дарвинистами необъясненным. С виталистических позиций вопрос этот получает у Вольфа следующее решение. Новое в эволюционном развитии впервые проявляется в онтогенезе; однако эти новые явления не следует относить к индивидуальному развитию, между ними и процессами онтогенеза, определяемыми наследственностью, существует коренное отличие.

Таким образом, период онтогенеза, в котором обнаруживается это первично целесообразное, «чуждое» появляющееся новое, не имеет, по Вольфу, никакого отношения к филогенезу.

Критическому обсуждению подвергли биогенетический закон и дарвинисты. Придавая принципу рекапитуляции важное значение, они стремились освободить закон от ошибочных наслоений и привести в соответствие с новыми фактами из области эмбриологии и сравнительной анатомии.

Так, А. Оппель (1891), проведя детальное сравнение различных органов у ряда позвоночных, находящихся на сходных стадиях эмбрионального развития, заключил, что онтогенез есть повторение филогенеза с поправкой на величину «онтогенетической разницы», т. е. отличия зародышевого развития потомков сравнительно с таковым у предков. Изменение эмбрионального развития обуславливается, по Оппелю, гетерохронией и субституцией. Обстоятельное изучение эмбрионального развития свиньи заставило Ф. Кейбеля (1897, 1898) усомниться в том, что в онтогенезе возможно воспроизведение всех филогенетических стадий. Согласно Кейбелю гетерохронии, ведущие к сдвиганию стадий во времени и к изменению эмбриональных органов, стирают следы филогенеза.

Принимая во внимание явление гетерохронии, Э. Менерт (1898) внес поправку в формулировку биогенетического закона: онтогенез есть измененное повторение филогенеза. Ранее к сходному выводу пришел В. В. Зален-

ский (1884), подчеркнувший, что организмы на всех этапах зародышевого развития, начиная с яйца, находятся под влиянием окружающих условий и вынуждены вести борьбу за существование. Заленский обратил внимание на неразработанность критериев разделения палингенезов и ценогенезов. Наличие ценогенезов дало К. Гегенбауру основание возражать против абсолютизации эмбриологического метода в познании филогении. Сам Гегенбаур отдавал здесь предпочтение сравнительно-анатомическому методу.

Дискуссия, вызванная биогенетическим законом, выявила необходимость критического отношения к нему, а накапливающиеся факты убедительно свидетельствовали о том, что онтогенез никогда не воспроизводит филогенез полностью, что течение онтогенеза в процессе эволюции видоизменяется под воздействием гетерохронии, гетеротопии, эмбриональных приспособлений, редукции и т. п. В результате представление Геккеля о том, что онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, было оставлено. Однако ядро биогенетического закона – принцип рекапитуляции – выдержало все испытания. В конце XIX в. названный принцип нашел также применение в филогенетических исследованиях в области морфологии растений, гистологии, физиологии и биохимии.

3.10. Перестройка сравнительной анатомии на основе Дарвинизма

Эволюционная теория привела к коренной перестройке теоретических основ всех морфологических дисциплин, но в разных дисциплинах эта перестройка шла с разной интенсивностью. Так, в гистологии и цитологии учение об историческом развитии микроскопических структур стало приобретать отчетливое выражение лишь в первой трети XX в. Иначе обстояло дело в сравнительной анатомии. Теория Дарвина дала мощный толчок развитию этой науки. По словам Гегенбаура, учение Дарвина оказало на нее более глубокое влияние, чем любая другая теория. С появлением дарвинизма начался новый период в истории сравнительной анатомии.

Дарвин переосмыслил основные теоретические концепции и понятия морфологии. Он трансформировал учение Оуэна об архетипе в представление о реальных предковых формах, давших начало современным группам организмов. Он дал принципиально новое истолкование учению о гомологичных органах (которое у Оуэна опиралось на идею архетипа), показав, что сходство последних является следствием общности происхождения. То же самое можно сказать и об аналогичных органах, сходство которых Дарвин объяснил кровным родством всего органического мира, накладывающим отпечаток на характер приспособительной эволюции систематически далеко отстоящих друг от друга групп. Под влиянием теории Дарвина морфологи и сравнительные анатомы обратились к изучению филогенетического древа. Теория Дарвина сделалась источником нового подхода к проблеме типа. Она

дала возможность понять, почему и в какой мере онтогенез повторяет историю данного вида, его филогенез. Это обстоятельство создало совершенно новые предпосылки для применения в сравнительной анатомии эмбриологического метода.

В последарвиновский период сравнительная анатомия достигает своего расцвета. В реформе сравнительной анатомии на основе дарвинизма приняли участие многие выдающиеся морфологи конца XIX – начала XX в. – К. Гегенбаур, Э. Геккель, М. Фюрбрингер, Ф. Бальфур, Т. Гексли, А. Гетте, А. Дорн, Я. ван Вай, Я. А. Борзенков, М. А. Мензбир, А. Н. Северцов и многие другие. Они подвергли критическому анализу основные понятия и концепции в области сравнительной анатомии.

3.10.1. Возникновение филогенетического направления в морфологии

Филогенетическое направление в морфологии решало одну из главных задач, которая встала перед морфологией после появления теории Дарвина, — отыскать филогенетические связи между организмами с целью установления родственных отношений, последовательности появления форм в ходе эволюции и доказать единство происхождения органического мира. Целый период в истории морфологии характеризуется сосредоточением усилий на решении проблем филогении. Сложившееся в морфологии филогенетическое направление наложило отпечаток и на сравнительную анатомию. Огромная по своим масштабам работа по изучению родословного древа растительного и животного мира потребовала создания нового метода исследования. Подобный метод, получивший название метода тройного параллелизма, был разработан основоположником филогенетического направления Геккелем (рис. 3.9). Статическому пониманию тройного параллелизма, сложившемуся в русле идеалистической морфологии додарвиновского периода, Геккель противопоставил эволюционное истолкование. Широкое применение при решении филогенетических вопросов в сравнительной анатомии нашел биогенетический закон.

В практике научной работы различные морфологические школы отдавали предпочтение разным сторонам метода тройного параллелизма. Геккеля и его последователей более всего привлекали эмбриологические данные, которые истолковывались в свете биогенетического закона. Гегенбаур и его школа наиболее надежной опорой для филогенетических выводов полагали сравнительно-анатомические материалы и «гомологический» метод. Палеонтологи основывали свои филогенетические схемы на изучении рядов ископаемых форм. Такая методологическая односторонность не могла не сказываться на достоверности филогенетических построений (хотя во многих случаях она была совершенно неизбежна, например, в случае неполноты палеонтологических данных).

В конце XIX в. появились первые капитальные исследования по эволюционной сравнительной анатомии, представлявшие собой переработку на-

копленного материала с позиции теории развития органического мира. В первую очередь здесь должно быть названо классическое руководство Гегенбаура по сравнительной анатомии позвоночных (1870).



Рис. 3.9. Эрнст Геккель (1834–1919). Фотография 1874 г.

Необходимость поиска новых путей, совершенствования методов исследования становилась все очевиднее. Новый принцип комплексного изучения организма как целого с учетом коррелятивных связей между системами органов, с использованием наряду со сравнительно-анатомическими материалами данных эмбриологии, палеонтологии, физиологии и экологии был выдвинут в конце XIX в. и успешно проведен одной из крупнейших мировых школ в сравнительной анатомии – школой А. Н. Северцова. Оригинальный курс преподавания сравнительной анатомии позвоночных, получивший мировое признание, был создан в России В. М. Шимкевичем (1904).

Гегенбаур стал основоположником школы, среди представителей которой особенно выделялся М. Фюрбрингер. Задачи эволюционной сравнительной анатомии Гегенбаур сводил к раскрытию плана строения и объяснению организации животных форм. Основным методом решения этой задачи он считал сравнительный метод. Гегенбаур высказался за строгое размежевание морфологии и физиологии как в методе, так и в задачах исследования. Сравнительно-анатомическим работам он придал филогенетическую направленность, провозгласив конечной целью исследования установление филогенетических связей.

Наиболее надежным средством к достижению этой цели он полагал раскрытие гомологии. Он отдал этому методу явное предпочтение в сравнении с эмбриологическим методом, хотя высоко ценил его значение. Пробелы в ряду сравнительно-анатомических структур, неизбежные при пользовании сравнительным методом, должны заполняться, по мысли Гегенбаура, эмбриологией. Правда, он находил, что ценогенезы снижают значение онтоге-

неза, так как явления индивидуального развития из-за них перестают служить безупречным источником для познания филогенеза. Тем не менее эмбриологический метод находил в сравнительной анатомии все более широкое применение.

Однако чем более усложнялись проблемы сравнительной анатомии, тем менее удовлетворяли использовавшиеся ранее методы. Не только чисто сравнительно-анатомический подход, но даже сочетание его с эмбриологическим методом не устраняло иногда сомнений в достоверности получаемых выводов. Трудности усугублялись продолжавшейся критикой биогенетического закона, который лежал в основе эмбриологического метода.

Морфологические воззрения Э. Геккеля

Под своеобразным углом зрения подошел вначале к решению проблемы перестройки морфологии Геккель, изложивший свои взгляды в обширном труде «Всеобщая морфология организмов» (1866). По его мнению, морфология благодаря дарвинизму должна превратиться в науку, поднимающуюся от описания органических форм к их объяснению. Анатомию Геккель разделил на *тектологию*, или науку об организме как структуре, состоящей из органических индивидуумов разного порядка, и *проморфологию*, или науку о геометрических формах этих индивидуумов. Согласно воззрениям Геккеля строение организмов может быть понятно с точки зрения геометрических и кристаллографических представлений и прежде всего с точки зрения представления о симметрии. Изучение осей и плоскостей симметрии организмов явилось основным содержанием проморфологии. Сам организм рассматривается в тектологии Геккеля как система соподчиненных единиц живой организации (пластиды – органы – антимеры и метамеры – индивидуумы – колонии). Подобные идеи не вызвали сочувствия. «Всеобщая морфология» не имела успеха; Геккель не развивал далее своих проморфологических идей и отдал предпочтение филогенетическому подходу.

В геккелевской проморфологии историки справедливо усматривают эклектическое сочетание теории Дарвина с отголосками натурфилософских воззрений Окена, Каруса и Бронна. Но вряд ли можно согласиться с крайними суждениями Э. Норденшельда, который категорически считал проморфологические идеи Геккеля «совершенно абсурдными» и сравнимыми «с самыми дикими фантазиями Окена». Между тем освобожденная от крайностей проморфология оказала в начале XX в. положительное влияние на морфологию. Проморфология была реорганизована В. Н. Беклемишевым и использована им при создании основ сравнительной анатомии беспозвоночных. Правда, одновременно проморфология развивалась и в русле идеалистической морфологии (А. Нэф, В. Тролль и др.).

3.10.2. Учение о гомологии

Среди многих проблем, подвергавшихся обсуждению в последарвиновский период, основными были проблемы гомологии и аналогии, происхождение

ния черепа и конечностей позвоночных, проблема решения филогенетических вопросов на материале сравнительной анатомии и, наконец, проблема типа.

Учение о гомологии органов называют подчас основой сравнительной анатомии (И. И. Шмальгаузен), что по отношению к сравнительной анатомии позвоночных, по-видимому, вполне справедливо. Свое подлинное значение это учение приобрело в связи с тем новым эволюционным смыслом, который Дарвин вложил в понятие гомологии. Последователи Дарвина – Геккель, Ланкестер и особенно Гегенбаур произвели перестройку учения о гомологии, обсуждение которого продолжается до настоящего времени.

Главные критерии гомологии были определены Геккелем и Гегенбауром: первый из этих критериев (филогенетический) требует общности происхождения, второй (онтогенетический) – происхождения органов из одной закладки. В согласии с этим представлением Гегенбаур называл гомологией отношение между двумя органами одинакового происхождения, возникшими из одного зачатка и обнаруживающими морфологическое сходство. Он предложил различать несколько видов гомологии в соответствии с существованием морфологического сходства разного порядка. Сходство однотипных органов, повторяющихся в организме одного и того же животного, получило название *общей гомологии*. Соответствие между органами различных животных, связанных общностью происхождения от одного органа далекого предка, получило наименование *частной гомологии*. На особый вид гомологии указал Л. Плате, выделивший случаи сходства органов, которые выполняют одинаковые функции, вследствие чего они развиваются параллельно и аналогично (*гомойология*). Примером гомойологии может служить сходство между лапами ихтиозавров, плезиозавров и китов.

В период становления эволюционной сравнительной анатомии в учение о гомологии были включены и некоторые ошибочные положения, отрицательно сказавшиеся на филогенетических исследованиях. Так, например, о гомологии судили на основании филогенетических соображений (Геккель), тогда как именно гомология, методически правильно определенная, должна служить показателем филогенетических отношений. Гегенбаур стал гомологизировать структуры представителей разных морфологических типов (например, нервную систему дождевых червей и членистоногих, экскреторные органы червей и позвоночных и т. д.).

Обоснование гомологичности зародышевых листков у разных животных послужило основанием для выдвижения принципа гомологизирования органов, развивающихся из сходных листков (Геккель). Вместе с тем были высказаны новые соображения относительно характера гомологического сходства. Геккель проводил различие между полной и неполной гомологией. Такого же деления придерживался Гегенбаур. Под полной гомологией Гегенбаур подразумевал сохранение соответствующими органами их положения и связей при условии преобразований формы, объема и других особенностей, а под неполной – сходство между частями соответствующих органов даже в случаях утери или, наоборот, прибавления отдельных частей этих органов.

Учение о гомологии составило фундамент эволюционной сравнительной анатомии. Наряду с эмбриологическим методом (биогенетический закон) «гомологический» метод помогал выяснению филогенетических отношений в животном мире. С помощью этого метода изучается филогения многих органов и систем. Несмотря на это представители идеалистической морфологии (А. Нэф, А. Мейер и др.) отказывались видеть в гомологии проявление кровного родства форм и истолковывали это явление в духе типологической школы как выражение изначального абстрактного «типового сходства».

3.10.3. Проблемы эволюции черепа и конечностей позвоночных

Возникновение эволюционной сравнительной анатомии, а затем и эволюционной морфологии обусловило новую постановку, а в конечном счете и научное решение одной из труднейших проблем морфологии – «проблемы головы». Сформулированная И. В. Гёте и Л. Океном «позвоночная теория» черепа была отвергнута Т. Гексли (1858). Руководствуясь филогенетическим методом, Гегенбаур вернулся к идее метамерного строения головы позвоночных, подкрепив ее сравнительно-анатомическими данными, полученными при изучении черепа низших позвоночных. Последующие работы эмбриологов и сравнительных анатомов, в особенности А. Гетте, Ф. Бальфура, Я. ван Вая,

А. Н. Северцова, Н. К. Кольцова, П. П. Иванова, Б. С. Матвеева, П. Г. Светлова, отчетливо выявили факт сегментации головной мезодермы. Было установлено, что голова позвоночных развивалась из переднего отдела тела (передней части осевого скелета) за счет преобразования некоторых жаберных дуг в челюстной аппарат, а позвонков – в осевую часть черепа.

Другой крупной сравнительно-анатомической проблемой была проблема происхождения и эволюции конечностей позвоночных. Интерес к этой проблеме определялся, между прочим, тем значением, которое она, в случае успешного разрешения, приобрела бы для понимания такого решающего момента в эволюции животного мира, как переход предков современных позвоночных из водной среды к наземному образу жизни. По своей сложности эта проблема не уступала «проблеме головы». Так же как и последняя, проблема эволюции конечностей решалась по-разному. Одна из первых гипотез была предложена Гегенбауром (1870) и получила название теории архиптеригия. Первичная пятипалая конечность, по Гегенбауру, произошла путем преобразования архиптеригия – плавника, состоящего из главной оси и отходящих от нее боковых лучей. Теория архиптеригия имела как сторонников, так и противников. Основным объектом спора стал вопрос о положении оси архиптеригия. Разногласия пытались преодолеть путем создания новых гипотез: пятипалую конечность стали выводить из плавника, лишённого главной оси; из плавника, имеющего всего один луч, и т. д.

Разногласия в представлениях о путях эволюции пятипалой конечности позвоночных были обусловлены несколькими причинами. Прежде всего ска-

зывался выбор объекта исследования. В зависимости от того, изучались ли хвостатые амфибии или рыбы, а также в зависимости от того, какая группа рыб теснее всего сближалась с амфибиями, морфологи приходили к различным филогенетическим выводам. Имело значение и то обстоятельство, что далеко идущие выводы делались на основе изучения ограниченного числа форм. Большую роль играл принятый метод исследования. Использование исключительно сравнительно-анатомического или исключительно эмбриологического метода приводило к различным результатам. Расхождения возникали также вследствие того, что те или иные авторы по-разному подходили к отбору важнейшего признака в строении конечностей, на основании которого высказывались суждения об их эволюции. Не было единства и в оценках значения составных элементов конечностей: одни и те же признаки одними принимались за палингенетические, другими – за новообразования. Наконец, гипотезы относительно филогении пятипалой конечности современных наземных позвоночных, как правило, основывались лишь на исследовании скелетных частей конечностей; развитие мускулатуры и нервов изучалось в этой связи реже.

Указанные трудности во многом были учтены и преодолены А. Н. Северцовым. Не ограничиваясь изучением какого-либо одного объекта, Северцов исследовал как рептилий, так и амфибий. Он также использовал оба метода – эмбриологический и сравнительно-анатомический, сопоставляя полученные таким путем факты с данными палеонтологии. Чтобы иметь возможность всесторонне судить о путях филогенеза, Северцов изучал развитие основных структур конечностей – мускулатуры, нервов и скелета – в их взаимной связи на всем протяжении онтогенеза.

В итоге Северцов подтвердил теорию архиптеригия, но внес в нее важные коррективы. Так, по Северцову, пятипалая конечность наземных позвоночных возникла из более расчлененной шести- или семипалой конечности предков современных амфибий, которая в процессе эволюции претерпела упрощение. Этот вывод был поддержан И. И. Шмальгаузенем, по мысли которого конечность предков наземных позвоночных объединяла в себе черты строения плавника и снабженной пальцами конечности.

Острые споры породил вопрос о происхождении самого архиптеригия. Гегенбаур предполагал, что плавники возникли из жаберных дуг, снабженных лучами. Против этого решительно возражал немецкий морфолог К. Рабль, предложивший свою теорию боковых складок, по которой парные конечности наземных четвероногих позвоночных выводились из сплошных боковых плавниковых складок, снабженных мускулатурой. В ходе эволюции складки расчленились и из них постепенно сформировались как две пары плавников рыб, так и конечности тетрапод.

3.10.4. Новая трактовка зоологических типов

Учение Дарвина внесло новое содержание в понятие «тип». Типы стали восприниматься как выражение главных направлений эволюционного процесса (Н. А. Холодковский, 1909).

Гексли Т., следуя дарвиновской трактовке типа, одним из первых преодолел оуэновскую схему архетипа, ранее принимавшуюся им. Отказался от рассмотрения типа как выражения высшей идеи и стал трактовать его с позиции учения об общности происхождения организмов и Геккель. Под влиянием дарвинизма Гегенбаур развил представление о типе как группе родственных организмов, дивергентно развивавшихся из одной первичной формы. Он различал семь типов (или стволов) животных, изобразив графически генеалогические отношения между ними.

Последующие сравнительно-анатомические и сравнительно-эмбриологические исследования утвердили в морфологии представление о типах как узловых пунктах в развитии, отражающих возникновение качественно нового уровня организации. К этому неизбежно вело, в частности, изучение путей эволюции животного мира и организации основных систематических подразделений.

Сравнительная анатомия беспозвоночных

Перестройка сравнительной анатомии беспозвоночных шла гораздо медленнее сравнительной анатомии позвоночных. Достаточно сказать, что теоретические основы этой науки начали формироваться только в XX в. Объясняется это в значительной мере исключительным систематическим и, соответственно, морфологическим многообразием мира беспозвоночных. Если позвоночные, включаемые в один подтип, объединены тесным родством, имеют общий план строения, то беспозвоночные разбиваются на несколько типов, глубоко различающихся по своей организации и связанных сложными и во многих случаях далеко еще не ясными филогенетическими отношениями. Существовали и методические трудности. На первых порах изучение сравнительной анатомии беспозвоночных велось преимущественно с помощью разработанного Гегенбауром метода гомологии. Используя гомологический метод, морфологи выдвинули в конце XIX в. гипотезы происхождения асимметрии брюхоногих, пятилучевой симметрии иглокожих (О. Бючли), возникновения билатеральной симметрии (А. Ланг) и т. п.

Но недостаточность методических приемов, выработанных Гегенбауром, давала себя чувствовать. Несравненно более широкое по сравнению с позвоночными распространение среди беспозвоночных явлений аналогии и конвергенции заставило искать дополнение к методу гомологии. В связи с этим заметно возрос интерес к проблеме аналогий.

Если Дарвин усматривал не только различие между гомологией и аналогией, но видел и объединяющую их основу, то его последователи, и прежде всего Геккель, начали противопоставлять эти понятия. Это обстоятельство вместе с тенденцией интерпретировать понятие аналогии в духе Оуэна, лamarкистских представлений и типологии вызвало серьезные затруднения в

анализе указанных явлений. Положение осложнялось трудностями в различении явлений конвергенции и параллелизма.

В исследованиях по морфологии беспозвоночных с особой остротой дала себя почувствовать недостаточность метода тройного параллелизма. Все эти трудности начали преодолеваются уже в XX в.

3.10.5. Кризис филогенетического направления в морфологии

Несмотря на то, что филогенетические построения, выполненные в 70–90-х годах XIX в., были далеко не всегда удачными, на базе новых методов удалось в чрезвычайно короткий срок выяснить родственные связи между многими группами организмов и создать в первом приближении родословное древо животного мира (Э. Геккель). Уже в процессе этой работы стали возникать трудности методического и методологического характера. Уточняется понимание биогенетического закона. Идут поиски объективных критериев гомологии. Чем глубже проникало эволюционное учение в морфологию, чем более сложные филогенетические проблемы возникали перед морфологами, тем яснее становилось, что без основательного знания морфологических закономерностей эволюционного процесса трудно продолжать изучение вопросов филогенетики. Ряд таких закономерностей был открыт в процессе филогенетических исследований (например, закон смены функций А. Дорна, принцип субституции Н. Клейненберга и т. д.), однако систематическое изучение морфологических закономерностей эволюции не велось. Сказалась тенденция сводить морфологию к физиологии. Оживилось идеалистическое направление в морфологии, появилось неовиталистическое течение (Г. Дриш и др.). Позиции филогенетической морфологии ослаблялись вследствие проникновения в нее идей и традиций немецкой натурфилософии, влияние которой особенно заметно отразилось на творчестве основоположника филогенетического направления Геккеля.

Сложившаяся ситуация отнюдь не означала, что филогенетическое направление себя исчерпало или даже, как утверждали представители идеалистической морфологии, обнаружило свою несостоятельность. Скорее это был кризис роста. Формирование нового направления – эволюционной морфологии, положившей начало систематическому изучению проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, главных направлений эволюции, корреляции, редукции, эволюции онтогенеза и других закономерностей эволюционного процесса, подвело новую теоретическую основу под филогенетику. Наличие общей задачи построения родословного древа животного мира послужило платформой для сближения прежде отдаленных морфологических дисциплин – палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Последнее обстоятельство дало А. Н. Северцову основание предположить, что в конце концов названные разделы морфологии составят единую науку – филогенетическую морфологию. В XX в. филогенетическое направление не только не прекрати-

ло своего существования, но, наоборот, продолжает плодотворно развиваться.

Сравнительная анатомия животных сложилась как самостоятельная наука задолго до появления учения Дарвина. К середине XIX в. она достигла высокого уровня развития. Что же внесла в эту науку эволюционная теория?

Сразу после опубликования «Происхождения видов» интерес к сравнительной анатомии резко возрос. Факт этот ни у кого не вызывает сомнений. Но в оценке состояния этой дисциплины в конце XIX – начале XX в. мнения сильно расходятся. Так, по мнению А. А. Любищева (1962), ее репутация к концу XIX в. очень упала. Норденшельд Э., имея в виду морфологические исследования на базе дарвинизма, утверждал, что в 70-80-е годы XIX в. противники эволюционной теории уже сказали свое последнее слово, в то время как приверженцы не видели еще никаких трудностей в ее использовании.

Причин падения интереса к сравнительной анатомии было несколько. Среди них следует назвать кризис филогенетического направления, развитие экспериментального направления в морфологии, развитие прикладных направлений, оживление идеалистических течений. Сказалась и неудовлетворенность формулой Геккеля «филогенез есть механическая причина онтогенеза», которая первоначально воспринималась как ключ к каузальному объяснению многих биологических явлений. Все это, несомненно, отразилось на развитии сравнительной анатомии и морфологии в целом, однако не только в отрицательном, как подчас полагают, смысле.

На определенном этапе указанные факторы сыграли свою роль, заметно снизив к концу века прежде весьма повышенный интерес к сравнительной анатомии, от которой ожидали больше, чем она могла дать. Оказалось, что эволюционная теория дает метод, с помощью которого можно найти подход к решению проблемы, но не готовый ответ.

Те, кто рассчитывал на легкий успех, пережили известное разочарование, но в целом морфология от подобного усложнения только выиграла.

То же самое можно сказать относительно влияния на сравнительную анатомию (и морфологию в целом) экспериментального направления, проникновения в биологию физики, химии и т. п. Если смотреть широко на развитие науки в целом, то становится ясным, что отток сил и переключение в конце XIX в. внимания на новые области исследования имели, в конечном счете, положительное значение для развития морфологии.

Подчинение исследовательской работы в области сравнительной анатомии вначале запросам филогенетического направления, а затем эволюционной морфологии вовсе не означало, что с победой теории Дарвина сравнительная анатомия в какой-то мере утратила свое значение как самостоятельная наука и была поглощена учением об историческом развитии животного мира. Изучение эволюции организмов действительно стало в последарвиновский период важнейшей задачей сравнительной анатомии. Сравнительно-анатомические доказательства эволюции прочно вошли в учение об историческом развитии организмов. Однако это не означало для сравнительной анатомии потери самостоятельности. Наоборот, получив научную основу в виде

теории Дарвина, сравнительная анатомия обрела неведомые ей раньше перспективы и тем самым укрепила свое право на существование. Что же касается сравнительной анатомии беспозвоночных, то ее формирование как подлинно научной дисциплины относится к середине XX в.

3.11. Развитие филогенетической систематики животных

Вторая половина XIX в. отмечена бурным развитием систематики.

С момента опубликования теории происхождения видов Дарвина вопрос о том, действительно ли в природе происходит эволюция и являются ли современные животные и растительные организмы потомками общих предков, оказался в центре внимания биологов. Неудивительно, что научные интересы систематиков этого периода были сосредоточены главным образом на филогенетических исследованиях. Такая направленность исследований способствовала, с одной стороны, более полному обоснованию эволюции в органическом мире, с другой – привела к упрочению и распространению особого способа изображения филогенетических связей в виде так называемых родословных деревьев.

Метод изображения отношений организмов при помощи разветвленных схем применялся в самой общей форме и раньше. Намек на него встречается уже в работе П. С. Палласа «Elenchus Zoophytorum» (1766). Ламарк в дополнениях к первому тому «Философии зоологии» привел графическое изображение родственных связей между различными группами животных в виде ветвящейся схемы. В 1829 г. Э. И. Эйхвальд в своем курсе зоологии поместил схему животного мира в виде ветвящегося дерева.

3.11.1. Представления Ч. Дарвина и Э. Геккеля о принципах естественной систематики

Вопросы систематики занимали в творчестве Дарвина значительное место. Ему принадлежит, в частности, систематическое исследование подкласса усоногих раков. Вполне понятно, что, занимаясь практической систематикой, Дарвин изучил наиболее распространенные в то время классификационные схемы. Например, уже в первой «Записной книжке» (1837–1838) Дарвин анализировал числовые циклические системы У. Мак-Лея и его продолжателей – Э. Фриса и Э. Ньюмена. Эти крайне искусственные системы привлекли внимание Дарвина тем, что в них отмечалось наличие аналогичных признаков у организмов, живущих в сходных условиях. В «Происхождении видов» Дарвин вернулся к анализу числовых систем, причем им руководило стремление выделить их рациональное зерно – идею параллелизма, иногда наблюдаемую «в числе подгрупп различных классов», которая появляется у видов различных классов в результате их приспособления «к жизни в одной

из трех сред – на суше, в воздухе или в воде...». Дарвин писал, что «натуралист, сталкиваясь с параллелизмом подобного рода, произвольным увеличением или уменьшением значения групп в разных классах (а весь наш опыт говорит нам, что установление этого значения все еще совершенно произвольно), может легко расширить этот параллелизм, и отсюда, по всей вероятности, произошли различные системы классификаций, в основу которых положены параллельные деления на три, на четыре, на пять, на семь и т. д.». С пониманием относясь к идее числовых циклических классификаций, Дарвин в то же время прекрасно осознавал всю искусственность этих построений. На вопрос о том, какая система организмов может быть названа естественной и какие принципы должны быть положены в ее основу, Дарвин уже в 1842 г. определенно отвечал: «...естественная система должна основываться на генеалогии». Одновременно он указал на значение сравнительно-анатомических, эмбриологических и палеонтологических данных для выяснения истинного родства животных. Более полные соображения о принципах и методах естественной классификации были высказаны им в «Происхождении видов»: «... я думаю,— писал он,— что общность происхождения, единственная известная причина близкого сходства организмов, и есть та связь между ними, которая, хотя и выражена разными степенями изменений, до некоторой степени раскрывается перед нами при помощи наших классификаций». И далее: «Расширив пользование идей общего происхождения, которое, несомненно, представляет собой единственную известную причину сходства организмов, мы поймем и то, что разумеется под естественной системой: это – попытки генеалогической классификации, в которой разные степени приобретенного различия выражаются в терминах – разновидности, виды, роды, семейства, отряды и классы».

Ревностным поборником филогенетического направления в систематике был Э. Геккель. Под влиянием его работ значение данных анатомии, палеонтологии и особенно онтогении для установления родства между систематическими группами получает широкое признание. Опираясь на метод тройного параллелизма, Геккель обосновал возможность построения естественной системы в виде генеалогического древа. Он же первый построил «обобщающее филогенетическое древо» органического мира ([рис. 3.10](#)).

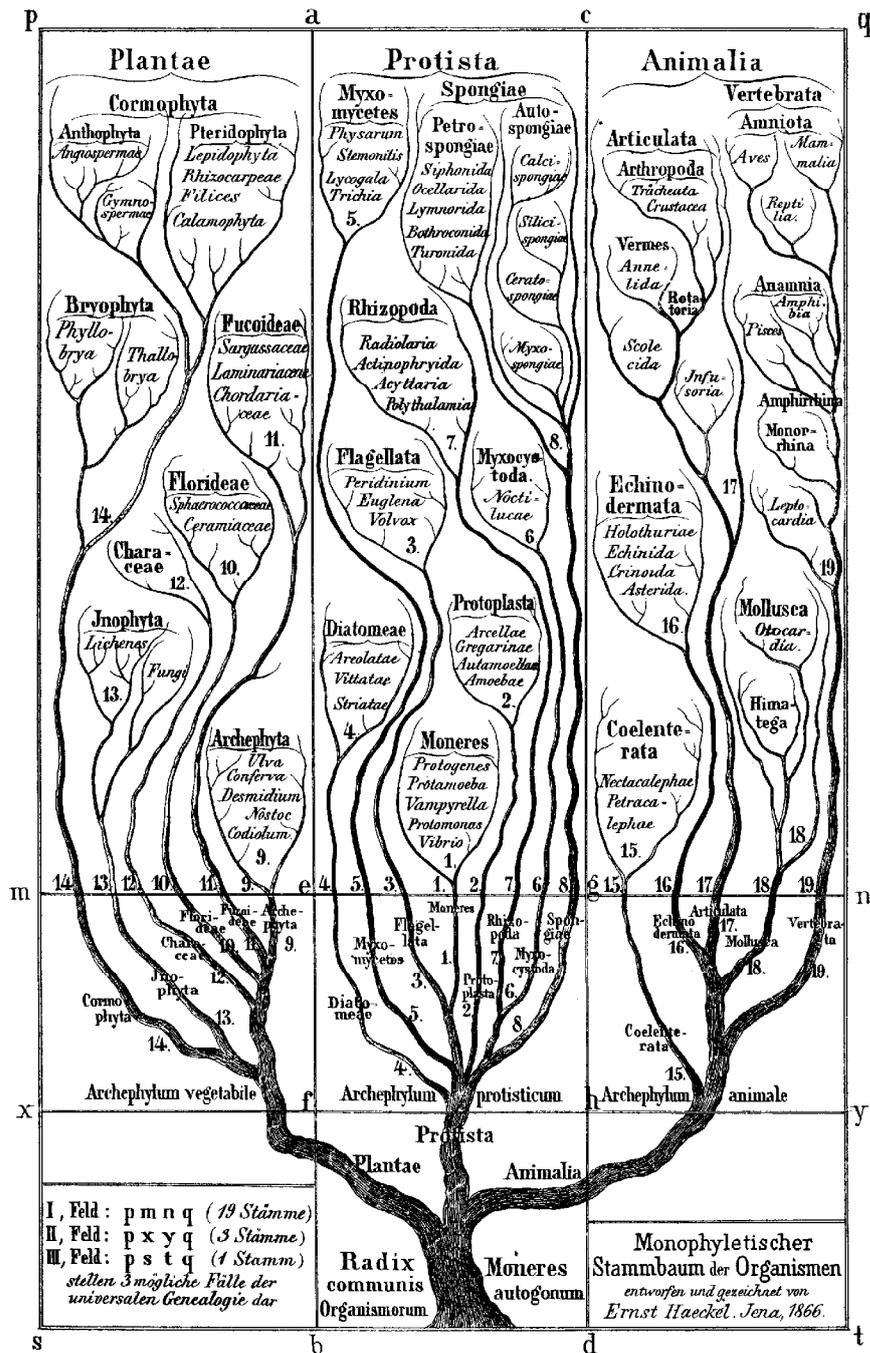


Рис. 3.10. Филогенетическое древо по Э. Геккелю (1866)

Геккель пришел к выводу, что различные категории систематики являются искусственными подразделениями и что различия между ними не абсолютны, а относительны. Он рассматривал главные систематические категории как самостоятельные стволы (Stämme, Phyla), каждый из которых развивается из собственного единого корня. Все формы, относящиеся к одному стволу (типу), т. е. классы, отряды, семейства, роды и виды, рассматривались Геккелем как потомки общего «самовоспроизводящего первичного организма».

Основную цель филогенетических исследований Геккель видел в прослеживании родственных связей между формами и построении родословного древа органического мира. С помощью этих «древ» он стремился воссоздать общую картину эволюции. Родство между формами, относящимися к одному типу, Геккель усматривал не в «плане строения», а в их происхождении от общего предка. Благодаря наличию промежуточных ступеней они находятся друг с другом в непрерывной связи. Определяя сущность и значение естественной системы организмов, Геккель писал, что существует единственная сложная система организмов, выражающая реальные соотношения между ними. Эти реальные соотношения связывают все живущие и вымершие организмы в главные группы естественной системы, которые имеют генеалогическую природу. Их родство по форме есть и родство по крови. Вследствие этого естественная система организмов есть их родословное «древо», или «генеалогия».

Геккель делил органический мир на три царства – протистов, животных и растений. Его родословное древо начиналось единым стволом и завершалось детализированными ветвями для отдельных типов, классов и даже отрядов. В пределах ветвей были объединены все организмы, в общем происхождении которых от единого предка Геккель не сомневался. Он утверждал, что ветви в самых общих чертах соответствуют тем «большим», или «главным, классам», для которых Дарвин также допускал только кровное родство. Величину расхождения этих ветвей он определял степенью отклонения родственных по крови организмов друг от друга и от общей родовой формы. Последовательно распространяя этот принцип на весь органический мир, Геккель вслед за Дарвином пришел к утверждению об общем происхождении обоих царств – животного и растительного.

В основании разработанного Геккелем родословного древа животного мира помещены так называемые монеры – воображаемые доклеточные безъядерные организмы. Далее следуют первичные одноклеточные организмы («амебы»), клеточные колонии («морeadы») и полые шары («бластеады»). Следующий этап эволюции, приведший к образованию многоклеточных, связан, по Геккелю, с появлением их общего гипотетического предка – гастреи. Следующими последовательными ступенями развития, приводящими в итоге к человеку, являются плоские, круглые и кишечно-жаберные черви, первичнохордовые, бесчерепные, круглоротые, первичные (селахии), хрящевые и двоякодышащие рыбы, первичные земноводные, чешуйчатые гады, первичные пресмыкающиеся, млекопитающие-рептилии, первичные млекопитающие, сумчатые, полуобезьяны, собакоголовые и человекоподобные обезьяны и, наконец, обезьяноподобные люди.

В филогенетических схемах Геккеля было много произвольного. Недостающие научные данные о переходных группах Геккель щедро восполнял богатой фантазией. Виной многих неточностей и прямых ошибок в его системе была склонность к поспешности в филогенетических обобщениях. Главный же источник погрешностей коренился в односторонности его метода. Геккель слишком переоценивал данные онтогенетического развития, прида-

вая им абсолютное значение, а в самом онтогенезе видел только одну сторону – пассивное отражение филогенеза. Однако в целом исследования Геккеля сыграли выдающуюся роль в разработке филогенетической систематики.

3.11.2. Эмбриологическое направление в систематике

Наряду с филогенетическим направлением в систематике второй половины XIX в. продолжали развиваться эмбриологическое и традиционное типологическое направления.

Как было указано, основы эмбриологического направления в систематике были заложены еще в 20-е годы XIX в. К. М. Бэр. Особое развитие это направление получило под влиянием эволюционного учения. В данных эмбриологии Дарвин и его последователи видели наиболее веские и точные доказательства родства организмов.

Даже два главных подразделения усоногих – стебельчатые и сидячие – как ни сильно разнятся они по своему наружному виду, имеют личинки, едва различимые на любой стадии их развития, отмечал Дарвин.

Крайним выражением этого направления было построение ряда классификационных схем на основе одного эмбриологического критерия. Примером может служить искусственная система животных крупнейшего бельгийского гистолога второй половины XIX в. Э. ван Бенедена. Она была основана на различных формах дробления желтка. Исходя из одного этого признака ван Бенеден выделил не только классы, но даже разбил отдельные семейства (например, семейство бокоплавов) на несколько групп, распределив их по различным отделам.

Идея создания естественной системы животных на основе одного лишь эмбриологического критерия была так сильна, что ей отдали дань даже Геккель и Гексли. Так, в 1873 г. Геккель, подобно ван Бенедену, предложил систему животных, базировавшуюся целиком на различных формах дробления желтка. Односторонний подбор систематических признаков снова привел к неудаче. Так, в одном подразделении оказались животные (губки, медузы, нематоды, многие иглокожие, плеченогие, оболочники и бесчерепные), относящиеся не только к различным классам и отрядам, но даже к разным типам. В другом подразделении вместе с сифонофорами, ктенофорами, планариями, кольчатыми червями и большинством моллюсков находились круглоротые, ганоидные и амфибии.

Более удачную эмбриологическую систему предложил Т. Гексли (1874). При ее построении он впервые ввел понятия вторичноротые (*Deuterostomia*) и энтероцельные (*Enterocoelia*). В дальнейшем систематики использовали эти термины в несколько ином толковании. Однако сама попытка Гексли классифицировать животных на основе таких черт развития, как способы образования полости тела и вторичного рта, свидетельствовала об осознании им необходимости использования в систематике филогенетических признаков.

В системе Гексли *Deuterostomia* в зависимости от способа образования вторичной полости тела подразделялись следующим образом:

1) *Schizocoelia*, у которых полость рта образуется расщеплением мезодермы (*Arthropoda*, *Annelida*, *Mollusca*, *Bryozoa*);

2) *Enterocoelia*, у которых полость тела развивается энтероцельным путем, т. е. за счет выпячивания кишечника (*Chaetognatha*, *Brachiopoda*, *Enteropneusta*, *Echinodermata*);

3) *Epicoelia*, у которых внутренняя и внешняя полости тела имеются хотя бы на стадии личинки (*Tunicate*, *Leptocardia*, *Vertebrate*).

Гексли относил к вторичным животным *Polychaeta*, *Arthropoda*, *Mollusca*, *Brachiopoda* и *Bryozoa*, считая, что дефинитивный рот является у них новообразованием, а полость тела возникает в результате расщепления мезодермы. Этой группе в его системе противопоставлялись животные с общей полостью тела – *Scolecimorfa*, которые объединяли *Platodes*, *Nematodes*, *Olygochaeta*, *Hirudinea*, *Rotifera* и *Gephyrea*. Такое подразделение было очень неудачным и повлекло за собой ряд ошибок. Например, класс пиявок (*Hirudinea*) был выведен из подтипа кольчатых червей (*Annelida*) и искусственно перенесен в группу *Scolecimorfa*.

Выяснить причины неудач, постигших авторов эмбриологических классификаций, пытался уже Ф. Мюллер. Он отмечал (1864), что «эмбриоманы» весьма односторонне подходили к оценке эмбриональных признаков организмов, совсем не учитывая тех отношений и соотношений, которые возникали между развивавшимся индивидуумом и внешними условиями. Он указывал, что так как эмбриология еще только начинала свое развитие, то многие положения этой науки, на основании которых строились классификации, еще не были окончательно установлены, а иногда были просто неверными.

Таким образом, все попытки построения эмбриологических классификаций окончились неудачно. В дальнейшем от эмбриологических систем в таксономии сохранилось очень немногое. Примером могут служить такие подразделения, как *Diploblastica* и *Triploblastica*, *Protostomia* и *Deuterostomia*.

3.11.3. Пересмотр основных типов в систематике животных

После того как к концу XIX в. в основном закончился период бурного открытия и описания новых видов, родов и отрядов, систематики начали пересматривать и перестраивать уже существующие таксономические группы. Такие перестройки не всегда были оправданы. Нередки были случаи, когда дополнительно вводимые подразделения, как, например, группа *Nephridia* в системе Перье (1893) или тип *Appendiculata* в классификации Ланкестера (1900), носили искусственный характер и лишь вносили путаницу в естественные отношения между организмами. Понятно, что подобные группировки не могли удержаться в систематике на сколько-нибудь продолжительное время. Однако ряд систем, в первую очередь схемы, предложенные Гексли (1875), Клаусом (1877), Геккелем (1894–1896) и Ланкестером (1890–1891),

имели большое распространение и являлись в какой-то мере исходными для будущих построений.

В классификации, предложенной Гексли, животные разделялись на восемь типов: 1) *Protozoa* (*Rhizopoda*, *Sporozoa*, *Porifera*); 2) *Infusoria* (*Infusoria* + *Mastigophora*); 3) *Coelenterata*; 4) *Annuloida* (*Plathelminthes*, *Nemathelminthes*, *Rotifera*, *Echinodermata*); 5) *Annulosa* (*Arthropoda* и *Annulate*); 6) *Molluscoidea* (*Brachiopoda*, *Polyzoa* и *Tunicate*); 7) *Mollusca*; 8) *Vertebrate*.

Как видно из приведенной классификации, иглокожие были объединены с низшими червями (плоскими и круглыми), сюда же отнесены коловратки. Такое странное объединение объяснялось тем, что в данном случае учитывались лишь данные сравнительной эмбриологии, обнаружившие якобы сходство личинок плоских червей, иглокожих и коловраток. Губок Гексли рассматривал как колониальных простейших, вследствие чего они были отнесены к типу *Protozoa*. В системе была еще одна существенная неточность: простейшие разделялись на два типа – *Protozoa* и *Infusoria*. К последним были присоединены жгутиковые. В основе такого деления лежало ошибочное представление о том, будто макронуклеус инфузории является яичником, а микронуклеус – семенником.

В 80–90-х годах XIX в. широкое распространение получила система К. Клауса, которая в упрощенном виде использовалась даже специалистами нашего века. Клаус (1877) разделил весь животный мир на девять типов: 1) простейшие; 2) кишечнополостные вместе с губками; 3) иглокожие; 4) черви; 5) членистоногие; 6) моллюски; 7) моллюсковидные; 8) оболочники; 9) позвоночные. В этой системе губки еще не были выделены в самостоятельный тип, а продолжали рассматриваться как отдельный класс кишечнополостных. В системе, предложенной в 1894 г. Геккелем, количество типов было увеличено до десяти. Губки впервые были выделены в особый тип, который сохранился до настоящего времени.

Еще более сложной была система Ланкестера, в которой количество типов достигало 11. Весь животный мир был разбит в ней на два подцарства – простейших с одним типом и многоклеточных, куда входили все остальные типы. Многоклеточные животные, в свою очередь, составляли два раздела: *Parazoa* (только губки) и *Enterozoa* (все остальные многоклеточные). В *Enterozoa* были выделены две «ступени» – *Enterocoela* — кишечнополостные и *Coelomata*, куда входили все типы, кроме простейших, губок и кишечнополостных. Черви были разбиты на три самостоятельных типа – плоских, круглых и кольчатых. Это деление сохранилось во многих современных системах.

Создание «больших» естественных систем

В итоге к концу XIX в. в систематике животных благодаря прогрессу филогенетического направления были созданы необходимые предпосылки для построения «большой» естественной классификации животных, основанной на генетических признаках. Попытки построения такой системы явились конкретным воплощением идеи создания целостной картины филогенетического родства организмов, которая имела широкое распространение среди систематиков конца XIX – первой половины XX в.

При создании «больших» систем учитывалось несколько главных признаков строения животных (образование дифинитивного рта, способ закладки вторичной полости тела, соотношение главной оси тела и оси гастрюлы), определявших их генетическое родство. В соответствии с этими признаками К. Гроббен (1908) и Б. Гатчек (1888, 1911) подразделяли двусторонне-симметричных животных на первичноротых (Protostomia) и вторичноротых (Deuterostomia), энтероцельных (Enterocoelia) и эктероцельных (Ecteroocoelia), первичноостных (Protaxonia) и разноостных (Heteraxonia).

Как видно, термины «энтероцельные» и «неполные» использовались Ланкестером не в современном значении. В настоящее время энтероцельными называют тех животных, которые характеризуются энтероцельным способом закладки целома. Поэтому к ним не могут быть отнесены кишечнополостные. Под целомными теперь подразумеваются лишь вторичнополостные животные.

Важную роль при выделении высших таксономических категорий сыграла «трохофорная теория», автором которой был Б. Гатчек (1888). Согласно этой теории большое филогенетическое значение придавалось личинке кольчатых червей – трохофоре, которая рассматривалась как «онтогенетическое повторение» (В. А. Догель, 1947) строения предков кольчатых червей. Наличие стадии трохофорообразной личинки и сходное дробление яиц связывало плоских червей и коловраток, с одной стороны, с кольчецами и моллюсками с другой.

Все «большие» зоологические системы подразделяются обычно на две группы в зависимости от того, какое значение авторами этих систем придается признакам вторичноротости и энтероцельному способу закладки целома. К первой группе относят системы Гатчек-Гроббеневского направления, сторонники которого отделяли первичноротых от вторичноротых на уровне кишечнополостных. К. Шнейдер (1902) пошел еще дальше; он утверждал, что первичноротые и вторичноротые животные имеют независимое происхождение. Авторы систем второй группы считали, что признаки вторичноротости и энтероцельного способа закладки целома у животных, примыкающих к червям, развивались конвергентно. Поэтому в системах этого направления энтероцельные вторичноротые животные вместе с энтероцельными и первичноротыми объединялись в один тип и даже в один класс.

Рассмотрим вначале системы второго направления, берущие свое начало от классификаций Клауса, Гексли, Геккеля и Ланкестра.

Последователь Геккеля зоолог А. Ланг, развивая гипотезу о происхождении турбеллярий от ктенофорообразных предков, использовал ее для объяснения филогенеза кольчатых червей. В опубликованной им системе (1888-1894) беспозвоночные были разделены на семь типов. Первый тип – простейшие; второй тип – зоофиты, или кишечнополостные, куда в виде одного из классов были включены губки; третий тип – плоские черви состоял из трех классов: турбеллярий, сосальщиков и лентецов; четвертый тип червей объединял шесть классов: немертин, круглых червей, кольчецов, переднеанальных, а также коловраток и щетинкочелюстных; пятый тип – членистоногие; в

шестом типе были сгруппированы моллюски; в седьмом – иглокожие. В типе червей были объединены круглые и кольчатые черви с червеобразными кольчатками, щетинкочелюстными, которые являлись переходными группами ко вторичноротым животным. Подобное же деление червей на два типа (*Platodes* и *Vermes*) встречается в системе В. Кюкенталя (1898). Таким образом, Ланг и Кюкенталь смешивали в объемистом типе первично- и вторичноротых, энтеро- и эктероцельных животных.

Среди русских зоологов «трохофорную теорию» поддерживал Н. А. Холодковский, что нашло отражение в предложенной им системе животных (1905). Тип *Vermes* состоял у него из пяти подтипов и объединял червей, начиная от бескишечных турбеллярий и кончая кольчатými. Кишечнодышащие животные были в виде дополнения отнесены к типу иглокожих. Но сами иглокожие помещались между первичноротыми животными на большом удалении от типа хордовых. Последний был разделен на три подтипа – оболочников, бесчерепных и позвоночных. Губок и червеобразных Холодковский выделял в отдельные типы.

В системах первого направления была сделана попытка сочетать порядковое перечисление типов, филогенетическое «древо» и удобную определительную таблицу, что привело к созданию дробных систематических категорий (*Cladus*, *Subregnum*, *Divisio*, *Phylum* и *Subphylum*). Эти неоправданные усложнения вызвали, как выразился Н. Н. Плавильщиков, «перетасовку» крупных таксономических категорий и исказили истинные объемы типов.

Основоположник этого направления Б. Гатчек в 1888 г. предложил классификацию, основанную на принципах симметрии и на трохофорной теории. Многоклеточные животные разделялись у него на первичноротых (*Protaxonia*), куда входили губки, стрекающие, ктенофоры, и разноостных (*Heteraxonia*), объединявших трохофорных, иглокожих и хордовых. В группу трохофорных (*Zygoneura*) Гатчек ввел червей, червеобразных, моллюсков и членистоногих. Этим животным помимо трохофорной стадии развития или трохофорной организации взрослого животного объединяла общность строения двусторонне-симметричной нервной системы. В этой системе почти полностью было выдержано деление животных на первично- и вторичноротых.

В 1911 г. Гатчек предложил второй вариант классификации, в котором ясно проявилось желание автора совместить определительную таблицу и филогенетическую систему. Он применил своеобразный принцип формирования высших группировок на основании «плана строения», «типа развития» и «типа организации». Вследствие этого система Гатчека отличалась серьезными изменениями в объемах типов, а подтипы четвертого подразделения, «тип организации», представляли сочетание типов, подтипов и классов обычных систем.

Но попытка Гатчека изменить объем систематических категорий оказалась неудачной. В этой системе он провел разграничение стрекающих и ктенофор, считая, что эти ветви полостных животных отличаются различными способами образования мезобласта, вследствие чего генетически они якобы совершенно независимы. Все черты их сходства, по мнению Гатчека, можно

было объяснить явлениями конвергенции. Таким образом, Гатчек и Шнейдер воплотили на конкретном материале идею дифелитического происхождения многоклеточных животных, выдвинутую еще Ламарком.

Идеи Гатчека положил в основу своей системы К. Гроббен (1905). Эта система в переработанном и дополненном виде была опубликована им совместно с К. Клаусом в 1916 г. В этой классификации также имелись надтиповые группировки (Subregnum, Divisio, Phylum, Subphylum). Отличие этой системы от гатчевской заключалось в той трактовке, которая давалась в ней понятиям Ecterozoa, Enterocoelia, Protostomia, Deuterostomia. Гатчек в своей системе разделил червеобразных на две группы, одну из которых (Brachiopoda) он отнес к Enterocoelia, другую (Phoronida и Bryozoa) – к Ecterozoa. Учитывая, что все Vermoidea-Tentaculata являются первичноротыми животными, а способ закладки целома у Phoronida и Bryozoa еще окончательно не установлен, специалисты признают разделение типа искусственным. Гроббен (1916) сосредоточил весь ряд (Ciadus) Tentaculata в типе (Phylum) первичноротых животных, что является более естественным. Основные подразделения систем Гатчека – Гроббена были использованы многими зоологами (А. Гетте, К. Тендером, В. М. Шимкевичем и др.).

В итоге можно сказать, что попытки систематиков второй половины XIX в. построить «большую естественную классификацию» животных не увенчались успехом. Главная причина неудачи состояла в том, что большинство авторов стремилось совместить в одной схеме два направления систематики – филогенетическое и типологическое. Сочетание в их системах отдельных этапов филогенетического развития и чисто классификационных двумерно расположенных таксонов часто приводило к созданию таких группировок, которые не отражали естественных генеалогических связей между животными.

Это порождало споры среди зоологов о характере создаваемых систем – считать их искусственными или естественными. Зенкевич Л. А. писал в связи с этим, и в настоящее время всякая система является более или менее искусственной; чем более она основана на филогенетических взаимоотношениях, тем она менее искусственна; мериллом же искусственности системы является недостаточное использование признаков, свойственных организму, и неправильная их оценка. Филогенетическая система должна быть синтезом наибольшего возможного числа признаков. И в силу этих моментов искусственных систем может быть сколько угодно, а филогенетическая система только одна, поэтому правильнее всего эту последнюю называть естественной, т. е. дающей представление о естественной близости между отдельными группами.

Дальнейшее расширение и совершенствование методов выявления генеалогической близости между отдельными группами, а тем самым достижение новых успехов в построении естественной классификации животных произошло уже в XX столетии.

3.12. Развитие физиологии животных и человека

3.12.1. Общая характеристика развития физиологии XIX в.

В XIX в. в физиологии произошел коренной перелом. Он был подготовлен предшествующим развитием как физиологии, так и тех смежных наук – физики, химии, анатомии, гистологии, эмбриологии, успехи которых легли в основу дальнейшего прогресса науки о функциях организма человека и животных. На смену «романтической», по меткому выражению Ф. Мажанди, физиологии, основанной на натурфилософии Шеллинга и руководствовавшейся априорными схоластическими представлениями об организме, пришла экспериментальная физиология. Экспериментальный метод физиологических исследований, сочетаемый с количественным анализом изучаемых явлений и графической их документацией, стал основным в познании жизнедеятельности организма. С его широким внедрением в физиологию были связаны все выдающиеся достижения этой науки в XIX столетии.

Для развития физиологии имели исключительное значение важнейшие достижения естествознания XIX в.: успехи органической химии, открытие клеточного строения организма, установление закона сохранения энергии и теория развития органического мира.

В начале XIX в. весьма распространенным было представление, что химические соединения в живом организме принципиально отличны от неорганических веществ и что химик никогда не сможет их создать вне организма. Так, И. Мюллер писал, что органическая материя никогда не может возникнуть из механического соединения отдельных кусочков неорганической материи там, где они случайно собираются; только сила, которая одушевляет органические тела, в состоянии произвести этот синтез. Аналогичного взгляда придерживался и крупнейший химик того времени Берцелиус. В 1827 г. он утверждал, что нельзя питать надежду, будто когда-либо удастся производить органические вещества. Но прошел только год после выхода в свет книги Берцелиуса, как Ф. Велер вне организма в пробирке синтезировал органическое соединение – мочевины (1828). Этим самым был нанесен сокрушительный удар виталистическим представлениям.

Всего через 16 лет после работы Велера Ю. Либих в «Письмах о химии» (1844) утверждал: «...со временем мы найдем средства произвести хинин и морфий со всеми их свойствами, как равно и те соединения, из коих составлены белковина и фибрин животных мускулов».

Проникновение в физиологию химических методов исследования сделало возможным изучение процессов обмена веществ, лежащих в основе жизнедеятельности организма.

Исключительное значение для физиологии и естествознания в целом, как уже было сказано, имело открытие закона сохранения энергии, осуществ-

вленное врачом Р. Майером, физиком Д. Джоулем и физиком и физиологом Г. Гельмгольцем.

Поводом к работам Майера послужило наблюдение, сделанное им во время плавания судовым врачом на Яву. Он обнаружил, что в тропиках венозная кровь имеет более алый цвет, и объяснил это явление существованием прямой связи между потреблением организмом кислорода и образованием тепла. Раздумывая над этим и рядом других фактов, Майер пришел к заключению, что в ходе жизненных процессов происходит только превращение веществ и «сил» (энергии), но не их созидание. В дальнейшем Майер определил (правда, недостаточно точно) механический эквивалент тепла. Наблюдения Майера были обобщены им в трудах «Замечания о силах неживой природы» (1842) и «Органическое движение в его связи с обменом веществ» (1845). Как это явствует из содержания трудов Майера, физиологические наблюдения послужили первыми основаниями, приведшими к формулированию одного из всеобщих законов природы.

Джоуль пришел к открытию закона превращения и сохранения энергии на основании своих физических исследований. Он установил, что количество тепла, выделяемого металлическим проводником, пропорционально квадрату силы тока (одновременно это было установлено русским физиком Э. Х. Ленцем). Джоуль доказал, что механическая энергия переходит в тепловую, и определил более точно, чем Майер, механический эквивалент тепла. Труд Джоуля «О тепловом эффекте электромагнетизма и величине работы тепла» (1843) содержал, таким образом, вескую аргументацию в пользу закона превращения энергии. Математическое выражение рассматриваемого закона дал Гельмгольц в труде «О сохранении силы» (1847). В дальнейшем он специально исследовал применимость закона сохранения энергии к живому организму, в частности к обмену веществ при действии мышц и развитию тепла при мышечной работе.

Благодаря трудам Майера, Джоуля и Гельмгольца изучение превращений энергии в живом организме было поставлено на твердую почву. Живой организм стали рассматривать как физико-химическую систему, все энергетическое поведение которой совершается согласно законам сохранения материи и энергии.

Решающие доказательства применимости закона сохранения энергии к живому организму были представлены в конце XIX в. М. Рубнер на основании сложных калориметрических экспериментов установил совпадение величины тепловой энергии, выделяемой при потреблении организмом определенных питательных веществ и при сжигании их вне организма.

В результате успехов физики и химии и использования их достижений в физиологии последняя обособилась от анатомии и в середине XIX в. доминирующим в ней стало физико-химическое направление исследований.

Одним из ярких выразителей этого направления был выдающийся физиолог первой половины XIX столетия Ф. Мажанди. В учебнике физиологии в 1816 г. он писал: «Предраассудок столь вредный и столь нелепый, что физические законы не оказывают влияния на живые тела, не имеет более той же

силы... Мы надеемся, что впредь физиологи не сочтут маловажным познание начальных оснований физики и химии и не будут представлять на то в своих сочинениях пустых доказательств». Он предвидел, что «еще несколько лет, и физиология, тесно соединенная с познаниями физическими, не сможет более сделать шага без их помощи; она приобретет строгость их метода, точность их языка и справедливость их результатов».

К середине XIX столетия физико-химическое направление настолько определяло ход физиологических исследований, что многие физиологи стали рассматривать свою науку как физику и химию живого организма. Характерно в этом отношении определение физиолога, данное Сеченовым в его докторской диссертации (1860) «Физиолог, т. е. физико-химик животного тела».

Новые пути в физиологии и экспериментальной медицине открылись не только благодаря успехам физики и химии, но и в результате достижений биологии, в частности благодаря установлению клеточного строения живых организмов, изучению структуры и функционирования клеток и тканей в норме и патологии. Была создана клеточная патология (Вирхов, 1858) и заложены основы общей, сравнительной и клеточной физиологии (К. Бернар, Р. Гейденгайн и М. Ферворн). Открытие клетки представляло собой, по выражению Энгельса, главный факт, революционизировавший всю физиологию и впервые сделавший возможной сравнительную физиологию. Особенно велико было значение клеточной теории в изучении функций нервной системы, ибо для понимания основных функций нервной системы необходимо было, прежде всего, изучить формы связи между нервными клетками.

Если значение клеточной теории и закона сохранения энергии сразу было понято и взято на вооружение физиологами, то иную реакцию встретило эволюционное учение Дарвина. Э. Геккель в 1874 г. писал, что большинство физиологов не интересуется теорией происхождения видов, и многие, даже выдающиеся, физиологи считают эту теорию недоказанной и беспочвенной гипотезой.

Даже такой выдающийся по широте охвата физиологических явлений ученый, как Клод Бернар, основоположник общей физиологии, был убежден, что изучение явлений целесообразных приспособлений не входит в задачу физиологии, что законы эволюции не в компетенции физиологов, ибо «явления эволюции совершаются вследствие данной начальной причины: их появление представляет ряд приказов, которые определены наперед и которые в действительности исполняются отдельно». Целесообразность, по мнению К. Бернара, не есть физиологический закон; она не есть и закон природы, это скорее рациональный закон ума. Лишь немногие физиологи той эпохи сразу оценили великое значение теории эволюции для физиологии. К их числу принадлежали Г. Гельмгольц и И. М. Сеченов. Они связывали дальнейший прогресс физиологии не только с усовершенствованием и уточнением физико-химических методов исследования, но и с внедрением нового, исторического подхода к пониманию различных физиологических процессов.

Гельмгольц в теории Дарвина увидел возможность совершенно нового толкования целесообразности в строении организмов. Он считал, что теория

Дарвина содержит существенно новую творческую мысль. Она показывает, каким образом целесообразность в образовании организмов может произойти без вмешательства разума, при помощи слепого действия закона природы. Новейшие результаты физиологии, по мнению Гельмгольца, показали, что как раз в той области органической жизни, где целесообразность образований, вызывая величайшее удивление, достигла наиболее полного выражения в области чувственного ощущения, это индивидуальное приспособление и играет особенно выдающуюся роль. К этим взглядам привели Гельмгольца результаты его классических исследований в области физиологии зрения и слуха.

Убежденным пропагандистом идей Дарвина в физиологии был И. М. Сеченов. Под его редакцией в русском переводе в сотрудничестве с В. О. Ковалевским были изданы труды Дарвина «Прирученные животные и возделанные растения» (1868) и «Происхождение человека» (1871). Под влиянием трудов Дарвина у Сеченова сформировался исторический, эволюционный подход к пониманию сложнейших психических процессов, нашедший свое выражение в работе «Элементы мысли» (1878).

Перечисленные выдающиеся достижения естествознания определили как общие теоретические, так и новые методические подходы к изучению физиологических процессов в животном организме.

3.12.2. Новые физиологические методы

Физиология, ставшая в XIX в. экспериментальной наукой, обогатилась большим количеством новых инструментальных методов исследования, позволивших количественно учитывать и регистрировать различные процессы, протекающие в организме.

Особенно заслуживают быть отмеченными следующие достижения:

- разработка Э. дю Буа-Реймоном методики электрического раздражения живых тканей с помощью индукционного санного аппарата и применение им незадолго до того созданного гальванометра;
- изобретение К. Людвигом кимографа и приборов для исследования кровяного давления (поплавковый ртутный манометр) и скорости движения крови (кровяные часы);
- изобретение А. Моссо приборов для изучения кровенаполнения органов (плетизмограф) и для исследования утомления (эргограф) и весового стола для измерения перераспределения крови;
- разработка Э. Мареем методики исследования движений и конструирование прибора для пневматической регистрации малых колебаний давления (капсула Марея);
- конструирование И. М. Сеченовым насоса для извлечения газов крови и манометра для определения среднего давления;
- применение Н. Е. Введенским телефонного аппарата для изучения электрических явлений в нерве;

– создание Гельмгольцем ряда приборов для изучения теплообмена в мышце, для определения скорости проведения возбуждения по нерву и для исследования органов чувств.

Благодаря использованию инструментальных методов регистрация реакций стали доступными количественное выражение интенсивности различных физиологических процессов и точное измерение их длительности; даже такие быстро протекающие явления, как распространение возбуждения, были подвергнуты пространственно-временному измерению.

Особое значение в развитии физиологии XIX в. приобрела хирургическая методика, позволяющая вести в относительно нормальных физиологических условиях длительное наблюдение над функциями различных органов. Хирургические методы, особенно после того как начали применять наркоз и были разработаны правила антисептики и асептики, обеспечили возможность постановки не только острых опытов, но и хронических. Хирургическая методика дала возможность исследовать многие процессы, протекающие в глубине тела и скрытые от непосредственного наблюдения. Заслуживают быть отмеченными в этой связи работы В. А. Басова и Н. Блондло, наложивших фистулы на желудок, Л. Тири, а затем Л. Белла, предложивших операцию изолирования кишки, Р. Гейденгайна и Р. Клеменсевича, разработавших методику изолированного желудочка, и в особенности И. П. Павлова, вооружившего физиологи большим количеством хирургических методов исследования секреторных и моторных функций пищеварительного тракта.

Хирургические методы оказались также необходимыми и для исследования функций центральной и периферической нервной системы. Были разработаны способы удаления (экстирпации) как всего головного мозга, так и отдельных его частей, что позволило установить их функциональное значение. Вошел в практику метод перерезки нервных путей в спинном мозгу. Для выяснения роли отдельных органов (например, желез внутренней секреции) применялось их удаление. Были разработаны способы сшивания нервов и наложения анастомозов между сосудами (анастомоз между воротной и полой венами впервые осуществил петербургский врач Н. В. Эрк). Все эти методы сыграли большую роль в выяснении функций органов и раскрыли широчайшие возможности экспериментального физиологического исследования.

3.12.3. Организация первых физиологических лабораторий и институтов

Внедрение в физиологию эксперимента на животных и разработка инструментальных методов исследования позволили физиологам добыть огромный фактический материал о функциях организма, имевший значение для теории и практики медицины. Благодаря этому физиология утвердилась как самостоятельная научная дисциплина со своими задачами, методами и целями. Понимание этого факта привело к необходимости проведения некоторых организационных мероприятий, в первую очередь к созданию кафедр в уни-

верситетах (в начале XIX столетия анатомия и физиология, а нередко и другие биологические дисциплины были объединены в одну кафедру) и к организации, начиная с 20-х годов прошлого столетия, физиологических лабораторий и институтов. В Париже физиологическую лабораторию для научных исследований и студенческих занятий в Коллеж де Франс организовал Ф. Мажанди; в Германии первые физиологические лаборатории были учреждены в университетах Фрайбурга, где преподавал К. Шульце, и Бреславля, где профессором был Я. Пуркине. В Бреславле же в 1939 г. Пуркине организовал первый в мире весьма скромный по занимаемому им помещению и оборудованию физиологический институт. Вскоре физиологические институты начали создавать и во многих других университетах. Стало очевидным, что без лабораторной базы экспериментальная физиология не может развиваться. К. Бернар писал, что вопрос о лабораториях – это насущный вопрос жизнеспособности экспериментальных наук. Только в лаборатории становятся учеными.

Говоря об организационно-научных мероприятиях, способствовавших становлению физиологии как самостоятельной науки и ее авторитету, следует указать на организацию специальных периодических изданий и научных обществ. Первый физиологический журнал начал издавать Рейль еще в 1795 г. под названием «*Archiv fur Physiologie*». В 1834 г. И. Мюллер приступил к изданию журнала «*Archiv fur Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*». Во Франции в 1821 г. Ф. Мажанди, до того принимавший участие в издании журнала общемедицинского профиля, начал выпускать специальный физиологический журнал «*Journal de physiologie experimentale*», к названию которого в следующем году были прибавлены слова: «*et pathologie*». В первой половине XIX в. физиологические журналы были недолговечны, выходили нерегулярно и часто меняли название. Лишь со второй половины века некоторые из них приобрели стабильность, и было налажено их регулярное издание. В Германии таким журналом стал организованный в 1868 г., издаваемый и в наши дни «*Pflügers Archiv fur gesamte Physiologie des Menschen und der Thiere*», во Франции – «*Journal de physiologie generale*». Позднее начали печататься физиологические журналы в Англии (с 1878 г.) и в США (с 1898 г.).

Увеличение к концу столетия числа исследователей, работающих в области физиологии, и необходимость научных контактов между ними явились причинами организации в разных странах научных физиологических обществ и созыва в 1889 г. в Базеле первого Международного физиологического конгресса.

3.12.4. Развитие физиологии в отдельных странах

В XIX столетии наиболее важные физиологические исследования проводились во Франции, Германии, России и Англии. В этих же странах сложи-

лись научные школы, воспитавшие высококвалифицированных и талантливых исследователей.

Развитие физиологии во Франции

Во Франции наибольшее влияние на развитие физиологии в начале столетия оказали два выдающихся исследователя, являвшихся антиподами по их мировоззрению и научной методологии: Биша и Мажанди.

Физиологические воззрения Биша наиболее четко сформулированы в книгах «Физиологические исследования о жизни и смерти», вышедшей на рубеже XVIII и XIX столетий, и «Общая анатомия в приложении к физиологии и медицине» (рис. 3.11).

Биолог широкого профиля – анатом, физиолог, патолог, основоположник учения о тканях, Биша рассматривал каждую ткань как носитель определенного жизненного свойства, как источник жизненных сил, которые он считал несводимыми к физическим и химическим явлениям. Критикуя ранних виталистов – Шталя, ван Гельмонта, Блуменбаха, утверждавших наличие в организме архея – одушевленного и формообразующего начала, Биша вместе с тем обосновывал несколько модернизированные виталистические представления, считая сущность жизни непознаваемой. Для Биша характерно дуалистическое рассмотрение жизненных явлений. В каждом из них он находил два противоборствующих начала: жизненное и ведущее к смерти, созидательное и разрушительное. Жизнь Биша определял как «совокупность отправления, противостоящих смерти». Развивая дуалистическое понимание физиологических функций, Биша разделил их на органические, или растительные (вегетативные), и животные (анимальные), по-разному регулируемые нервной системой (отсюда пошло деление нервной системы на анимальную, или соматическую, и вегетативную).



Рис. 3.11. Мари Франсуа Ксавье Биша (1771–1802)

Мажанди начал научную деятельность в 1809 г. работой «Некоторые общие идеи о явлениях, присущих живым телам», в которой он изложил свое научное кредо. Мажанди критикует в ней виталистическую концепцию Биша о «жизненных свойствах», «жизненном принципе» и отстаивает материалистические взгляды на физиологические явления, созвучные идеям французских философов конца XVIII в. Как уже отмечалось, Мажанди был убежденным сторонником физико-химического направления в физиологии ([рис. 3.12](#)).

Блестящий экспериментатор, основоположник вивисекционного метода, Мажанди внес много нового в физиологию, патологию и фармакологию. Им были выяснены функции спинномозговых корешков, установлено наличие трофической функции нервов, изучены свойства и циркуляция цереброспинальной жидкости (этот термин был введен в науку Мажанди). Большая заслуга этого замечательного физиолога – создание двухтомного руководства «Краткие основы физиологии», построенного на изложении экспериментального материала. Оно выдержало четыре издания на родине автора и было переведено на многие языки.

Современники Мажанди Ж. Легаллуа и П. Флуранс известны как исследователи физиологии центральной нервной системы. В частности, они изучали роль продолговатого мозга в регуляции дыхания, а также функции вестибулярного аппарата. Из работ Флуранса следует особо отметить его исследования по физиологии мозжечка и эксперименты по экстирпации полушарий головного мозга у птиц.



Рис. 3.12. Франсуа Мажанди (1783–1855)

Под руководством Мажанди получил научную подготовку Клод Бернар ([рис. 3.13](#)). С именем Бернара связан расцвет физиологии во Франции. Он представлял собой одного из самых всеобъемлющих деятелей этой науки. Его экспериментальные исследования были посвящены изучению многих разделов физиологии, патологии и фармакологии. Бернар установил гликогенообразовательную функцию печени, показал значение центральной нервной

системы в регуляции содержания сахара в крови (опыт с «сахарным уколом»), открыл сосудосуживающие и сосудорасширяющие нервы, обнаружил тонус сосудосуживателей (классический опыт односторонней перерезки симпатического нерва на шее у кролика, при котором возникает покраснение уха вследствие расширения сосудов), провел важные исследования по физиологии пищеварения (изучил иннервацию слюнных желез, выяснил переваривающие свойства слюны, желудочного и поджелудочного соков), установил парализующее действие кураре на нервные окончания двигательных нервов скелетных мышц, исследовал влияние на организм окиси углерода.



Рис. 3.13. Клод Бернар в лаборатории в Коллеж де Франс среди своих учеников

Несколько книг Бернар посвятил общебиологическим основам физиологии и патологии, обоснованию значения экспериментального метода в медицине, обсуждению принципиальных методологических проблем науки. Среди них «Лекции по физиологии и патологии нервной системы» (1858), «Лекции о физиологических свойствах и патологических изменениях жидкостей в организме» (1859), «Введение в изучение экспериментальной медицины» (1865), «Лекции о животной теплоте...» (1876), «Экспериментальная наука» (1878), «Жизненные явления, общие животным и растениям» (1878–1879).

Много внимания Бернар уделял проблемам связи физиологии и медицины и значению экспериментального метода. Он доказывал, что в медицине существует лишь одна наука и эта наука есть физиология в приложении к здоровому и больному состоянию. Физиология – это научный стержень, на котором держатся все медицинские науки. Единственная медицина будущего, есть экспериментальная, или научная, медицина. По философским воззрениям Бернар был позитивистом, последователем своего современника и соотечественника О. Шита. Бернар считал, что его философская концепция стоит якобы над материализмом и идеализмом, преодолевая, по его мнению, их односторонность.

В вопросах о причине и сущности явлений природы, о связи физиологии и философии Бернар был непоследователен. Безграничная вера в науку сочеталась в нем с убеждением о невозможности познать первоначальную

причину и сущность вещей. Он утверждал, что нет действия без причины, однако первоначальные причины, относящиеся к происхождению всех вещей, для нас, безусловно, недоступны. Свое мировоззрение Бернар определил словом «детерминизм», считая возможным при этом объяснять лишь ближайшую причину или условие существования, но не само явление.

Учениками Бернара были П. Бер, известный исследованиями влияния повышенного и пониженного давления газов; А. Дастр и Ж. Мора – авторы закона перераспределения крови в организме; Ж. д'Арсонваль – видный специалист в области медицинской физики; Ш. Броун-Секар, изучавший рефлексы спинного мозга в нормальных условиях и при перерезках мозга, прославившийся как основоположник органотерапии препаратами из желез внутренней секреции (применял препараты из семенников). Из русских ученых в лаборатории К. Бернара работали И. М. Сеченов, выполнивший здесь свою работу о тормозящих движениях нервных центрах лягушки, и И. Р. Тарханов.

Из французских физиологов упомянем еще Шиффа, Марей и Рише. Шифф М. первым произвел экстирпацию щитовидной железы у животных, выполнил ряд исследований по физиологии пищеварительных желез и изучал гликогенообразовательную функцию печени. Его учеником был физиолог А. А. Герцен – сын писателя и философа А. И. Герцена. Э. Марей разработал значительное число графических методов исследования и приборов для этой цели, а также впервые применил фотографию для изучения движений человека. Марей с успехом изучал кровообращение в сердце и сосудах. Он вместе с О. Шово впервые осуществил регистрацию внутрисердечного давления, что позволило более детально представить механизм движения крови. Ученик Бернара и Марей, Ш. Рише открыл в 1892 г. явление анафилаксии.

Развитие физиологии в Германии

В XIX столетии в Германии возникли физиологические школы, воспитавшие замечательную плеяду исследователей, которых по праву можно считать классиками физиологии.

В начале столетия в стране господствовало натурфилософское направление в физиологии, и конкретное исследование физиологических процессов подменялось формулированием абстрактных концепций, основанных на предвзятых идеях. Сторонники этого направления – представители так называемой «романтической физиологии» – рассматривали свою науку как учение об идее, лежащей в основе жизненных явлений. При этом они проводили аналогию между макрокосмосом (Вселенной) и микрокосмосом (организмом). Вслед за Шеллингом они считали, что электричество, магнетизм и силы химического взаимодействия обуславливают все явления природы и все процессы и свойства живого, в частности раздражимость, чувствительность и способность к размножению. Одним из руководящих принципов натурфилософского направления в физиологии была идея о постоянной борьбе в организме двух противоположных начал: позитивного и негативного. Определению этих начал посвящались статьи и трактаты. Для иллюстрации укажем на книгу А. Винкельмана «Введение в динамическую физиологию» (1802), в ко-

торой автор доказывал, что позитивом является жизнь, негативом – смерть, позитивна нервная система, негативна – кровеносная, позитивны азот и водород, негативен кислород. Борьба полярных начал является необходимым условием жизни, а перевес одного из них – причина болезней. От запутанного клубка натурфилософских концепций в физиологии отказались в 20–30-х годах, когда экспериментальные исследования указали истинный путь к познанию жизненных явлений.

Огромную роль в развитии физиологии в Германии сыграл Иоганнес Мюллер ([рис. 3.14](#)). Как и многие другие ученые того времени, Мюллер был биологом-энциклопедистом. В числе почти 270 его научных работ имеются исследования по физиологии, анатомии человека, сравнительной анатомии, гистологии, эмбриологии, общей патологии, патологической анатомии и даже палеонтологии. Им были открыты лимфатические сердца у амфибий, жабры у головастиков, проведено исследование нервной системы у беспозвоночных, голосового аппарата человека, изучено внутриутробное дыхание плода.

Сравнительно-анатомические исследования Мюллера убедили его в том, что «сравнительный метод – главное орудие биологии». Этот метод был применен им для изучения ряда проблем физиологии, и потому Мюллера можно считать основоположником сравнительной физиологии. Ему принадлежат важные исследования по рефлекторной функции спинного мозга, по физиологии органов чувств. В книге «К сравнительной физиологии чувства зрения» (1826) он сформулировал так называемый «закон специфической энергии органов чувств». Согласно этому закону самые разнообразные раздражения вызывают всегда только то ощущение, которое свойственно раздражаемому органу, и наоборот, одно и то же раздражение, будучи приложенным к разным органам чувств, вызывает совершенно различные ощущения, сообразно со свойствами органа чувств, на который оно действует. На этом основании Мюллер утверждал, что характер реакции, в сущности, зависит не от раздражителя, а от нервного аппарата, воспринимающего внешние раздражения. Отсюда Мюллер сделал ошибочный вывод, что мы не в праве считать наши ощущения образами внешнего мира. «Свет, темнота, цвет, тон, теплота, холод, различные запахи и вкусы, – писал Мюллер, – словом, все, что дают нам пять чувств в виде общих впечатлений, это не истины внешних вещей, а качества наших чувств... Сущности внешних вещей и того, что мы называем внешним миром, мы не знаем; мы знаем только сущности наших чувств». Это неправильное истолкование Мюллером физиологических наблюдений Л. Фейербах в 1866 г. назвал «физиологическим идеализмом».

В 1833–1834 гг. Мюллер издал двухтомное «Руководство физиологии человека». Оно содержало сводку имевшихся в то время сведений по физиологии животных и человека и результаты многочисленных собственных наблюдений и экспериментов, а также попытку объяснения общих проблем биологии и физиологии. Мюллер трактовал их с идеалистических позиций. Он признавал наличие жизненной силы, целесообразно действующей в организме и управляющей происходящими в нем процессами. Он признавал так-

же наличие «психической силы» (Seelekraft), управляющей деятельностью мозга, без которой невозможны, по его мнению, никакие ощущения, представления, а также мышление.



Рис. 3.14. Иоганн Мюллер (1801–1858)

Несмотря на свои идеалистические взгляды и даже вопреки им Мюллер утверждал, что «область физиолога не абстрактное мышление о природе. Физиолог испытывает природу, чтобы затем судить о ней». Очевидно, что благодаря именно такому подходу к научным исследованиям Мюллер смог обогатить науку большим числом открытых им фактов.

Уже через два года после выхода в свет книги И. Мюллера его философские взгляды были подвергнуты критике русским естествоиспытателем А. А. Иовским, опубликовавшим в «Вестнике естественных наук и медицины» (1828, № 8) статью под названием «О началах натуральной философии, примененных к зрению и обманам зрения, г. проф. Мюллера». Здесь Иовский квалифицирует воззрения Мюллера как «философскую созерцательность, которая не доверяет ежедневному свидетельству чувств» (см.: Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в. М.: Соцэкгиз, 1959. С. 329–331).

В рецензии на эту книгу вскоре после ее выхода Пуркине, касаясь ее идейно-философской направленности, писал: «Мы не хотим, чтобы наша точка зрения оценивалась, как идеалистическая. Мы считаем более действительной реальность вещей вне нас. А нашей первостепенной задачей является исследовать неотделимость материального от психического вплоть до самых высших функций. Поэтому мы принуждены принимать во внимание материальное существование мозга и органов чувств, так как мы исследуем здесь не какую-нибудь метафизическую систему мышления, а область опыта новой физиологии» (цит. по журн.: Чехословацкая физиология. 1952. Т. 1. № 3. С. 248).

Мюллер И. вошел в историю науки не только как выдающийся исследователь, но и как основатель замечательной научной школы, к которой принадлежали создатели клеточного учения М. Шлейден и Т. Шванн, основоположник электрофизиологии Э. дю Буа-Реймон, великий физик и физиолог Г. Гельмгольц, создатель теории клеточной патологии и основоположник современной патологической анатомии Р. Вирхов, гистофизиологи Я. Генле и Р. Ремак, выдающийся биолог-эволюционист и талантливый пропагандист естественно-научного материализма Э. Геккель, физиологи Э. Брюкке, Ф. Биддер и др.

Современником Мюллера был чешский ученый Я. Пуркине, руководивший кафедрой в Бреславле, а затем в Праге. Он занимался преимущественно изучением проблем физиологии и микроскопической анатомии. Он утверждал, что физиолог должен быть в состоянии работать по физике, химии и морфологии, если хочет получить положительные результаты в своей науке. Ряд исследований Пуркине посвящен физиологии глаза ([рис. 3.15](#)). Им были изучены отражения света от роговой оболочки глаза и от передней и задней поверхностей хрусталика (образы Пуркине-Сансона), позволившие в дальнейшем изучить механизм аккомодации к видению разноудаленных предметов, и разработаны принципы офтальмологической методики кератометрии (измерения кривизны роговой оболочки). Пуркине совместно со своим сотрудником Валентином увидел под микроскопом мерцательное движение ресничек. Пуркине принадлежат несколько гистологических открытий: он обнаружил в желудочках сердца особо дифференцированные волокна (волокна Пуркине), оказавшиеся, как это было выяснено позднее, латентными водителями ритма; описал своеобразной формы нервные клетки в мозжечке (клетки Пуркине).

Современник Мюллера Эрнст Вебер (совместно со своим братом Эдуардом) открыл тормозящее влияние блуждающего нерва на сердце и показал этим самым, что нервы могут не только возбуждать, но и тормозить деятельность органов. Эрнстом Вебером установлена зависимость между силой раздражения и ощущением. Эта зависимость получила название закона Вебера.

Из учеников Мюллера особенно значительный вклад в физиологию внесли Эмиль дю Буа-Реймон и Герман Гельмгольц ([рис. 3.23](#)). Оба они были представителями физического направления в физиологии и основоположниками новых областей науки: Гельмгольц – биофизики, дю Буа-Реймон – электрофизиологии.

Гельмгольцу принадлежала упомянутая классическая работа «О сохранении силы», а также ряд замечательных исследований по физиологии нервов, мышц и органов чувств. С помощью сконструированной им специальной аппаратуры Гельмгольц определил скорость распространения возбуждения по нерву. Оказалось, что в нерве лягушки она составляет всего около 30 м/сек. Этим было опровергнуто пользовавшееся признанием мнение Мюллера и некоторых других физиологов о неизмеримо большой скорости проведения возбуждения в нерве. Гельмгольц измерил теплообразование в мышце при ее сокращении и тем самым положил начало изучению энергетики мы-

печной работы. Своими исследованиями по физиологии зрения и слуха Гельмгольц заложил основы физиологической оптики и физиологической акустики (рис. 3.15). Им был изобретен ряд остроумных приборов, в частности офтальмоскоп, который нашел широкое применение в клинической офтальмологии.

Деятельность д-ра Буа-Реймона была посвящена изучению электрических явлений в животном организме и выяснению действия электрического тока на организм. Исследования д-ра Буа-Реймона были начаты в 1840 г. по инициативе И. Мюллера, который предложил своему ученику повторить и проверить наблюдения К. Маттеуччи, опубликовавшего в том же году книгу об электрических явлениях у животных. Используя незадолго до того разработанный и им усовершенствованный гальванометр (мультипликатор) и применив изобретенные им неполяризующиеся электроды, д-р Буа-Реймон доказал наличие в нерве и мышце тока покоя и отрицательного его колебания (впоследствии оно получило название тока действия). Для объяснения происхождения этих явлений д-р Буа-Реймон предложил электромолекулярную теорию, согласно которой нерв и мышца организованы из подвижных дипольных молекул.

Наряду с изучением электрических явлений в нервах и мышцах д-р Буа-Реймон исследовал действие электрического тока как раздражителя нервов и мышц. Совокупность экспериментальных электрофизиологических исследований д-ра Буа-Реймона была обобщена им в трех больших книгах «Исследования животного электричества».

Широкую известность приобрела популярная лекция д-ра Буа-Реймона «О границах познания природы» (1872). В ней был выдвинут тезис о том, что все явления природы делятся на непознанные (*Ignoramus*), но в принципе познаваемые, и непознаваемые (*Ignorabimus*), которые никогда не могут быть познаны. Здесь д-р Буа-Реймон, выступавший до того как сторонник материалистического мировоззрения, стал на позиции агностицизма. Несомненно, что агностицизм д-ра Буа-Реймона явился результатом влияния на него философии Канта, приверженцами которой в той или иной мере было большинство немецких физиологов.

Учениками д-ра Буа-Реймона было несколько выдающихся исследователей – Л. Германн, Э. Пфлюгер, Р. Гейденгайн, Г. Мунк, Г. Боруттау, Ю. Бернштейн, Ж. Гейманс.

Исследования Л. Германна были посвящены вначале проблемам физиологии нервов и мышц, а затем физиологии органов чувств. В одной из первых своих работ (1867) Германн доказал, что освобождение энергии в мышце и ее сокращение возможны и в отсутствие кислорода, т. е. в анаэробных условиях. Электрофизиологические исследования привели Германна к представлениям, отличным от взглядов его учителя. Германн считал, что между разными участками нерва или мышцы при отсутствии каких-либо повреждений и раздражений нет разности электрических потенциалов. «Токи покоя» д-ра Буа – Реймона, по мнению Германна, являются в действительности токами повреждения, так как их можно обнаружить лишь в том случае,

когда один из отводящих электродов приложен к поврежденному участку возбудимой ткани (к поперечному разрезу ее). От токов повреждения Германн отличал токи действия, возникающие при возбуждении нерва или мышцы. Начатая Германном дискуссия о токах или потенциалах, регистрируемых при состоянии покоя возбудимой ткани, велась на протяжении многих десятилетий. В настоящее время большинство исследователей признает, что имеется разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями клеточной мембраны и при отсутствии раздражения или повреждения.

Под редакцией Л. Германна издано в 1879–1883 гг. шеститомное «Руководство физиологии» (переведено на русский язык), в котором дана сводка физиологических знаний того времени. В составлении руководства приняли участие многие выдающиеся немецкие физиологи.

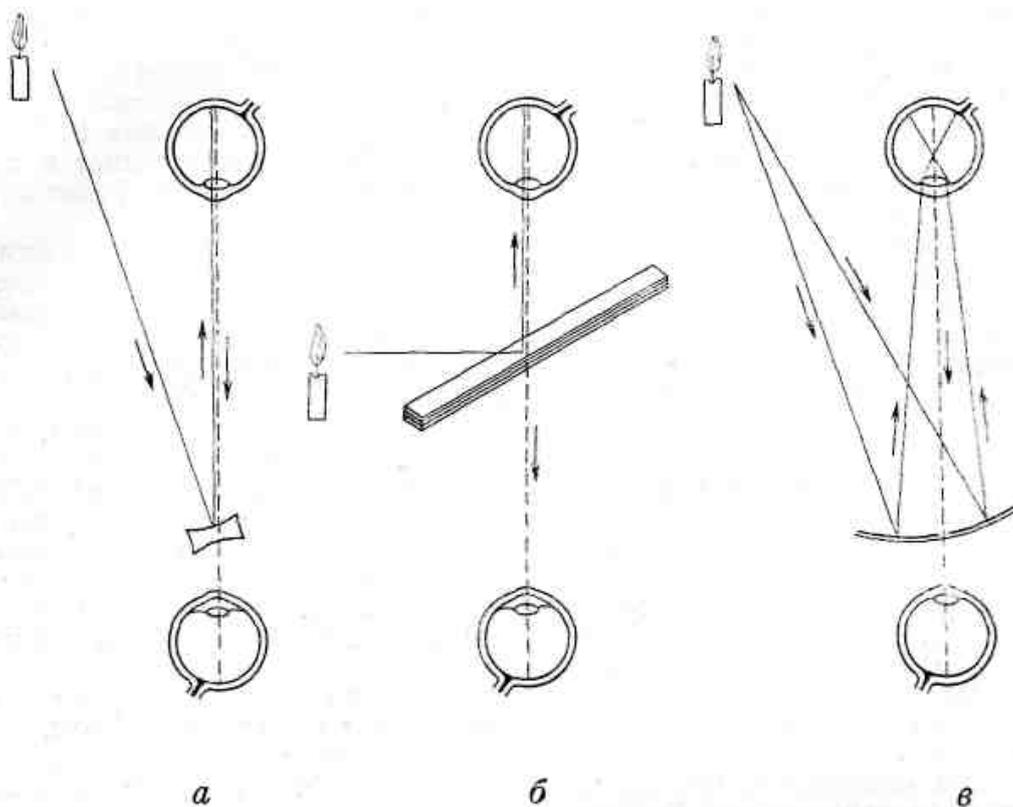


Рис. 3.15. Схема наблюдения глазного дна по Я. Пуркине, 1823 (а), Гельмгольцу, 1851 (б) и Рюету, 1852 (в) (по книге «Я. Э. Пуркине», Прага, 1962)

Бернштейн Ю. разрабатывал проблемы нервно-мышечной физиологии. Он – автор нескольких приборов (дифференциальный реотом и др.) и ряда важных исследований. Бернштейн показал, что волна сокращения и ток действия в скелетной мышце распространяются с одинаковой скоростью. В нервных волокнах скорость распространения тока действия такова же, как обнаруженная Гельмгольцем скорость распространения возбуждения. В 1902 г. Бернштейн предложил мембранную теорию происхождения биоэлек-

трических потенциалов в возбудимых тканях, которая оказала значительное влияние на развитие электрофизиологических представлений в XX столетии.

Пфлюгер Э. (рис. 3.22) в 1855 г. в своей диссертации описал тормозящее влияние раздражения симпатического чревного нерва на движения тонких кишок; это был второй случай, когда было найдено, что нервы могут тормозить деятельность внутренних органов. Через три года Пфлюгер опубликовал монографию «Исследования по физиологии электротона», в которой описал законы действия постоянного тока на нерв («Пфлюгеровские законы»). Было установлено, что в области катода возбудимость повышается, а в области анода понижается. Далее было выяснено, что при замыкании постоянного тока возбуждение возникает на катоде, а при размыкании – на аноде и что эффект раздражения двигательного нерва скелетной мышцы зависит от направления – восходящего или нисходящего – постоянного тока.



Рис. 3.16. Эмиль дю Буа-Реймон (1818–1896)

Принципиальное значение имели опыты Пфлюгера, доказавшие, что окислительные процессы в организме происходят не в крови, как думали в то время многие физиологи, а непосредственно в клетках. Этот факт был доказан опытами на «солевых лягушках», у которых выпускали кровь из сосудов и наполняли их солевым раствором; интенсивность окислительных процессов у таких животных мало изменялась.

В труде «О физиологическом горении в живом организме» (1877) Пфлюгер показал далее, что количество поглощаемого в легких кислорода находится в зависимости от интенсивности окислительных процессов в тканях. Это положение было диаметрально противоположно оказавшимся неправильными представлениям Людвиг и Фойта, доказывавшим, что интенсивность окислительных процессов определяется содержанием кислорода во вдыхаемом воздухе, объемом поступающего в легкие воздуха, содержанием кислорода в крови и т. п. Пфлюгер показал также влияние силы тяжести на

деление яйцевой клетки и развитие зародыша. Эта работа явилась одним из первых исследований в области экспериментальной эмбриологии.

В развитии физиологии в XIX в. в Германии и других европейских странах исключительно велики заслуги К. Людвиг, создавшего крупнейшую физиологическую школу, в которой получили научную подготовку физиологи разных стран. Людвиг, так же как дю Буа-Реймон и Гельмгольц, был сторонником физико-химического направления в физиологии. Он считал, что физиология – это прикладная физика и химия, и выступал против идей витализма. Большой заслугой Людвиг является разработка графических методов регистрации функций и широкое использование методики вивисекционного экспериментирования для изучения функций внутренних органов. В лаборатории Людвиг было получено большое число новых фактов, разработаны новые инструментальные методы и созданы теории, объясняющие отдельные физиологические процессы. Людвиг ([рис. 3.17](#)) развил физическую теорию мочеобразования, согласно которой оно происходит по законам фильтрации и диффузии. Этими же процессами, по мнению Людвиг, должно быть объяснено образование лимфы (физическая теория лимфообразования). Вместе с тем Людвиг нашел, что секреция слюны не может быть объяснена процессами фильтрации, так как при раздражении секреторного нерва слюнной подчелюстной железы давление в ее протоке может превышать величину давления крови в артерии, питающей секреторную железу. Людвигом и его учениками были изучены явления гемодинамики, открыты секреторные нервы слюнных желез и нервы, ускоряющие деятельность сердца; совместно с И. Ф. Ционом был открыт идущий от аорты нерв – депрессор кровяного давления.

По выражению И. М. Сеченова, К. Людвиг был «интернациональным учителем». Его учениками были выдающиеся физиологи Германии – А. Фик, В. Кюне, И. Крис, М. Рубнер, О. Франк; Италии – Л. Лючиани, А. Моссо; Финляндии – Р. Тигерштедт; Дании – Х. Бор; Швеции – О. Гаммарстен; Англии – У. Гаскелл, В. Горслей; США – Г. Боудич. В лаборатории Людвиг работали многие русские физиологи и патологи: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Ф. В. Овсянников, В. О. Ковалевский. И. Ф. Цион, И. М. Догель, В. Я. Данилевский, В. В. Пашутин, А. Шмидт и др. Многие ученики К. Людвиг создали собственные оригинальные физиологические школы.

Выдающийся немецкий физиолог и гистолог Р. Гейденгайн рассматривал некоторые проблемы, изучавшиеся Людвигом, с иных теоретических позиций. Гейденгайн считал, что образование мочи и лимфы, а также процессы всасывания в пищеварительном тракте не могут быть объяснены исключительно фильтрацией, диффузией и осмосом и что указанные физиологические процессы происходят при участии активной деятельности клеток. Гейденгайн обнаружил влияние на секреторную деятельность слюнных желез симпатических нервов, которые он считал трофическими. Им было высказано предположение, впоследствии доказанное, что обкладочные клетки желудочных желез образуют соляную кислоту, а главные клетки – пепсин. Эти исследования Гейденгайна дают основание считать его одним из первых

представителей физиологии клетки. Гейденгайном была предложена операция изолирования маленького желудочка для исследования секреции желудка в хронических опытах на собаках.



Рис. 3.17. Карл Людвиг (1816–1895)

В лаборатории Р. Гейденгайна в молодые годы работали И. П. Павлов, клиницист А.А. Остроумов и некоторые другие русские ученые.

Наряду с перечисленными классиками физиологии в Германии в XIX столетии работали и другие исследователи, обогатившие физиологию большим числом новых фактов и теоретических концепций. Так, весьма важные для теории и практики данные были получены в исследованиях обмена веществ и питания К. Фойтом, М. Рубнером и М. Петтенкофером.

Развитие физиологии в России

Вопросы экспериментальной физиологии и медицины в начале XIX в. в России разрабатывались на медицинском факультете Московского университета. Профессора-медики Е. О. Мухин, И. Е. Дядьковский, А. М. Филомафитский, И. Т. Глебов, В. А. Басов были пионерами внедрения эксперимента в медицинские исследования.

Оригинальны теоретические взгляды Мухина на целостность организма, обусловленную нервной системой. Мысли, высказанные Е. О. Мухиным в труде «О раздражителях, действующих на живое тело человека» (1804), явились исторически первым выражением идеи нервизма и основных положений рефлекторной теории в русской научной литературе.

И. Е. Дядьковский был врачом с широким биологическим кругозором, убежденным материалистом, боровшимся с витализмом. Его биологические и философские взгляды отражены в трактате «Об образе действия лекарств на человеческое тело» (1816). В лекциях («Курс общей патологии», 1828; «Симптоматология», 1830; «Лекции частнотерапевтические», 1845) он ставил вопрос о необходимости для врачей изучения морфологии и физиологии нервной системы. Подчеркивая важность кровеносной системы в объединении всех органов и частей организма, Дядьковский, однако, решающую роль в регуляции функций отводил нервной системе. Он писал о том, что вся психическая деятельность, включая мышление, зависит от способности головного мозга воспринимать внешние воздействия.

А. М. Филомафитский, в отличие от своего современника, сторонника умозрительного, натурфилософского направления в физиологии, шеллингианца Д. М. Велланского, был убежденным приверженцем экспериментальной физиологии. Он ввел в лекциях по физиологии в Московском университете демонстрации опытов на животных – лягушках, голубях и собаках. Перу Филомафитского принадлежал первый оригинальный учебник физиологии на русском языке: «Физиология, изданная для руководства своих слушателей» (1836). Результаты собственных экспериментальных исследований Филомафитского отражены в его трудах: «Трактат о переливании крови (как единственном средстве во многих случаях спасти жизнь)» (1848) и «Физиологический взгляд на употребление эфиров, хлороформа и бензина, как притупляющих нервную деятельность» (1849). Последнюю работу Филомафитский выполнил при содействии Н. И. Пирогова.

Современник Филомафитского профессор хирургии Московского университета В. А. Басов в 1842 г., т. е. за год до Н. Лондло, осуществил операцию создания у собаки желудочного свища – «искусственного пути в желудок» – для исследования секреции желудочного сока.

Много сделал для пропаганды экспериментальной физиологии в России И. Т. Глебов, получивший подготовку по физиологии у Ф. Мажанди, К. Бернара и И. Мюллера. Еще в студенческие годы он перевел на русский язык руководство по физиологии Мажанди. Значительный интерес представляет работа Глебова «Физиология аппетита и голода» (1856).

Говоря о достижениях физиологии в России в середине XIX столетия, следует указать на работу киевского анатома и физиолога А. П. Вальтера, который в 1842 г. (за 11 лет до соответствующих исследований Бернара) обнаружил влияние симпатических нервов на ширину просвета сосудов.

Весьма успешное развитие физиологии в России началось с 60-х годов XIX столетия. Это было время, которое К. А. Тимирязев характеризовал как «весну русского естествознания». В эти годы началась деятельность ряда выдающихся русских ученых, в том числе И. М. Сеченова, явившегося, по выражению И. П. Павлова, «отцом русской физиологии». Такую характеристику Сеченов заслужил тем, что он первый из русских физиологов обогатил науку фактами и концепциями фундаментального значения, получившими

признание в мировой научной литературе, и создал первую в России научную школу в области физиологии ([рис. 3.18](#)).



Рис. 3.18. Иван Михайлович Сеченов (1829–1905)

И. М. Сеченов был убежденным материалистом. И. М. Сеченов утверждал, что «мир действительно существует помимо человека и живет самобытной жизнью», что «познание его человеком помимо органов чувств невозможно, потому что продукты деятельности органов чувств суть источники всей психической жизни».

С момента защиты диссертации («Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения», 1860) на протяжении 45 лет продолжалась плодотворная научная деятельность И. М. Сеченова. Им опубликовано более 100 экспериментальных и теоретических трудов, в том числе несколько книг. Научные интересы Сеченова были сосредоточены в основном вокруг трех проблем: общей физиологии нервной системы, физиологических основ психической деятельности и транспорта газов кровью.

Отправным пунктом исследований Сеченова в области физиологии нервной системы и психофизиологии послужили сделанные им открытия процесса центрального торможения и явлений суммации возбуждений в нервных центрах. Открытие торможения в центральной нервной системе произведено Сеченовым в 1862 г., и его статья «О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлекс спинного мозга» явилась началом новой главы физиологии, интенсивно разрабатываемой вплоть до нашего времени.

В 1863 г. Сеченов опубликовал свой классический труд «Рефлексы головного мозга». Основная идея этого труда точно отражена в его первоначальном, измененном по требованию цензуры, названии: «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы». Сеченов утверждал, что

«все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы». В «Рефлексах головного мозга», в полемических статьях «Замечания на книгу г. Кавелина «Задачи психологии» (1872) и «Кому и как разрабатывать психологию» (1873) и в психофизиологическом трактате «Элементы мысли» (1878, 1903) Сеченов доказывал, что наступило время, когда голос физиолога может быть небесполезен в разработке вопросов, касающихся психической жизни человека. Он находил, что физиология располагает данными, устанавливающими родство психических явлений с нервными процессами. При этом Сеченов последовательно и настойчиво развивал эволюционный, основанный на теории Дарвина, подход к изучению психической деятельности. В книге «Элементы мысли» Сеченов писал, что благодаря учению Дарвина «огромное большинство натуралистов поставлено в логическую необходимость признать в принципе и эволюцию психических деятельностей».

Исследования транспорта газов в крови Сеченов начал еще в первые годы своей научной деятельности и продолжал их более 25 лет. Им были разработаны абсорбциометрические методы определения количества газов в крови и определены количества газов, поглощаемых кровью и солевыми растворами. В этих работах нашел отражение интерес Сеченова к раскрытию физико-химических основ физиологических процессов. В последние годы жизни Сеченов провел исследования газообмена человека, которые продолжал затем его ученик М. Н. Шатерников, и занимался изучением рабочих движений и утомления. И. М. Сеченова поэтому с полным правом можно считать одним из основоположников физиологии труда.

Профессорская деятельность И. М. Сеченова протекала в Медико-хирургической (позднее переименованной в Военно-медицинскую) академии в Петербурге, а затем в Одесском, Петербургском и Московском университетах, и во всех этих учреждениях он стремился подготовить молодых ученых, создать научную школу. Из числа учеников Сеченова следует назвать известных физиологов И. Р. Тарханова, Н. Е. Введенского, Б. Ф. Веригу, М. Н. Шатерникова, А. Ф. Самойлова, видного патолога В. В. Пашутина, выдающегося фармаколога Н. П. Кравкова, биохимика С. С. Салазкина, гигиениста Г. В. Хлопина.

В конце 60-х – начале 70-х годов развернулась деятельность и некоторых других физиологов России, выполнивших важные исследования. Так, гистолог и физиолог А. И. Бабухин в экспериментах над электрическим органом нильского сома показал наличие двухстороннего проведения возбуждения в нервных волокнах и исследовал влияние блуждающего нерва на сердце. Ф. В. Овсянников – также гистолог и физиолог – открыл сосудодвигательный центр в продолговатом мозгу. И. Ф. Цион, работавший в лаборатории К. Людвига, а затем занимавший кафедры физиологии в Военно-медицинской академии и в Петербургском университете, открыл нервы – ускорители сердечной деятельности и обнаружил, что раздражение отходящего от аорты нерва-депрессора снижает давление крови в сосудах (значение этого нерва в саморегуляции системного кровообращения было понято много

позднее). Ционом был написан учебник («Курс физиологии», 1873), дающий краткую и хорошо продуманную сводку физиологических знаний того времени.

В 60-х годах начала складываться физиологическая школа в Казанском университете, где тогда работали Ф. В. Овсянников и Н. О. Ковалевский. Под руководством последнего были выполнены работы Л. Н. Симонова, доказавшего опытами на млекопитающих наличие тормозящих нервных центров, и Е. В. Адамюка о внутриглазном давлении. В Казанском университете в дальнейшем протекала деятельность выдающегося физиолога Н. А. Миславского, описавшего в 1885 г. локализацию дыхательного центра и выполнившего совместно с В. М. Бехтеревым серию исследований о влиянии коры полушарий головного мозга на деятельность внутренних органов.

В середине 70-х годов XIX в. началась блистательная, продолжавшаяся свыше 60 лет научная деятельность И. П. Павлова. Научное творчество этого великого физиолога посвящено изучению функций кровообращения и пищеварения и высшей нервной деятельности. Работы в области физиологии кровообращения и пищеварения были проведены Павловым преимущественно в прошлом столетии. Создание же физиологии высшей нервной деятельности явилось достижением науки XX столетия ([рис. 3.19](#)).

Из работ Павлова по физиологии сердечно-сосудистой системы следует особо отметить его диссертацию «Центробежные нервы сердца» (1883), в которой описано открытие нерва, усиливающего сердечные сокращения. Мировую славу принесли Павлову его исследования физиологии пищеварения, за которые он – первый из физиологов – получил Нобелевскую премию в 1904 г. Не будет преувеличением сказать, что эта глава физиологии в значительной мере создана Павловым. Им разработан ряд хирургических методов, позволяющих в хронических опытах, не нарушая нормального хода жизненных процессов, исследовать работу пищеварительных желез; установлено влияние на них различных пищевых веществ; изучен нервный механизм их деятельности; заложены основы патологии и экспериментальной терапии органов пищеварения. Широкий масштаб исследований Павлова был возможен вследствие того, что уже в первые десятилетия своей деятельности он приступил к созданию научной школы, привлекая к работе в своей лаборатории молодых исследователей. Так оформилась павловская школа, насчитывавшая к концу жизни ее создателя до 300 человек, работавших с ним в разное время. Многие из учеников Павлова стали крупными учеными, создавшими в дальнейшем свои научные школы и направления.

В середине 70-х годов приступил к научной деятельности в Харьковском университете В. Я. Данилевский. В эти годы им было установлено влияние полосатого тела и лобных долей больших полушарий мозга на дыхание и работу сердца (1874, 1876). Данилевский один из первых в 1876 г. обнаружил электрические явления в головном мозгу. Спустя 15 лет он писал, что изучение электрических явлений в головном мозгу дает возможность исследовать те объективные материальные процессы, которые представляют собой субстрат для субъективных психических явлений.

В 80-х годах началась научная деятельность Н. Е. Введенского и Б. Ф. Вериги. Оба они – ученики И. М. Сеченова и оба вели свои исследования преимущественно в области нервно-мышечной физиологии. Введенский Н. Е. в 1882–1884 гг. проделал большую серию исследований с использованием телефона как электрорегистрирующего прибора для изучения электрических явлений в мышцах и нервах. Выслушивание биотоков с помощью телефона позволяло по высоте тона судить о частоте электрических колебаний и, следовательно, о частоте возбуждений. В 1886 г. Н. Е. Введенский опубликовал классический труд «О соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе». В этом труде была развита теория тетануса, согласно которой большая амплитуда тетанического сокращения по сравнению с одиночным обусловлена суммированием остаточных явлений возбуждения. Здесь Введенский описал феномены оптимума и пессимума, а также явление одиночного тетанизованного сокращения. Феномен пессимума – расслабление мышцы при слишком частом раздражении – вошел в мировую литературу под названием «торможения Введенского». В дальнейшем уже в начале XX столетия этим замечательным исследователем было создано учение о парабозе, имеющее большое принципиальное значение.



Рис. 3.19. Иван Петрович Павлов (1849–1936)

Б. Ф. Вериги открыл явление катодической депрессии, т. е. угнетение возбудимости в области катода при длительном действии постоянного тока на нерв. В своей диссертации «К вопросу о действии на нерв гальванического тока, прерывистого и непрерывного (попытка объяснения физиологических явлений электротона)» (1888) он развил оригинальное, отличное от

представлений Пфлюгера понимание электротона. Взгляды Вериги получили подтверждение и признание в работах недавнего времени.

Труды И. М. Сеченова, И. П. Павлова и всех других упомянутых нами русских физиологов второй половины XIX столетия выдвинули физиологию России на одно из первых мест в мировой науке.

Развитие физиологии в Италии, Англии и других странах

В Италии, где в конце XVIII столетия Л. Гальвани произвел свое великое открытие явлений животного электричества, в 30-х годах XIX в. К. Маттеуччи продолжил их исследование и осуществил эксперимент, получивший название «опыта с вторичным сокращением». Этот классический опыт состоит в том, что потенциалы действия, возникающие в мышце при ее сокращении, вызывают возбуждение наложенного на нее нерва другого нервно-мышечного препарата и сокращение его мышцы.

В конце столетия в Италии активно работали физиологи Л. Лючиани и А. Моссо. Лючиани занимался изучением физиологии сердца и привел доказательства автоматической активности дыхательного центра. Ему принадлежали получившие широкую известность исследования по физиологии мозжечка (была описана триада симптомов, наблюдаемых при его удалении, которая получила название «триады Лючиани»).

Моссо изобрел несколько физиологических приборов, изучал проблему утомления, обнаружил влияние умственного утомления на работоспособность мышц и исследовал физиологические изменения в организме при пребывании в высокогорной местности. Моссо опубликовал книги «Страх» и «Усталость», которые были переведены на несколько языков, в том числе и на русский.

В Англии – стране, в которой в XVII столетии было открыто кровообращение и тем самым положено начало физиологии как науки, где тогда же были выполнены исследования Р. Гука и Дж. Майова о дыхании животных, — уровень развития физиологии в середине XIX в. заметно отставал по сравнению с ее уровнем во Франции и Германии. В истории физиологии оставили след лишь Ч. Белл, указавший в 1811 г. на функциональные различия передних и задних корешков спинного мозга, М. Холл, изучавший рефлекторную функцию, и Т. Юнг – врач, физик и египтолог, предложивший теорию цветного зрения, развитую затем Г. Гельмгольцем.

Создание физиологической школы в Англии было делом жизни М. Фостера, начавшего свою деятельность в 70-х годах и явившегося вдохновителем систематических физиологических исследований. Он организовал кафедры физиологии в университетах Кембриджа и Лондона, получившие затем мировую известность. Ученик Фостера и Людвиг, У. Гаскелл выполнил не потерявшие своего значения до нашего времени исследования по физиологии сердца, описал феномен атриовентрикулярной блокады, изучил автоматизм разных отделов сердца, обосновал миогенную теорию ее происхождения и получил новые данные об иннервации сердца (рис. 3.20).



Рис. 3.20. Уолтер Гаскелл (1847–1914)

Учеником Фостера был также Дж. Ленгли, заложивший основы современных представлений по физиологии вегетативной (автономной, по его терминологии) нервной системы. Из английских физиологов второй половины столетия следует упомянуть А. Уоллера, впервые зарегистрировавшего с помощью капиллярного электрометра электрокардиограмму человека, и Э. Шефера, обнаружившего повышение кровяного давления при введении животному экстракта из надпочечников. В конце столетия начали свои исследования выдающиеся английские физиологи Ч. Шеррингтон, У. Бейлисс, Э. Стерлинг, чьи научные достижения относятся в основном к XX столетию.

Среди сочинений на физиологические темы, появившихся в начале XIX в., следует упомянуть двухтомный труд польского ученого Е. Снядецкого «Теория органических существ». Он вышел в 1804–1811 гг. на польском языке, а затем был переведен на немецкий и французский языки. Основой жизни Снядецкий считал обмен веществ. Используя химические знания своего времени и будучи врачом-физиологом, Е. Снядецкий создал учение, согласно которому все жизненные процессы, в том числе и психическая жизнь, осуществляются на основе обмена материи между средой и организмом и в пределах самого организма. Снядецкий считал, что в организме происходит борьба двух противоположных процессов – собственно жизненных процессов – постоянного обновления организма за счет поступления в него питательных веществ – с дезорганизующими жизнь химическими силами. В противоположность витализму Снядецкий трактовал жизнь как естественный процесс.

Развитие физиологии в США в большой мере обязано Г. Боудичу. Этим ученым была создана научная школа, из которой вышли В. Кеннон, У. Хоуэлл, Х. Кушинг. Боудичем в 70-х годах в опытах на сердце был от-

крыт феномен «лестницы», природа которого привлекает внимание физиологов до наших дней, и сформулирован закон «все или ничего».

Во второй половине XIX в. ценные физиологические исследования были проведены и в других странах: в Дании (работы Х. Бора относительно транспорта газов кровью), в Швеции (работы Х. Ловена по иннервации сосудов), в Финляндии (исследования Р. Тигерштедта по физиологии кровообращения и обмену веществ), в Голландии (Ф. Дондерс, Т. Энгельман), в Бельгии (Л. Фредерик).

3.12.5. Достижение физиологии в XIX столетии

Рассматривая развитие физиологии в XIX в., следует указать на разработку двух принципиально важных проблем, привлечших в большей или меньшей степени внимание большинства физиологов. Это, во-первых, проблема целостности организма и механизмов, ее обеспечивающих и устанавливающих взаимодействие органов между собой, во-вторых, проблема связи организма со средой и роль внутренней среды организма.

Проблема целостности организма стала ареной борьбы нескольких различных направлений. Представители идеализма в биологии утверждали, что объединение функции отдельных клеток и единство и целостность организма обусловлены нематериальным фактором, управляющим организмом. Эта точка зрения, ведущая свое начало еще от Аристотеля, с предельной ясностью была выражена в середине XIX в. французским анатомом и физиологом А. Мильн-Эдвардом – в организме все, как кажется, рассчитано для получения определенного результата, и гармония частей не проистекает от взаимного их влияния, но от подчинения их влиянию одной общей силы, одного задуманного плана и одной предшествовавшей идеи. Подобные же представления, по существу, чуждые науке, развивал в конце прошлого столетия немецкий биолог-виталист Г. Дриш.

Иную точку зрения отстаивали сторонники направления, разработанного немецким патологом Р. Вирховым – основоположником патологической анатомии. Он рассматривал организм как «сумму живых единиц», т. е. клеток, или как «клеточное государство». Последователи Вирхова – Э. Брюкке, М. Ферворн – считали, что каждая клетка многоклеточного организма есть самостоятельный «элементарный организм». Исходя из такого представления об организме Вирхов и его последователи полагали, что функции организма представляют собой как бы арифметический итог функции клеток. Очень большому количеству новых и ценных фактов из области патологии, которые были получены Вирховым и его учениками, давалась принципиально неверная трактовка. Последователи Вирхова считали, что различные патологические изменения в тканях представляют собой проявления местного заболевания клеток данной ткани. При этом упускалось из виду то, что в действительности не существует чисто местных заболеваний, не оказывающих влияния на весь организм, не вызывающих в нем патологию.

ческих изменений, и реакций, способствующих выздоровлению. Эти идеи Вирхова встретили критическое отношение выдающихся физиологов – К. Бернара и И. М. Сеченова.

Целлюлярную патологию Вирхова К. Бернар считал недостаточным основанием для построения научной медицины; он полагал, что для врача важнее всего экспериментальные исследования. И. М. Сеченов в тезисах своей докторской диссертации (1860) писал: «*Клеточная патология*, в основе которой лежит физиологическая самостоятельность клетки как принцип, ложна. Учение это есть не более как крайняя ступень развития анатомического направления в патологии». При настоящем состоянии естественных наук, продолжал Сеченов, на столетие предвосхищая дальнейшее развитие биологии, – единственный возможный принцип патологии есть молекулярный.

Для решения актуальных задач физиологии и медицины первостепенное значение имела общебиологическая проблема взаимоотношения организма и среды. Бернар к этой проблеме подходил с точки зрения важности изучения в первую очередь особенностей внутренней среды организма, «образованной кровью, внутренними органическими и паренхиматозными жидкостями». Впервые высказав в 1857 г. концепцию постоянства внутренней среды как необходимого условия свободной жизни животного, он неоднократно возвращался к этой мысли. Бернар считал, что без знания свойств внутренней среды невозможно воздействовать как на здоровый, так и на больной организм, ибо только в физико-химических условиях внутренней среды следует искать причину внешних явлений жизни.

Если Бернар считал необходимым в первую очередь сосредоточить внимание на значении внутренней среды организма, то Сеченов подчеркивал важность внешней среды. В одной из своих лекций 1861 г. он следующим образом сформулировал свое понимание соотношения организма и среды. Организм без внешней среды, говорил Сеченов своим слушателям, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Так как без последней существование организма невозможно, то споры о том, что в жизни важнее – среда ли или самое тело, – не имеют ни малейшего смысла.

В подходах Бернара и Сеченова к проблеме взаимоотношения организма и среды нет противоречия, как это может показаться на первый взгляд. Рассматривая эту проблему с разных точек зрения, оба они вместе с тем подчеркивали единство организма и среды, тесную связь между внешней и внутренней средой организма. В курсе, прочитанном в 1870 г., Бернар говорил: «В постоянной жизни существо кажется свободным, независимым от внешних космических условий и жизненные проявления, по-видимому, подчиняются только внутренним условиям. Эта кажущаяся видимость, как мы показали, есть только иллюзия, а напротив, именно в механизме постоянной или свободной жизни и обнаруживаются самым характеристическим образом тесные отношения между этими двумя порядками условий... так как, по нашему мнению, жизнь есть результат столкновения между внешним миром и организмом».

При рассмотрении проблемы единства и целостности организма и взаимоотношения организма и внешней среды большинство физиологов XIX в. руководствовались идеей о ведущей и определяющей роли нервной системы в жизнедеятельности высших животных и человека. Такое понимание значения нервной системы развивал, в частности, К. Бернар. Нервная система обладает у всех животных значением, которое возрастает по мере поднятия их на высшую ступень; так что можно сказать, что у человека и у важнейших млекопитающих она является первым источником всех явлений жизни. «Все наши органы в своих жизненных проявлениях, нормальных или патологических, зависят от нервной системы». Четко сформулированные в цитатах идеи характерны для возникшего в XIX столетии направления физиологической мысли, названного горячим его сторонником И. П. Павловым *нервизмом*. Идеи нервизма основывались на огромном количестве фактов, собранных на протяжении всего XIX в. В этом столетии было экспериментально показано, как много теряет организм при нарушении и при полном или частичном удалении различных отделов центральной нервной системы (эксперименты П. Флуранса, Ф. Гольца, Г. Мунка и др.), и была подробно изучена нервная регуляция функций внутренних органов. Эти исследования представляли собой крупнейшее достижение физиологии прошлого века. Они оказали большое влияние и на развитие медицины и привели к тому, что многие выдающиеся клиницисты, в том числе С. П. Боткин и А. А. Остроумов, руководствовались принципом нервизма и на его основе объясняли этиологию и патогенез ряда заболеваний и патологических состояний.

Физиология центральной нервной системы

Идея о рефлексе как основном принципе деятельности животного организма, высказанная Р. Декартом в XVII в., явилась основой творчества многих последующих поколений физиологов, занимавшихся изучением нервной системы. Заметный вклад в изучение рефлекторной концепции внесли в XVIII в. англичанин Р. Уитт (1751) и чех И. Прохаска, предложивший термин «рефлекс» (1784). Однако лишь в XIX в., благодаря широкому применению экспериментального метода исследований, становится возможным глубокое изучение рефлекторной деятельности организмов. Первым в этом направлении было открытие Ч. Белла и Ф. Мажанди, показавших, что задние спинномозговые корешки являются чувствительными (по ним нервный импульс входит в спинной мозг), а передние – двигательными (по ним импульс достигает мышц, вызывая их сокращение). Тем самым Мажанди, а затем и Мюллер показали дугообразный путь движения импульсов при рефлексах.

В 1826 г. Ч. Белл в докладе в Лондонском Королевском обществе высказал представление о «нервном кольце» и мышечной чувствительности. Он говорил, что между мозгом и мышцей имеется нервное кольцо: один нерв передает влияние мозга на мышцу; другой проводит ощущение от состояния мышцы к мозгу. Если круг прерван перерезкой двигательного нерва, то движение прекращается; если перерыв осуществлен разделением другого нерва, то угасает ощущение состояния мышцы и не происходит больше регулирование ее деятельности ([рис. 3.21](#)).



Рис. 3.21. Чарлз Белл (1774–1842)

Значительный этап в изучении рефлекторной деятельности спинного мозга составили исследования М. Холла. В работе 1833 г., представленной в Королевское общество, Холл изложил результаты своих исследований на декапитированной черепахе. В ней Холл дал описание трех компонентов рефлекторной дуги: первый из них – нерв, проводящий возбуждение от периферии к спинному мозгу; второй – это сам спинной мозг, и третий – нерв, выходящий из спинного мозга. Связь этих трех компонентов Холл считал основой рефлекса. Холл ввел в физиологию термин «дуга рефлекса». Он описал ряд рефлексов у разных животных и высказал предположение, что тонус мышц имеет рефлекторную природу.

Мюллер И. развил учение о рефлексах. Он считал характерными их признаками независимость от сознания и постоянство и противопоставлял им произвольные движения, отличающиеся изменчивостью и непостоянством. По мнению Мюллера, рефлексы осуществляются спинным, а произвольные движения – продолговатым мозгом. Основываясь на опытах Флуранса с удалением у птиц головного мозга, Мюллер рассматривал продолговатый мозг как источник дыхательных движений, как седалище влияний воли и способности чувствовать. Он допускал, что некоторые рефлексы – мигание, чихание, кашель, рвота – осуществляются продолговатым мозгом. Мюллер полагал, что одно и то же возбуждение чувствительного нерва может вызывать и рефлекс и ощущение: если нервный принцип (по современной терминологии, нервный импульс) распространяется от спинного мозга до головного мозга, тогда возникает ощущение и одновременно рефлекторное движение; если же спинной мозг перерезан, тогда ощущение не возникает, а рефлекс вызывается.

Таким образом, М. Холлом и И. Мюллером была создана концепция рефлекса как принципа деятельности спинного мозга. Существенным дополнением этой концепции явилось указание Р. Грейнджера (1837), что переход возбуждения с чувствительного пути на двигательный осуществляется в сером веществе спинного мозга. Вскоре было показано, что это происходит благодаря связям между нервными клетками.

Рефлекторная теория деятельности спинного мозга М. Холла и И. Мюллера встретила вскоре много возражений. Активным противником представления о том, что рефлексы не связаны с сознанием, произвольны, выступил Э. Пфлюгер, опубликовавший в 1853 г. труд «О сенсорных функциях спинного мозга». Этот исследователь (а до него и некоторые другие физиологи) отметил сложный и удивляющий своей целесообразностью характер рефлексов спинальной лягушки. Особенно отчетливо такой характер спинномозговых рефлексов выявил Пфлюгер, наблюдавший, как спинальная лягушка координированными движениями сбрасывала наложенные на ее кожу кусочки бумаги, смоченные кислотой. Для научного объяснения наблюдавшихся Пфлюгером фактов требовалось изучить механизмы координации рефлекторных реакций и общие законы возникновения выработавшихся в ходе эволюции видов приспособлений организма к среде. До этого во время Пфлюгера было еще далеко. Он объяснил целесообразность спинальных рефлексов тем, что они осуществляются при участии сознания, которое у низших позвоночных связано не только с деятельностью головного, но и спинного мозга. Пфлюгер пришел, таким образом, к утверждению наличия «спинномозговой души».

Учение о координации рефлекторных реакций могло быть создано лишь после того, как были изучены явления торможения в центральной нервной системе. Честь их открытия принадлежит И. М. Сеченову (1862). Он наблюдал, что приложение кристалла соли к разрезу головного мозга лягушки на уровне зрительных чертогов вызывает угнетение спинальных рефлексов. Этот факт был объяснен Сеченовым тем, что в головном мозгу имеются специальные тормозящие центры. Идея Сеченова вызвала оживленную полемику и способствовала быстрому накоплению новых сведений о процессах торможения в центральной нервной системе. Так, М. Шифф, А. А. Герцен и Ф. Гольц нашли, что всякое сильное раздражение центростремительных нервов или нервных центров вызывает торможение эффектов более слабых раздражений. По мнению Гольца, торможение может развиваться в любом отделе центральной нервной системы и не требуется допущения существования специальных тормозящих центров. Вместе с тем в те годы появились работы, подтверждавшие точку зрения Сеченова. Так, Л. Н. Симонов в 1866 г. опубликовал работу, содержание которой ясно из ее названия: «Опытное доказательство существования центров, задерживающих рефлексы у млекопитающих животных».

Как это нередко бывало в истории науки, в споре о торможении в нервных центрах обе стороны были правы. Верным оказалось и то, что процессы торможения первично могут возникать в любом отделе центральной

нервной системы, и то, что нейроны ретикулярной формации промежуточного и среднего мозга оказывают тормозящее влияние на деятельность спинного мозга.

Изучение торможения, иррадиации и суммации возбуждений в нервных центрах послужило отправным пунктом в построении учения о координации рефлекторных актов, развитого в конце прошлого и в начале нашего столетия Ч. Шеррингтоном и другими исследователями.

Одновременно с исследованием рефлекторной функции центральной нервной системы, но вначале независимо от него, шло в XIX в. изучение головного мозга. Среди физиологов пользовалась общим признанием идея о связи процессов сознания, психической жизни с функциями мозга. Еще в 1822 г. И. Мюллер в своей диссертации выдвинул тезис: «Psychologus nemo nisi physiologus» («Никто не может быть психологом, не будучи физиологом»).

На протяжении всего столетия разрабатывалась проблема локализации функций в головном мозгу. Впервые она была поставлена – чисто умозрительно – австрийским врачом Ф. И. Галлем, автором четырехтомного труда «Анатомия и физиология нервной системы» (1810–1820). Этот ученый представлял себе, что в головном мозгу имеется 27 расположенных по поверхности участков, являющихся органами, где локализуются различные психические способности, такие, как словесная память, математическое дарование, добродушие, склонность к борьбе, пристрастие и пр. Галль считал, что развитие мозга сопровождается изменением формы черепа. Поэтому по ее изменению можно судить об умственных способностях и дарованиях человека. Учение Галля, получившее название френологии, было, однако, вскоре дискредитировано.

На смену представлению о дробной локализации психических способностей П. Флуранс выдвинул в середине 20-х годов XIX столетия противоположный взгляд, согласно которому все восприятия и волевые акты имеют одинаковое распределение в полушариях; способности восприятия, понимания и воли составляют одну функцию. Этот вывод Флуранс экспериментально обосновал наблюдениями результатов экстирпации головного мозга у птиц. Степень нарушения поведения у животных после операции зависит не от того, какой участок мозга удален, а от количества экстирпированной массы мозга. Таким образом, еще в первой четверти столетия были сформулированы два диаметрально противоположных взгляда по вопросу о локализации функций в полушариях мозга. Борьба между сторонниками такой локализации и ее противниками велась в течение многих десятилетий.

Отрицая локализацию психических способностей, Флуранс вместе с тем считал, что имеются нервные центры регуляции определенных физиологических процессов (например, центр дыхания в продолговатом мозгу). Этот выдающийся физиолог в опытах на животных показал значение мозжечка в поддержании равновесия тела.

Экспериментальное исследование проблемы локализации функций в больших полушариях головного мозга началось с 1870 г., когда берлинский

невропатолог Г. Фритч и швейцарский психиатр Э. Гитциг с успехом применили к изучению полушарий головного мозга метод электрического раздражения. Они установили, что при раздражении определенных участков коры больших полушарий собаки происходят сокращения определенных групп скелетных мышц. Тем самым Фритч и Гитциг открыли двигательную («психомоторную») область коры больших полушарий.

В 70-х годах для изучения локализации функций в коре больших полушарий начали применять и другой метод – экстирпацию отдельных участков мозга у высших животных. Пользуясь таким методом, Д. Феррье и Г. Мунк нашли, что удаление определенных участков мозга влечет за собой нарушение сенсорных функций: зрительных, слуховых и др. Так, при удалении у собаки затылочной области Мунк наблюдал явления, которые он обозначил как «душевную слепоту», а при удалении височных областей – явления, названные «душевной глухотой» («собака видит или слышит, но не понимает»). В эти же годы Ф. Гольц произвел операции удаления всей коры больших полушарий у собак (1876). Были подробно описаны наблюдавшиеся после операции изменения поведения животных. Однако какие физиологические функции теряло животное после удаления больших полушарий, оставалось по существу неясным. Так, Э. Брюкке в своем учебнике физиологии (1875) писал, что после экстирпации головного мозга у кур наблюдается «понижение моральных способностей» и что они «теряют смелость». Немного больше мог прибавить для объяснения своих наблюдений и Гольц, который после 30-летних исследований с горечью признавал, что «наши знания о функциях мозга не больше сведений о планете Марс».

Наряду с экспериментальными исследованиями существенный вклад в учение о локализации функций в мозговой коре внесли анатомо-клинические наблюдения, в которых сопоставлялись прижизненные нарушения функций у больных с результатами посмертного исследования головного мозга. Таким методом Брока (1861) открыл моторный центр речи, а Вернике (1874) – сенсорный центр речи, при поражении которых нарушается произнесение слов или их понимание. Была создана так называемая классическая концепция локализации функций, вызвавшая затем оживленную дискуссию, в особенности по вопросу о возможности локализовать центры, связанные с осуществлением наиболее сложных интеллектуальных процессов. Несмотря на все эти исследования, основные физиологические механизмы деятельности головного мозга оставались совершенно неизвестными.

Попытку проникнуть в познание механизма деятельности головного мозга предпринял немецкий психиатр и невролог В. Гризингер в начале 40-х годов. Он высказал идею о рефлексорном характере деятельности головного мозга. Говоря о том, что головной мозг является органом душевной жизни, Гризингер отмечал, что психическая жизнь человека, так же как и животных, начинается в органах чувств и проявляется в движениях. Переход чувственного возбуждения к двигательному совершается по общему плану рефлексорного действия, сопровождаемого чувственным сознанием, или без этого последнего.

Идея о рефлекторном механизме деятельности головного мозга получила оригинальное и блестящее развитие и обогатилась новым содержанием в упомянутых психофизиологических трудах И. М. Сеченова. Он доказывал значение рефлекторной концепции для понимания функций головного мозга. Сеченов шел путем анализа все более и более сложных процессов, начиная от наиболее простых спинномозговых рефлексов и кончая высшими формами психических реакций. Обосновывая свою концепцию, Сеченов исходил из представления о рефлексе как трехчленном акте, начинающемся с раздражения окончаний центростремительных нервов и заканчивающемся мышечной деятельностью. Средним звеном в каждом рефлексе является деятельность нервных центров, в которых происходит переработка (усиление или угнетение) и переключение возбуждений с центростремительного пути на центробежный. Сеченов доказывал, что начало всякого произвольного и непроизвольного акта таково же, как и начало рефлекса: *«Первоначальная причина всякого поступка лежит всегда во внешнем чувственном возбуждении, потому что без него никакая мысль невозможна»*. Равным образом, по мнению Сеченова, и последнее звено произвольной и непроизвольной деятельности аналогично концу рефлекса. Таковым является мышечное движение. В необычной для научного трактата образной форме Сеченов говорит об этом: *«Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению – к мышечному движению. Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге – везде окончательным фактом является мышечное движение»*.

Среднее звено рефлексов головного мозга сложнее, чем спинномозговых рефлексов. Управление «явлениями сознательной и бессознательной психической жизни», по Сеченову, осуществляется благодаря наличию «трех механизмов... чисто отражательного аппарата, механизма, задерживающего и усиливающего рефлексы».

Это мнение Сеченова было серьезно аргументировано, оно опиралось на открытое им явление центрального торможения, а также на опыты его учеников И. Г. Березина и В. В. Пангутина, которые доказали наличие механизма в головном мозгу лягушки, усиливающего рефлексы.

Физиология органов чувств

В XIX столетии были получены фундаментальные факты из физиологии органов чувств. Особо следует отметить значение классических исследований Г. Гельмгольца, который своими трудами «Руководство по физиологической оптике» (1856) и «Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа для теории музыки» (1862) заложил основы физиологии зрения и слуха. Анализ хода лучей в глазу и рассмотрение глаза как оптического инструмента, выяснение механизма аккомодации (приспособление к видению разноудаленных предметов), исследование астигматизма, разработка трехкомпонентной теории цветного зрения (идея этой теории была высказана ранее М. В. Ломоносовым и затем Юнгом), изобретение офтальмоскопа, став-

шего основным методом клинической офтальмологии, измерение размеров слепого пятна и выяснение его происхождения, разработка теории бинокулярного зрения, создание резонаторной теории слуха – таков неполный перечень того, чем обязана Гельмгольцу физиология органов чувств. В области физиологии глаза необходимо указать еще на работы Ф. Х. Болла (1876) и В. Кюне (1877), открывших зрительный пурпур в палочках сетчатки и положивших начало исследованию фотохимических процессов в глазу, и на теорию цветного зрения Э. Геринга, иначе, чем Гельмгольц, объяснившего процессы, происходящие в сетчатке при возникновении различных цветовых ощущений.

Флуранс (1828) показал, что полукружные каналы не являются частью слухового аппарата; им были получены экспериментальные данные о своеобразных нарушениях (маятникообразные движения головы) при их повреждении. Впоследствии Ф. Гольц (1870) высказал мысль, что полукружные каналы являются чувствительным органом, поддерживающим равновесие головы. Вскоре после этого Э. Мах (1873) и И. Врейер (1874) разработали теорию о функциях вестибулярного аппарата, пользующуюся признанием и в наше время, согласно которой рецепторы полукружных каналов реагируют на движение эндолимфы при вращательных движениях головы, а отолиты – на положение головы в пространстве.



Рис. 3.22. Эдуард Пфлюгер (1829–1910)

Определенные успехи были достигнуты благодаря работам Эрн. Вебера и М. Фрея в изучении тактильной рецепции. Ими были предложены эстезиометры для измерения порогов тактильной чувствительности.

Эрн. Вебером была установлена зависимость между приростом силы раздражения и возникновением ощущения. Математическое выражение этой зависимости было дано Г. Т. Фехнером (закон Вебера – Фехнера).

Характерным для физиологии органов чувств (за исключением вестибулярного аппарата) в XIX в. было то, что ее представления базировались в основном на субъективных показаниях испытуемого. Чисто физиологического, объективного метода определения возбудимости и состояния рецепторных аппаратов не было, эти методы появились лишь в XX в. в связи с развитием электрофизиологии.

Общая физиология нервных и мышечных волокон

В XIX столетии были заложены основы общей физиологии нервных и мышечных волокон. Своими успехами в этой области физиология обязана тому, что в практику экспериментальных исследований вошла методика электрического раздражения посредством постоянного электрического тока или индукционного санного аппарата дю Буа-Реймона. Применение методики электрического раздражения сделало возможным измерение возбудимости, количественным показателем которой стало пороговое напряжение или пороговая сила электрического тока.

Дю Буа-Реймон – первый, подробно изучивший действие электрического тока на возбудимые ткани (1845–1848) – доказывал, что возникновение возбуждения зависит от скорости изменения плотности тока и не зависит от времени протекания тока через ткань (закон дю Буа-Реймона). В 50-х годах Пфлюгер открыл явления физиологического электротона – изменения возбудимости на полюсах постоянного тока – и показал, что возбуждение возникает в момент замыкания постоянного тока на положительном полюсе и в момент размыкания на отрицательном полюсе (полярный закон), иначе говоря, он установил, что раздражающее действие оказывает возникновение катэлектротона или исчезновение анэлектротона. Существенные изменения в понимание установленных дю Буа-Реймоном и Пфлюгером фактов внесли А. Фик, Т. Энгельман и Б. Ф. Вериго. Фик (1863) при исследовании так называемой медленной мышцы моллюска анодонты, а Энгельман (1870) при исследовании также медленной, гладкой мышцы мочеочника кролика нашли, что возбуждение не возникает даже при достаточно большой силе раздражающего тока, если время его протекания через возбудимую ткань короче некоторого минимального интервала. В дальнейшем этот факт, опровергающий представления дю Буа-Реймона, был доказан Гоорвегом (1892) и Вейосом (1901) при исследовании влияния раздражающего тока на различные физиологические объекты. Вериго (1888) обнаружил, что при длительном протекании постоянного тока через нерв возбудимость, повышенная вначале в области катода, падает, а в области анода – повышается.

В 1850 г. Гельмгольц определил скорость проведения возбуждения в нервных волокнах лягушки, а в 1867 г. совместно с Н. И. Бакстом и в нервах человека. В 60-х годах А. И. Бабухин и В. Кюне установили, что возбуждение в нервных волокнах может распространяться в обе стороны от участка раздражения (закон двухстороннего проведения).



Рис. 3.23. Герман Гельмгольц (1821–1894)

Посредством электрического раздражения и графической регистрации мышечных сокращений удалось изучить сократительную функцию мышечных волокон. Был изучен ход сокращения скелетных мышц во времени при одиночных и ритмических раздражениях и измерена скорость распространения волны сокращения (она оказалась значительно меньшей, чем скорость проведения возбуждения по нерву). Точному измерению подвергли силу различных мышц, и при этом было выяснено, что она пропорциональна площади поперечного сечения мышцы, точнее говоря, поперечному сечению совокупности всех мышечных волокон (Э. Вебер). Изучение суммации сокращений при повторных одиночных раздражениях привело к установлению того факта, что сила (амплитуда) сокращения значительно больше при вызываемом ритмическим раздражением (тетанусе) чем при одиночном сокращении. Для объяснения тетанического сокращения Гельмгольц предложил теорию суперпозиции сокращений, а Н. Е. Введенский (рис. 3.24) создал теорию суммации следовых явлений возбуждения в мышце.

При исследовании влияния ритмических раздражений разной частоты на нервно-мышечный препарат Н. Е. Введенский (1886) установил явления оптимума и пессимума раздражений, которые в дальнейшем были предметом многих исследований.

Принципиально важное значение имели исследования Г. Гельмгольца, Р. Гейденгайна, В. Я. Данилевского и других, показавшие увеличение теплообразования в мышце при ее сокращении. На этом основании было сформулировано представление о химических источниках энергии мышечного сокращения, которые легли в основу изучения химических процессов, происходящих в мышце при ее деятельности. Кюне В. открыл в мышце характерный для нее белок – миозин. Дю Буа-Реймон показал, что ткань мышцы при

длительном ее раздражении приобретает кислую реакцию, а затем Гейденгайн установил, что по мере работы мышцы в ней возрастает количество кислых продуктов. Химические исследования привели к заключению, что причина этого кроется в образовании молочной и угольной кислот. Такие исследования послужили основанием для вывода, что работа мышцы совершается за счет расщепления и окисления органических веществ. Либих Ю. (1842) признавал такими веществами белки, а А. Фик и Вислиценус (1865) – на основании исследования обмена веществ при мышечной работе, связанной с восхождением на гору, пришли к выводу, что источниками энергии мышц являются безазотистые вещества, в первую очередь углеводы. Доказательства этому были даны также Фонтом, наблюдавшим, что при интенсивной мышечной работе количество выделенных с мочой азотистых продуктов почти не меняется. Так были созданы первые наброски химической теории мышечного сокращения.

Заслуживает внимания высказывание Л. Траубе, предвосхитившее дальнейшие открытия биохимиков, что белок мышцы играет роль фермента, способствующего окислению углеводов.

Во второй половине XIX столетия возникли теории мышечного утомления. Одна из первых теорий, однако, быстро отвергнутая, принадлежала М. Шиффу, допускавшему, что утомление мышцы, подобно прекращению работы паровой машины, связано с истощением источников энергии – уменьшением запасов топлива. Ранке в 1863 г. производил опыты с введением в сосуды неработавшей мышцы вытяжек из утомленной мышцы и наблюдал при этом в первой из них понижение работоспособности. Аналогичные по существу результаты получал в 1881 г. А. Моссо, наблюдавший, что введение неутомленной собаке крови утомленного животного вызывает симптомы утомления, в том числе одышку и учащение сердцебиений. Подобные данные привели Пфлюгера к идее, что утомление мышцы является результатом накопления в ней каких-то веществ (кислот), препятствующих ее деятельности.

Развитие электрофизиологии

Трудно переоценимое значение для физиологии нервов, мышц и центральной нервной системы имели электрофизиологические исследования.

Впервые мысль о том, что в животном организме происходят какие-то электрические явления, была высказана Л. Гальвани в 1786 г. Основанием для нее служил эксперимент, в котором Гальвани наблюдал сокращение мышцы при приложении к ней и подходящему к ней нерву дуги из двух металлов. Трактовка, данная Гальвани его опыту, была опровергнута А. Вольта, убедительно показавшим, что источником электричества был контакт двух разных металлов, а не живая ткань, которая в данном случае играет роль влажного проводника. Однако Гальвани вскоре в подтверждение своей идеи произвел опыт наложения седалищного нерва на брюшко икроножной мышцы лягушки и видел, что это нередко сопровождалось сокращением мышцы.

Опыт «сокращения без металлов» явился, по выражению дю Буа – Реймона, «истинным основным опытом нервно-мышечной физиологии»; с него начинается история электрофизиологии.

Успехи электрофизиологии на протяжении всей ее истории неразрывно связаны с текущими достижениями физики и техники и усовершенствованиями электроизмерительной и электрорегистрирующей аппаратуры. Всякое новое достижение в этой области немедленно принималось «на вооружение» электрофизиологами. Одним из примеров может служить следующий факт, относящийся к раннему периоду электрофизиологических исследований. Когда Швейггер построил мультипликатор (1820), а Ампер открыл явление астазии магнитной стрелки (1821), флорентийский физик Нобили (1827), соединив мультипликатор и астатическую пару стрелок с участком туловища и лапкой лягушки, обнаружил наличие электрического тока. Этот ток он назвал «собственным током лягушки». Значительное количество фактов, доказывавших справедливость открытия Гальвани, получил К. Маттеуччи (1837-1840), использовавший в своих опытах как мультипликатор, так и «живой реоскоп», т. е. чувствительную к электрическому раздражению лапку лягушки.

Несмотря на то, что упомянутые здесь исследования являлись основополагающими, электрофизиология как самостоятельная область исследования оформилась лишь в середине 40-х годов XIX в. благодаря классическим исследованиям Э. дю Буа-Реймона. Обладая хорошей подготовкой в области физики, дю Буа-Реймон значительно усовершенствовал электроизмерительную аппаратуру, провел весьма точные эксперименты и установил ряд закономерностей, характеризующих электрические явления в мышцах и нервах. Им было показано, что поперечный разрез мышцы электроотрицателен по отношению к продольному ее разрезу. Во время сокращения мышцы происходит отрицательное колебание мышечного тока, т. е. ток, отводимый к гальванометру от поперечного и продольного разрезов мышцы, ослабевает. По мнению дю Буа-Реймона, электрический ток (ток покоя) предсуществует в мышце и выявляется при отведении к гальванометру определенных участков мышцы. Эта точка зрения встретила резкие возражения. Один из ближайших учеников дю Буа-Реймона, а впоследствии его противник в теоретическом истолковании электрических явлений в животных тканях, Л. Германн, как уже упоминалось, в 1868 г. выступил против схемы своего учителя и доказывал, что нет токов покоя, а имеются токи повреждения. Из этого следует, что токи в тканях не предсуществуют, а развиваются в момент повреждения и умирания ткани (альтерационная теория).



Рис. 3.24. Николай Евгеньевич Введенский (1852–1922)

Отрицательное колебание тока, названное М. Шиффом и Л. Германном током действия, Германн объяснил тем, что возбужденная ткань, подобно поврежденной и умирающей, становится электроотрицательной.

Дю Буа-Реймон предположил, что отрицательное отклонение тока при возбуждении имеет колебательный характер, который не выявляется вследствие инерционности измерительного прибора. Основанием для такого предположения было то, что лапка лягушки, служившая живым реоскопом в опыте с вторичным сокращением, обнаруживала тетаническое сокращение, когда ее двигательный нерв набрасывался на сокращавшуюся мышцу другой лапки. Доказательство колебательной природы отрицательного отклонения стрелки гальванометра было получено Ю. Бернштейном с помощью остроумного прибора дифференциального реотома, подключавшего мультипликатор к мышце в разное время после нанесения на нее раздражения.

Убедительное доказательство возникновения в мышце или нерве колебаний потенциалов при тетанизирующих раздражениях дал Н. Е. Введенский в 1880–1884 гг. с помощью незадолго до того изобретенного телефона. Телефонические исследования сделали возможным изучение предельной частоты возбуждений, которую способны воспроизводить нерв, мышца или нервные центры. Эти факты легли в основу концепции Введенского о лабильности (функциональной подвижности) возбудимых тканей (1892).

После того, как были открыты электрические явления в мышцах и нервах, началось их исследование и в других тканях и органах. Токи в сетчатке глаза открыл дю Буа-Реймон (1849). Он же обнаружил токи, зависящие от секреции желез в коже лягушки (1857).

В 1856 г. А. Келликер и Г. Мюллер посредством живого реоскопа наблюдали впервые электрические явления в сердце лягушки и теплокровного. Затем в 70-х годах Марей зарегистрировал их у животного с помощью капиллярного электрометра Липпмана, а в 1887 г. А. Уоллер – у человека.

В 70-х годах были выполнены первые исследования, положившие начало электрофизиологии центральной нервной системы. Первые опыты в этой области выполнил Р. Кэтон в 1874–1875 гг., обнаруживший при применении гальванометра дю Буа-Реймона электрические токи в головном мозгу. Вскоре, независимо от Кэтона, В. Я. Данилевский (1876) экспериментально показал, что возбуждение больших полушарий сопровождается электрическими явлениями. Через несколько лет И. М. Сеченов опубликовал работу «Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки» (1882). В этой работе он впервые описал весьма важный факт, подтвержденный всеми последующими исследователями, что в продолговатом мозгу наблюдаются периодические электрические колебания при отсутствии каких-либо внешних раздражений. Сеченов назвал их «спонтанными колебаниями», или «спонтанными разрядами», и предположил, что они связаны с двигательными импульсами, возникающими в продолговатом мозгу. Специальное исследование электрических колебаний в нервных центрах, как уже говорилось, провел ученик Сеченова Введенский с помощью телефона (1882).

Поскольку на основании этих и других исследований было установлено, что возбуждение нервных центров сопровождается электрическими явлениями, то возникла мысль о возможности использовать электрофизиологическую методику для изучения проблемы локализации функций в мозгу. Эту мысль высказали и пытались обосновать своими экспериментами Б. Ф. Вериге (1889) и А. Бек (1890). Вериге, как бы предвидя будущее развитие электрофизиологии головного мозга, писал, что электрофизиологический способ изучения проблемы локализации может иметь «громдное преимущество перед другими ввиду своей полной объективности».

Резюмируя, отметим, что, несмотря на примитивную технику исследования, выдающимся ученым того времени удалось создать основы современных знаний в этой области науки.

Физиология кровообращения

Еще в XVIII в. проблемы гемодинамики рассматривались на основе представлений гидродинамики и гидравлики (Бернулли). В XIX в. эти идеи получили дальнейшее развитие в работе Пуазейля, давшего математическое описание законов движения крови в сосудах (формула Пуазейля), и в большем числе экспериментальных исследований, в которых были определены основные показатели гемодинамики. Важнейшим из этих показателей является величина давления крови в сосудах, для измерения которого К. Людвиг в 1846 г. предложил ртутный манометр и запись кривых давления на кимографе; позднее для этой цели А. Фик применил менее инерционный пружинный манометр. Людвиг измерил величины давления в разных сосудах и обнаружил падение давления крови вдоль сосудистой системы и отрицательное давление в крупных венах. Шово и Марей (1861) определили давление крови в предсердии и желудочке лошади и прямым экспериментом показали, что давление крови в сосудах создается в результате работы сердца. Графическая регистрация давления крови позволила произвести детальный анализ его колебаний в зависимости от разных условий. Людвиг и Эйнбротт обнаружили

дыхательные волны кровяного давления, а Траубе (1865) и затем Геринг описали медленные колебания давления (волны Траубе – Геринга).

В XIX столетии в физиологию кровообращения широко вошли измерения различных параметров кровообращения. Были измерены линейная и объемная скорости тока крови. А. Фолькман (в 1837–1843 гг. он был профессором физиологии Дерптского, ныне Тартуского, университета) измерил с помощью изобретенного им гемодрометра линейную скорость кровотока в разных артериях (исследования Фолькмана обобщены в его книге «Гемодинамика в опытах», 1850). Эрн. Вебер определил линейную скорость тока крови в капиллярах. Объемная скорость кровотока в артериях была измерена К. Людвигом с помощью сконструированного им прибора – кровяных часов.

Э. Геринг и Г. Фирордт определили скорость кругооборота крови у разных животных и получили величины, близкие к принятым в настоящее время. Р. Майер произвел первые вычисления работы сердца. А. Фик разработал принцип определения минутного объема кровотока (1870). Методика измерения этого важнейшего гемодинамического показателя, основанная на принципе Фика, и сегодня признается наиболее точной.

Эрн. и В. Веберы определили скорость распространения пульсовой волны, а К. Фирордт, а затем Э. Марей, сконструировавшие сфигмографы для записи артериального пульса, подробно проанализировали пульсовые кривые. Был зарегистрирован также венный пульс и дано объяснение его волн.

В XIX столетии, особенно во второй его половине, много было сделано в изучении деятельности сердца. Были разработаны способы регистрации некоторых механических ее проявлений. После того как Лаэннек в 1819 г. ввел в медицинскую практику методику аускультации, были проведены исследования происхождения сердечных тонов. Обширную работу в этом направлении провели К. Людвиг и И. Догель. На том основании, что первый тон может быть слышен при прикладывании стетоскопа к вырезанному из организма или обескровленному сердцу, когда нет движения крови и клапаны не работают, но сердечная мышца еще сокращается, Людвиг и Догель пришли к заключению, что этот тон – мышечного происхождения. Второй тон сердца был объяснен захлопыванием полулунных клапанов.

Много споров вызвала среди физиологов прошлого столетия проблема автоматии сердца. В 1844 г. Р. Ремак описал нервные ганглии в сердце коров, овец и свиней и показал, что идущие от них нервные волокна входят в пучки мышечных волокон сердца. На основании своих морфологических находок Ремак высказал мнение, что сердечные сокращения зависят исключительно от нервной системы. Такого же мнения придерживался и А. Фолькман, который в статье, опубликованной в том же номере «Архива анатомии и физиологии», где была помещена работа Ремака, писал, что центральный орган сердцебиений – это ганглии Ремака. Такому мнению о природе автоматической активности сердца вскоре был противопоставлен другой взгляд, выразителем которого был Р. Вагнер. В 1850 г. он писал о том, что автоматия сердца обусловлена процессами, происходящими в самой

сердечной мышце. В пользу этого приводился тот факт, что сердце куриного эмбриона начинает сокращаться тогда, когда в нем еще нет нервных клеток и волокон.

В 70-х годах были открыты некоторые характерные особенности возбуждения и сокращения сердца, в частности явления рефрактерности, феномен лестницы, закон «все или ничего» (Боудич). Мареем были изучены условия возникновения экстрасистол и компенсаторной паузы.

Крупные успехи были достигнуты в XIX столетии в изучении нервной регуляции деятельности сердца.

В 1845 г. братья Эрн. и Эд. Веберы установили тормозящее влияние блуждающего нерва на сердце, а в 1867 г. братья И. и М. Ционы обнаружили, что раздражение симпатических нервов вызывает учащение сердечных сокращений (поэтому эти нервы были названы ускорителями сердца). В 1884 г. И. П. Павлов открыл усиливающее сердечную деятельность действие симпатических нервов и признал эти нервы трофическими, т. е. изменяющими обмен веществ (питание) клеток и тканей.

Павловым и одновременно с ним Гаскеллом было высказано предположение, что центробежные нервы сердца – регуляторы функциональных свойств сердечной мышцы. Этот взгляд получил дальнейшее развитие в исследованиях Т. Энгельмана. В прямых опытах Энгельман показал, что раздражение сердечных нервов вызывает изменение возбудимости, проводимости и сократимости. В 1896 г. Энгельман предложил известную классификацию нервных влияний на сердце, разделив их на хронотропные (влияния на ритм), инотропные (влияния на силу сокращения), батмотропные (влияния на возбудимость) и дромотропные (влияния на скорость распространения возбуждения по сердцу).

Наряду с открытием центробежных нервов, регулирующих работу сердца, К. Людвиг и И. Ф. Цион обнаружили (1866) центростремительный нерв, раздражение которого вызывает замедление сердечных сокращений и падение артериального давления (нерв получил название депрессора).

Догель И. М. в 1866 г. показал, что у кролика можно вызвать рефлекторную остановку сердечной деятельности путем раздражения хлороформом чувствующих окончаний слизистой носа. Вслед за этим Ф. Гольц описал рефлекторную остановку сердца лягушки при поколачивании по ее брюшным внутренностям. В 1894 г. И. М. Догель опубликовал сравнительно-физиологическое исследование, показавшее, что рефлекторные влияния на сердце существуют и у беспозвоночных животных. У ракообразных рефлекторное угнетение сердечной деятельности наступало при раздражении любого участка их тела.

В середине XIX столетия была изучена иннервация сосудов: были найдены нервы вазоконстрикторы и вазодилататоры. Бернар К. наблюдал, что перерезка симпатических сосудосуживателей вызывает сильное расширение сосудов. На этом основании был сделан вывод, что сосуды находятся в состоянии тонуса, который обусловлен нервными влияниями.

В 1871 г. Ф. В. Овсянников описал регулирующий кровяное давление сосудодвигательный центр продолговатого мозга. Наконец, многими авторами были открыты различные рефлекторные вазоконстрикторные и вазодилаторные реакции.

Таким образом, в прошлом столетии физиология обогатилась знанием нервной регуляции функций сердечно-сосудистой системы. Что же касается гуморальной регуляции, то в соответствии с уровнем науки того времени она оставалась неизвестной.

Физиология дыхания

В XIX столетии с помощью разработанных тогда физико-химических и физиологических методов исследования были изучены различные процессы, связанные с функцией дыхания. Много нового было внесено в понимание легочного газообмена, транспорта газов кровью и нервной регуляции дыхания.

Мюллер В. и Фирордт К. определили состав вдыхаемого и выдыхаемого, а К. Фирордт и Э. Пфлюгер – состав альвеолярного воздуха.

Магнус Г. в труде «О наличии кислорода, азота и углекислоты в крови и о теории дыхания» (1837) привел данные, полученные посредством разработанного им прибора, что артериальная кровь содержит больше кислорода, чем венозная, а венозная – больше углекислого газа, чем артериальная. Через 20 лет после этого Р. Майер измерил содержание кислорода в крови и обнаружил фундаментальной важности факт, что связывание кислорода кровью представляет собой химический процесс, зависящий от давления этого газа в окружающей среде. Он установил роль красных кровяных телец в этом процессе и показал, что веществом, связывающим кислород, является гемоглобин, переходящий в оксигемоглобин. Прямое доказательство участия гемоглобина в связывании кислорода дал Ф. Гоппе-Зейлер, которого справедливо считают одним из основоположников физиологической химии: он получил гемоглобин в кристаллическом состоянии и показал его способность связывать кислород.

Майер Р. и в особенности И. М. Сеченов систематически и детально изучили поглощение и отдачу углекислого газа кровью. Еще в 1859 г. Сеченов сконструировал для этой цели ртутный насос, основанный на принципе возобновляемой торичеллиевой пустоты. Этот прибор в дальнейшем он значительно усовершенствовал. Принцип, положенный в основу сконструированного Сеченовым газоанализатора, использовали в созданных позднее приборах (аппарат Ван – Слайка и др.). Исследования показали во много раз большее поглощение углекислоты плазмой крови, чем водой, что объясняется связыванием углекислоты основаниями плазмы крови. В связи с этим для выяснения условий поглощения и отдачи углекислоты кровью. Сеченов провел обширные исследования поглощения CO_2 солевыми растворами. Сеченовым, а затем Вериго (1892) была обнаружена связь между поглощением в легких кислорода и выделением углекислоты (оксигемоглобин вытесняет угольную кислоту из ее соединения с основаниями).

В XIX столетии были заложены основы современных представлений о регуляции дыхания.

Ж. Легаллуа в 1811 г. показал, что повреждение определенного участка продолговатого мозга ведет к прекращению дыхания. Флуранс уточнил местоположение этого участка продолговатого мозга. Он назвал его «жизненным узлом» (*noeud vital*), поскольку его разрушение влечет за собой смерть животного. В 1885 г. Н. А. Миславскому удалось в точных экспериментах окончательно установить локализацию дыхательного центра в продолговатом мозгу.

В связи с открытием дыхательного центра возник вопрос о механизме ритмического его возбуждения. Холл М. в 1836 г. предположил, что дыхание является рефлекторным актом. Это предположение Холл в 1850 г. и Ф. Дондерс в 1853 г. развили далее, допустив, что венозная кровь, богатая углекислотой, притекающая к легким, раздражает окончания афферентных волокон блуждающего нерва в легочных альвеолах и тем самым вызывает вдох. Эта мысль основывалась на наблюдениях Кремера (1819) и Траубе (1847), что раздражение или перерезка блуждающих нервов приводит к резкому изменению дыхательных движений.

Нервный механизм регуляции дыхания был уточнен в работе И. Брейера, выполненной в лаборатории Э. Геринга в 1868 г., позволившей сформулировать принцип саморегуляции дыхания. На том основании, что вдувание воздуха в легкие, растягивающее легочную ткань, вызывает выдох, был сделан следующий вывод: «Каждый вдох, поскольку он растягивает легкие, сам подготавливает свой конец и приводит к выдоху. Начавшийся вдох тем скорее прерывается, чем быстрее он достигает своей цели, т. е. растяжения легких».

Одновременно с изучением нервного механизма дыхания во второй половине XIX столетия было показано, что возбуждение дыхательного центра вызывается изменениями содержания углекислоты и кислорода в крови. При этом возникли противоречивые мнения о том, что является основным возбудителем дыхательного центра: избыток углекислоты или недостаток кислорода в крови. Кусмауль А. и Теннер А. в 1857 г. на основании опытов с зажатием мозговых сосудов, приводящем к учащению дыхания, пришли к заключению, что накопление углекислоты является возбудителем дыхательного центра. Однако И. Розенталь на основании 20-летних исследований, начатых в 1862 г., доказывал, что основное значение в возбуждении дыхания имеет не избыток углекислоты, а недостаток кислорода. Пфлюгер провел систематическое исследование этого вопроса и признал, что оба фактора – и недостаток кислорода и избыток углекислоты в крови – являются возбудителями дыхательного центра, однако первый из них служит более сильным раздражителем. Противоположное мнение высказал Л. Траубе в 1862 г. на основании опытов с гипервентиляцией; при этом содержание кислорода в крови остается нормальным, а содержание углекислоты уменьшено, что вызывает вследствие недостаточного возбуждения дыхательного центра остановку дыхания. Значение углекислоты как основного возбудителя дыхательного центра было убедительно доказано классическим экспериментом Л. Фредерика (1887) с перекрестным кровообращением двух собак. Однако вопрос о роли в регуля-

ции дыхания недостатка кислорода и избытка углекислоты в крови все же не был окончательно решен в XIX столетии. Его разработка была продолжена выдающимися физиологами нашего века Дж. С. Холдейном, Г. Винтерштейном, К. Геймансом и др.

Физиология пищеварения

До XIX столетия были выполнены лишь отдельные, эпизодические наблюдения над процессами пищеварения. В середине XVII в. Р. де Грааф вводил в протоки слюнной и поджелудочной желез канюли и собирал выделяемые этими железами пищеварительные соки. Реомюр в начале и Л. Спалланцани в конце XVIII столетия вводили в желудок крупных птиц кусочки губки для собирания и исследования пищеварительного действия желудочного сока. В результате таких опытов Спалланцани пришел к выводу, что пища подвергается в желудке химической обработке.

В начале XIX в. Ф. Тидеман и Л. Гмелин, чтобы выяснить, как изменяется пища в желудке, кормили животное, а затем через определенное время убивали его и, вскрывая желудок, смотрели, как изменилась съеденная пища.

Начиная с 40-х годов в практику физиологических исследований вошли разработанные В. А. Басовым, Н. Блондло, Р. Клеменсевичем, Р. Гейденгайном, Л. Тири, Л. Велла и в особенности И. П. Павловым хирургические методы исследования пищеварительных желез, позволявшие собирать пищеварительные соки и проводить различные эксперименты над животным, находящимся в нормальном состоянии.

Одновременно с этим было изучено действие на различные вещества пищеварительных соков и установлена их ферментативная активность. Так, в 1831 г. Леухс показал, что слюна обладает способностью превращать крахмал в сахар. Т. Шванн в 1836 г. открыл в желудочном соке пепсин, Я. Пуркине и С. Паппенгейм в том же году обнаружили, что поджелудочный сок переваривает белки, а К. Бернар в 1849 г. нашел, что этот сок расщепляет жиры. Пищеварение стали трактовать как химический процесс, в основе которого лежит ферментативный гидролиз.

До конца 80-х годов, практически до начала исследований И. П. Павлова, в изучении секреторной и моторной деятельности пищеварительного тракта было сделано относительно немного. Следует отметить лишь некоторые результаты исследований, проведенных в основном К. Людвигом, К. Бернаром и Р. Гейденгайном. Этими физиологами была изучена секреторная иннервация слюнных желез. На основе полученных им данных Гейденгайн высказал предположение, что существуют два вида секреторных нервов: одни из них (барабанная струна, яacobсонов нерв) являются «секреторными», вызывающими выделение воды и солей, другие (симпатические нервные волокна) – «трофическими», регулирующими образование органических веществ слюны. К. Бернар открыл остающееся загадочным явление паралитической секреции слюнных желез. Он же привел некоторые экспериментальные факты, позволившие ему высказать предположение (ныне являющееся доказанным), что соляная кислота желудочного сока сецернируется обкладочными клетками желудка. Он же открыл явление самопереваривания желудка при

травме его или после смерти. Был изучен состав желчи и проведены исследования ее секреции на собаках с фистулой общего желчного протока (Биддер, Шмидт, 1852). Вирхов Р. получил первые данные, указывающие на то, что желчные пигменты образуются из гемоглобина крови. Позднее это было подтверждено И. Р. Тархановым, который вводил в ток крови большие количества раствора гемоглобина и видел увеличение выделения желчных пигментов.

Таким образом, к концу 80-х годов физиология пищеварения представляла собой малоизученную область. Механизмы секреторной деятельности желудка, поджелудочной железы, печени и кишечных желез оставались совершенно неясными.

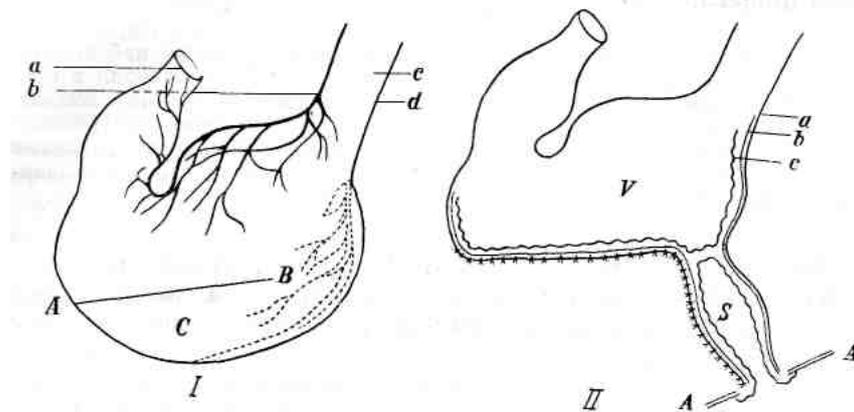


Рис. 3.25. Схема операции изолированного желудка по И. П. Павлову (1894)

Новый этап в физиологии пищеварения начался с того времени, когда И. П. Павлов приступил к своим классическим исследованиям в этой области. Результаты его работы обобщены им в книге «Лекции о работе главных пищеварительных желез» (1897) и в нескольких последующих публикациях (рис. 3.25).

Исключительные достижения И. П. Павлова в области физиологии пищеварения обусловлены прежде всего новыми методологическими и методическими принципами, внесенными им в физиологию. Павлов разработал и широко применил сложные и вместе с тем весьма совершенные хирургические методы. Он был убежден, что только развитие оперативного остроумия и искусства в области пищеварительного канала раскроет перед нами всю поразительную красоту химической работы этого органа.

Еще в 1879 г. И. П. Павлов осуществил операцию наложения постоянной фистулы протока поджелудочной железы у собаки. Для этой цели вырезался и затем вшивался на кожу живота небольшой участок стенки двенадцатиперстной кишки в месте впадения в нее протока поджелудочной железы. После заживления раны можно было собирать поджелудочный сок в любой момент пищеварительного процесса, исследовать его состав и свойства, изучать влияние пищи на секреторную функцию железы. В 1895 г. был разработан метод наложения фистулы протока слюнной железы. Эта методика в

дальнейшем использовалась для изучения безусловных и условных слюноотделительных рефлексов. В 1889 г. И. П. Павлов совместно с Е. О. Шумовой – Симановской разработал замечательную методику исследования желудочной секреции путем сочетания фистулы желудка по Басову с операцией перерезки пищевода (эзофаготомией). У оперированной таким образом собаки пища не поступает в желудок и вываливается из перерезанного пищевода. Вместе с тем прием пищи, так называемое «мнимое кормление», вызывает обильную рефлекторную секрецию желудочных желез. Путем двусторонней перерезки блуждающих нервов было установлено, что они являются секреторными нервами желез желудка. Этот факт интересно сопоставить с тем, что за десять лет до того один из самых авторитетных специалистов и области физиологии секреторных процессов Р. Гейденгайн отрицал влияние нервной системы на работу желудочных желез. Крупнейшим методическим достижением И. П. Павлова, демонстрирующим его творческую изобретательность и несравненное хирургическое искусство, была разработка операции изолированного желудочка с сохранением нервных связей его с большим желудком. Эта операция позволяла собирать желудочный сок, не загрязненный пищей, в таких условиях, при которых в большом желудке протекало пищеварение, причем сокоотделение из малого желудка было точной, но уменьшенной копией секреции большого желудка. Были разработаны также операции наложения фистул на желчный пузырь и выведения на кожу живота общего желчного протока. На оперированных животных Павлов и его многочисленные ученики изучили влияние различных условий на деятельность пищеварительных желез, в частности, влияние приема различных видов пищи. В ходе исследований было обнаружено большое число фактов, свидетельствовавших о наличии целесообразной приспособленности системы органов пищеварения к внешним условиям. В понимании этих целесообразных приспособлений Павлов руководствовался учением Дарвина и идеей нервизма. В связи с этим особое внимание он обратил на раскрытие нервного механизма секреции пищеварительных желез. В итоге работы Павлова и его учеников функция пищеварения стала одной из наиболее хорошо изученных.

Физиология выделительных органов

Развитие представлений о функциях почек было связано с успехами микроскопической анатомии. Первый значительный шаг в изучении строения почек был сделан Мальпиги; дальнейшее развитие знаний о функции почек связано с исследованием русского врача А. М. Шумлянского.

В. Боумен имел в своем распоряжении микроскоп, дающий увеличение в 300 раз, что позволило ему впервые дать точное описание нефрона (1842). Боумен сформулировал первую теорию мочеобразования. Он полагал, что в мальпигиевых клубочках выделяется вода и, возможно, некоторые соли; выделение же специфических органических веществ мочи (мочевины, мочевой кислоты и др.) является функцией эпителия мочевых канальцев, из которого их вымывает проходящий здесь водяной ток. Мальпигиевы клубочки, по мнению Боумена, служат для регулирования содержания воды в крови, а следовательно, и во всем организме. Как писал Гейденгайн, эти

взгляды явились у Боумена более в силу художнического прозрения, вытекающая из рассмотрения микроскопической картины почек, а не в силу «положительных фактов». «Положительные факты», позволявшие решить проблему, были получены К. Людвигом и Р. Гейденгайном.

В 1844 г. К. Людвиг дал первый набросок своей теории мочеобразования, которую он в дальнейшем развил и экспериментально обосновал совместно со своими учениками. Согласно теории Людвига в мальпигиевых клубочках происходит под влиянием высокого давления крови в клубочковых капиллярах фильтрация жидкости, содержащей все вещества, которые входят в состав мочи. Протекая далее по канальцам почки, профильтрованная в клубочках жидкость концентрируется, отдавая воду обратно в кровь капилляров канальцев, где давление крови невысоко. Вследствие диффузии воды в кровяное русло жидкость, вытекающая из канальцев, приобретает состав, свойственный готовой моче.

С резкой критикой теории Людвига выступил Р. Гейденгайн (1873, 1883). Он был принципиальным противником простого физико-химического объяснения сложных физиологических процессов. Он считал, что как во всех прочих железах, так и в почках отделение основывается на активной деятельности особых секреторных клеток. По теории Гейденгайна, вода секретруется эпителием, окружающим капилляры клубочка, а плотные вещества мочи – эпителием канальцев. Что действительно канальцевый эпителий способен секретировать некоторые вещества, было доказано Гейденгайном в опытах с введением в кровь животному краски индиго ([рис. 3 26](#)).

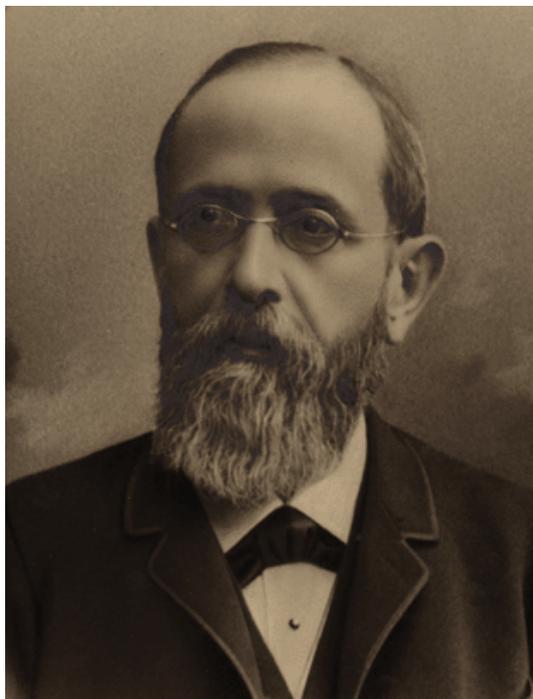


Рис. 3.26. Рудольф Гейденгайн (1834–1897)

Споры между сторонниками фильтрационной теории Людвига и секреторной теории Гейденгайна закончились лишь в наше время, когда было ус-

тановлено, что в процессе мочеобразования имеют место три процесса: фильтрация в клубочках, обратное всасывание и секреция в канальцах.

Значительный вклад в физиологию выделительных органов внес А. О. Ковалевский, выполнивший в конце 80-х и в начале 90-х годов ряд систематических исследований по изучению выделительных органов у беспозвоночных.

Исследования обмена веществ и питания организма

Успехи органической химии в XIX столетии сделали возможным всестороннее исследование процессов обмена веществ и питания организма. Был изучен химический состав тканей тела и выяснен состав пищевых веществ, поступающих в организм и выделяемых им конечных продуктов распада.

Рассматривая достижения физиологии в изучении обмена веществ, в первую очередь укажем на решение вопроса о том, где происходят в организме окислительные процессы.

А. Л. Лавуазье и П. С. Лаплас считали, что биологическое горение происходит в легких, где кислород окисляет углерод и это приводит к образованию углекислого газа, тут же выделяемого. Это мнение поддерживалось в начале XIX столетия физиками Г. Дэви, П. Дюлонгом и С. Дебре. Деви приводил в качестве довода то, что температура крови левого желудочка якобы выше, чем правого. Дюлонг и Дебре (1823) считали, что $\frac{3}{4}$ или даже $\frac{4}{5}$ всего образуемого организмом тепла продуцируется в легких. Мюллер И. в первом издании своего «Руководства физиологии» (1833) писал, что окислительные процессы происходят в крови легочных капилляров. Доводом в пользу этого большинство физиологов считало то соображение, что огонь ярче горит там, куда поступает ток воздуха, а так как кислород насыщает кровь в легких, то именно здесь – в легочных капиллярах – и должны происходить окислительные процессы. Точка зрения, что окислительные процессы происходят в крови (не легочных, а тканевых капилляров), поддерживалась Людвигом еще в 50-х годах.

Убедительное доказательство тому, что окислительные процессы происходят в тканях, было получено в конце XVIII столетия Л. Спалланцани. Он наблюдал, что ткани только что убитых животных, а также кожа и мышцы, взятые у человека сразу после смерти, поглощают кислород и выделяют углекислый газ. Замечательному наблюдению Спалланцани, как это нередко бывало в истории науки, не было придано должного значения. Лишь по прошествии нескольких десятков лет было признано, что окислительные процессы происходят не исключительно в легких или крови, а во всех тканях тела. Такое мнение высказал Г. Магнус (1837), обнаруживший различия в содержании кислорода и углекислоты в артериальной и венозной крови. Аналогичного взгляда придерживался и К. Бернар, измерявший температуру органов и наблюдавший, что она может быть выше, чем температура притекающей к ним крови (это возможно лишь потому, что окислительные процессы происходят в тканях, а не в крови). Окончательные доказательства того, что процессы окисления происходят в тканях тела, а не в крови, привел

Пфлюгер в 1875–1877 гг. Особенно убедителен эксперимент с так называемыми «солевыми лягушками», проведенный Пфлюгером и студентом Эртманом.

Какие вещества являются субстратом окислительных процессов в организме? Лавуазье и Лаплас (1782–1784) признавали таким веществом углерод. Они основывались на результатах своего опыта, в котором определялось количество тепла, отданного морской свинкой в ледяном калориметре, и измерялось количество выделенного углекислого газа. Рассчитав, сколько углерода содержалось в выделенном морской свинкой углекислом газе, исследователи определили количество тепла, освободившегося при сжигании этого количества углерода. Было найдено, что количество тепла, отданного организмом морской свинки и освободившегося при сжигании углерода, одинаково.

Опыты Лавуазье и Лапласа повторили в 1823 г. Дюлонг и Дебре, использовавшие водяной калориметр. Авторы пришли к заключению, что теплообразование в организме в их опыте на 11 % превышало количество тепла, которое по расчету должно было освободиться, если бы кислород шел на окисление углерода. Отсюда был сделан виталистический вывод, что химическое поведение элементов в организме подчинено влиянию жизненной силы.

Вскоре представление об окисляемых в организме веществах коренным образом изменилось. Ю. Либих показал, что ими являются белки, жиры и углеводы, а не непосредственно углерод, как это думали Лавуазье, Лаплас и др. Либих высказал мысль, что белки имеют значение в организме преимущественно как строительный материал для образования тканей тела, тогда как жиры и углеводы используются исключительно как источники энергии, подвергающиеся окислению до углекислого газа и воды. Поэтому Либих назвал белки пластическими веществами, не отрицая вместе с тем их энергетического значения, а углеводы и жиры – дыхательными пищевыми веществами, или поставщиками тепла.

После того, как было выяснено, какие вещества окисляются в организме и каковы конечные продукты распада белков, жиров и углеводов, появилась возможность определять полный баланс прихода и расхода питательных веществ и судить об общей интенсивности обмена. Такая работа была впервые проведена дерптскими (тартускими) физиологами Ф. Биддером и А. Шмидтом в 1852 г. Для этой цели они в опытах на кошке исследовали газообмен в камере Реньо и Рейзе и одновременно путем химического анализа определяли состав принятой пищи и выделенных из организма кала и мочи. Впоследствии более детальные исследования баланса обмена веществ разных животных и человека провели К. Фойт, М. Петтенкофер и другие физиологи и патологи. В ходе этих исследований была показана обязательная необходимость белков в питании животных, так как они являются незаменимыми питательными веществами. Полученные данные послужили обоснованием норм питания, установленных впервые Фойтом.

В дальнейшем было выяснено, что об интенсивности обмена веществ, а также о том, какие питательные вещества преимущественно окисляются в организме, можно судить по данным газообмена. Первые указания на это дали опыты Реньо и Рейзе (1840, 1848), которые сконструировали аппаратуру для длительных исследований обмена газов у разных животных (камеры с замкнутой циркуляцией воздуха). Эти исследователи нашли, что соотношение между количеством выделяемого углекислого газа и поглощаемого кислорода (это соотношение Пфлюгер в 1878 г. назвал дыхательным коэффициентом) различно в зависимости от того, какие вещества окисляются в организме.

Во второй половине прошлого века способы исследования газообмена были значительно усовершенствованы К. Фойтом, М. Петтенкофером, В. В. Пашутиным, Н. Цунцем и др. Петтенкофер в 1866 г. построил камеру для определения газообмена у человека; ее размеры были таковы, что испытуемый мог в ней работать, есть и спать. Н. Цунц и А. Гепперт сконструировали переносную аппаратуру для определения газообмена за короткие промежутки времени. Эта аппаратура позволяла исследовать газообмен в клинической практике, а также в условиях трудовой деятельности.

В результате значительного числа исследований, проведенных в конце прошлого века, было изучено, как изменяется газообмен в зависимости от пола, возраста, веса тела, приема пищи и голодания, температуры тела, мышечной работы, сна, зимней спячки и пр. Изучен также газообмен при разных заболеваниях: диабете, анемии и др. А. Магнус-Леви обнаружил при гипертиреозидизме увеличение газообмена, а при гипотиреозидизме – его понижение.

Исследования газообмена приобрели особенно большое значение после того, как было установлено, что они предоставляют возможность рассчитать общие энергетические затраты организма. Первое весьма приблизительное вычисление количества тепла, освобождающегося в организме человека, произвел Г. Гельмгольц. В своих расчетах он исходил из того, что 75 % тепла освобождается при окислении углерода и водорода, а 25 % – за счет других химических процессов. Гельмгольц подсчитал, что энергетические затраты человека весом в 82 кг составляют 2700 кал в сутки. В 90-х годах ученик К. Фойта М. Рубнер разработал точные способы расчета энергетических затрат организма по данным газообмена. Он установил, какое количество тепла освобождается в организме при потреблении 1 л кислорода (калорический эквивалент кислорода) при разном дыхательном коэффициенте, т. е. в зависимости от того, какие вещества преимущественно окисляются в организме. В соответствии с этими данными, зная количество кислорода, поглощенного организмом, и дыхательный коэффициент, можно рассчитать энергетические затраты человека или животного. Этот метод получил название непрямой калориметрии, и его точность была проверена Рубнером посредством прямой калориметрии. Для этого Рубнер построил калориметрическую камеру, позволявшую производить определение тепла, отдаваемого находившимся в камере организмом, и одновременно с этим исследовать газообмен.

Рубнером были установлены некоторые законы энергетики организма: энергетическое правило поверхности, согласно которому обмен энергии пропорционален поверхности тела, и закон изодинамии, по которому питательные вещества могут в энергетическом отношении заменять друг друга в соответствии с их калорическими коэффициентами.

Наряду с исследованиями интенсивности обмена веществ, в XIX в. были открыты некоторые факты относительно особенностей обмена в разных органах. В этой связи следует остановиться на классических исследованиях К. Бернара (1848–1855) гликогенообразовательной функции печени. Он установил, что притекающий с кровью к печени сахар превращается здесь в гликоген (животный крахмал). Последний может образовываться в печени и из белков. Отложенный в печени гликоген постепенно расщепляется, и образующаяся при этом глюкоза поступает в кровь. Это доказано экспериментами, в которых исследовалось количество сахара в крови воротной и печеночной вен и обнаружено, что в крови, оттекающей от печени, содержание сахара выше, чем в крови, притекающей к печени. Эти факты, по мнению Бернара, свидетельствовали о том, что печень секретирует сахар в кровь. Эту функцию печени он назвал «внутренней секрецией», считая ее характерной особенностью то, что сахар, образуемый печенью, выделяется не наружу, а в кровь. Бернар полагал, что образование сахара в печени контролируется нервной системой. Доказательством служил опыт с «сахарным уколом», состоящий в том, что укол в дно четвертого желудочка вызывает увеличенное расщепление гликогена в печени, накопление его в крови и выделение с мочой.

Основные достижения физиологии в XIX столетии позволяет сделать несколько заключений.

В рассматриваемый период эксперимент, дополненный некоторыми относительно простыми инструментальными способами наблюдения и регистрации функций живого организма, стал основным методом изучения жизнедеятельности. Благодаря этому была создана физиология органов и систем организма.

С помощью различных физических и химических методик приобретена возможность измерения многих физиологических процессов. Число и мера прочно вошли в обиход физиологических исследований.

Руководящим принципом изучения регуляции функций организма был принцип нервизма; достигнуты большие успехи в установлении нервного контроля над деятельностью различных органов.

На протяжении XIX столетия физиологические исследования носили в основном аналитический характер. Накоплен очень большой фактический материал, который не мог быть обобщен на основе господствовавших в то время механистических воззрений. Синтетическое рассмотрение жизнедеятельности целостного организма и изучение природы основных физиологических процессов стали задачами физиологии XX в.

3.13. Развитие эмбриологии растений

Крупные успехи эмбриологии растений во второй половине XIX в. были в значительной степени связаны с прогрессом в изучении клетки, с появлением эволюционной теории Дарвина, совершенствованием микроскопа и микроскопической техники. Учение Дарвина об эволюции органического мира, условия для восприятия которого в ботанике были уже подготовлены исследованиями Гофмейстера, стало теоретической основой эмбриологии растений и научных поисков ботаников-эмбриологов.

В последней четверти XIX в. было выяснено в общих чертах строение и развитие семяпочки, зародышевого мешка, пыльника и пыльцы. Установлены факт прорастания пыльцы на рыльце пестика, образование пыльцевой трубки и ее прохождение по тканям столбика до семяпочки. Получил окончательное подтверждение и взгляд на оплодотворение как на соединение мужских и женских половых элементов. Однако оставалось неизвестным, каким образом осуществляется это соединение у семенных растений. Поэтому в конце XIX в. внимание ботаников в основном было сосредоточено на углублении исследований механизма оплодотворения, на изучении морфологической стороны этого процесса. Параллельно большое внимание было обращено на условия, необходимые для осуществления оплодотворения, на получение новых, более детальных данных относительно развития, строения и функций половых органов покрытосеменных растений.

3.13.1. Ч. Дарвин и раскрытие значения перекрестного опыления

Для изучения процессов опыления и оплодотворения растений большое значение имели специальные труды Дарвина в этой области. Дарвин занимался наблюдениями и ставил опыты для выяснения механизма опыления и оплодотворения у растений, главным образом у орхидей. Он изучил структуру цветка, процесс опыления и разнообразные приспособления к нему у 150 видов, относящихся к 60 родам семейства орхидных; широко использовал экспериментальный и сравнительно-морфологический методы исследования.

В результате проделанной работы Дарвин установил, что ни одно органическое существо не ограничивается самооплодотворением в бесконечном ряду поколений, но что, напротив, скрещивание с другой особью время от времени – быть может, через длинные промежутки времени – является необходимым. У покрытосеменных растений, как впервые обнаружил Дарвин, перекрестное опыление распространено гораздо шире, чем самоопыление. Многолетние опыты и наблюдения Дарвина показали, что перекрестное опыление обыкновенно оказывает на растения благоприятное действие, а самоопыление часто бывает вредным. Дарвин считал, что самоопыление является не основным, а вынужденным средством воспроизведения растениями семян при отсутствии условий для перекрестного опыления. Он установил,

что семена, полученные в результате перекрестного опыления, крупнее, лучше прорастают, дают более жизнеспособное, сильное, рослое и плодовитое потомство, чем семена, полученные от самоопыления. Благодаря этому перекрестное опыление закрепилось естественным отбором в растительном мире и стало господствующим.

Дарвину удалось показать большое разнообразие приспособлений, выработанных у растений в ходе эволюции для устранения самоопыления. К числу этих приспособлений относятся, в частности, особое устройство венчиков и тычинок, например у представителей орхидных, двудомность, дихогамия, гетеростилия, автостерильность. В то же время в результате естественного отбора у растений закрепился ряд удивительных приспособлений для перекрестного опыления: у энтомофильных растений – форма и размеры цветка, окраска его лепестков, аромат, образование нектара; у анемофильных растений – большие качающиеся пыльники, неслипаемость и легкость пыльцы, большие и перистые рыльца. Цветки самоопыляющихся растений, таких как фиалка, кислица, яснотка, звездчатка, недотрога, сердечник, земляной орех и другие, наоборот, часто лишены запаха, имеют невзрачный вид и не открываются. Проанализировав историю происхождения этих приспособлений, Дарвин пришел к выводу о вторичности самоопыления и первичности перекрестного опыления. Он отметил, что приспособления, обеспечивающие перекрестное опыление, были приобретены растениями в процессе эволюции раньше, чем приспособления для самоопыления.

Дарвин вскрыл и причины положительного эффекта перекрестного опыления. По его представлениям, этот эффект определяется разнокачественностью половых элементов родительских растений, развивающихся в разных условиях внешней среды. Отрицательное же действие самоопыления вызывается отсутствием «подобной дифференциации половых элементов». Дарвин неоднократно отмечал, что изменение среды оказывает могущественное действие на половые элементы растений. Он говорил, что воспитание материнских и отцовских растений в различных условиях внешней среды благоприятствует получению жизнеспособного и плодовитого потомства.

С эволюционных позиций подходил Дарвин и к решению вопроса о происхождении и сущности пола у растений. Важное значение полового процесса у растений Дарвин усматривал в соединении отличающихся друг от друга половых клеток отцовского и материнского растений, подвергавшихся «на протяжении предыдущих поколений» воздействию различных внешних условий. Появление половой дифференциации у растений сыграло, по его мнению, большую роль в истории всего органического мира. Много внимания уделил Дарвин и вопросу об эволюции форм размножения в мире растений.

Проблеме опыления и оплодотворения у покрытосеменных растений Дарвин посвятил три монографии – «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми» (1862), «Действие перекрестного опыления и самоопыления» (1876), «Различные формы цветков у растений одного и того же вида» (1877), а также несколько небольших статей. В

этих работах Дарвин детализировал представления о поле растений и привел данные, имеющие важное значение для теории естественного отбора. Его труды обратили внимание ботаников на фактически забытую со времен Шпренгеля проблему биологии цветка и оплодотворения растений. Вслед за Дарвином многие исследователи занялись изучением структуры цветков и поиском у них приспособлений к перекрестному опылению. Возникла новая отрасль ботаники – *биология цветка*.

Ф. Гильдебранд, изучавший биологию цветка, опубликовал в 1867 г. книгу «Распределение полов у растений», в которой полностью присоединился к взгляду Дарвина на биологическую роль и широкое распространение в растительном мире перекрестного опыления. Мюллер Ф., один из создателей биогенетического закона, в 70-е годы выявил ряд интересных приспособлений к опылению у цветков тропических растений.

Идеи Дарвина по вопросам опыления и оплодотворения у растений встретили горячую поддержку и получили дальнейшее развитие в России. А. Н. Бекетов изучал протерандрию у зонтичных. Баталин А. Ф., которого знал и ценил Дарвин, провел большую серию работ по исследованию способов опыления и описал явления дихогамии и клейстогамии. Одновременно изучением биологии цветения в России занимались С. М. Розанов, И. П. Бородин, Я. Я. Вальц, В. И. Беляев и др. С пропагандой дарвиновских идей о значении перекрестного оплодотворения выступили С. А. Рачинский, И. П. Бородин, К. А. Тимирязев.

Однако наряду с ботаниками, давшими высокую оценку трудам Дарвина по биологии цветка и оплодотворению растений, Бэтсон, Вейсман, Гебель, Тревиранус, Генсло, Бюрк и другие подвергли критике дарвиновские выводы. В значительной степени эта критика была обусловлена той дискуссией, которая развернулась во второй половине XIX в. вокруг проблемы наследственности. Следует, однако, заметить, что в ходе этой дискуссии наряду с ошибочными концепциями, извращавшими правильные представления о сущности полового процесса у растений, обсуждались новые интересные теории и соображения.

3.13.2. Изучение зародышевого мешка и пыльцевых зерен. Выяснение Э. Страсбургером и И. Н. Горожанкиным механизма оплодотворения

Для дальнейшего развития эмбриологии растений многое сделали Э. Страсбургер, И. Н. Горожанкин, В. И. Беляев, С. Г. Навашин, Л. Гиньяр и другие, с именами которых связаны новые важные открытия в этой области ботаники.

Э. Страсбургер подтвердил генетическую связь папоротникообразных с голосеменными и покрытосеменными растениями, установленную еще Гофмейстером, и показал, что корпускулы (яйцеклетки) голосеменных соответствуют архегониям папоротникообразных ([рис. 3.27](#)). При изучении раз-

вития зародышевого мешка покрытосеменных растений Страсбургер выяснил ряд новых деталей в строении этого органа, ускользнувших от внимания предыдущих исследователей (Амичи, Гартига, Гофмейстера). Данные Страсбургера лежат в основе современных представлений о строении зародышевого мешка покрытосеменных.

Страсбургер нарисовал следующую картину возникновения и развития зародышевого мешка. Одна из клеток нуцеллуса семязпочки (какая именно, Страсбургер обнаружить не смог) дифференцируется как материнская. Затем она делится два раза и образует ряд из четырех, расположенных друг над другом, клеток. Три верхних клетки вскоре отмирают, а самая нижняя увеличивается и становится исходной клеткой зародышевого мешка. Ядро этой клетки делится трижды, в результате чего образуются две группы по четыре ядра в каждой. Одна группа располагается у микропилярного, другая у халазального концов зародышевого мешка. Из ядер первой группы, как нашел Страсбургер, возникает яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки, двух синергид и верхнего ядра. Из ядер другой группы возникают три антиподы и нижнее ядро. Страсбургер впервые установил, что нижнее и верхнее ядра, впоследствии названные Гиньяром полярными, сливаются и возникает одно вторичное ядро зародышевого мешка.

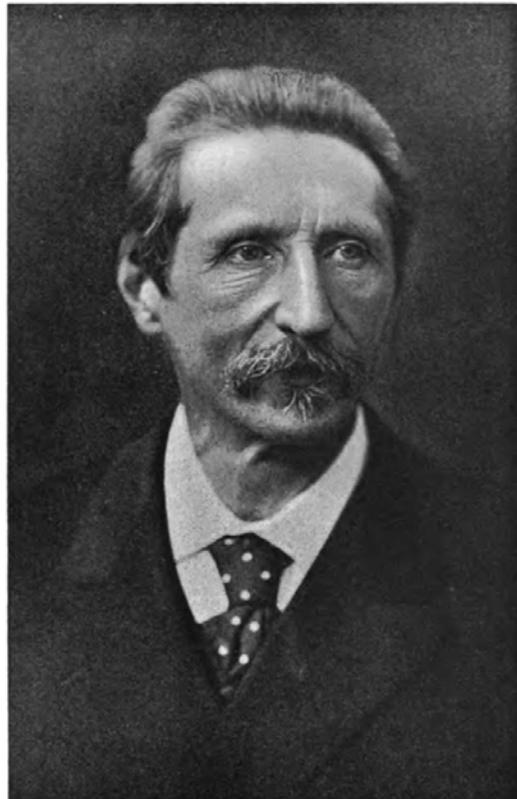


Рис. 3.27. Эдуард Страсбургер (1844–1912)

Страсбургер интересовался также вопросом о строении пыльцы покрытосеменных. К тому времени было уже известно, что в зрелой пылинке неко-

торых покрытосеменных растений имеются два ядра. Но представления о строении и назначении этих ядер были самыми неопределенными. Страсбургер установил, что одно из двух ядер пылинки – меньшее, лежит первоначально в маленькой линзовидной клетке, вблизи пыльцевой оболочки. Большее же ядро располагается в остальной части протоплазмы клетки пылинки. Однако в вопросе о дальнейшей судьбе этих клеток Страсбургер сделал ошибочные выводы. Во-первых, он считал, что по мере развития пылинки оболочка маленькой линзовидной клетки растворяется, и оба ядра свободно располагаются в плазме пыльцевого зерна. Во-вторых, он признал меньшую клетку пыльцевого зерна за вегетативную, уподобив ее редуцированному заростку папоротникообразных и голосеменных, большую же принял за генеративную. На самом деле меньшая клетка является генеративной, а большая – вегетативной, дающей пыльцевую трубку.

В 1875–1876 гг. Страсбургер описал процесс оплодотворения у голосеменных. Он был сторонником представления о диффузном характере оплодотворения, и это представление легло в основу его теории. Подобно Гофмейстеру, Страсбургер считал, что оплодотворение у голосеменных осуществляется через замкнутый конец пыльцевой трубки. По его мнению, половые ядра, содержащиеся в пыльцевой трубке, к моменту оплодотворения якобы растворяются, а образовавшееся ядерное вещество диффундирует через оболочки трубки и корпускулы (яйцеклетки) в плазму последней. Здесь ядерное вещество, по утверждению Страсбургера, уплотняется, восстанавливаясь в форменные элементы – семенные ядра. Вслед за тем одно из них сливается с ядром корпускулы. Продукт слияния – зародышевое ядро перемещается на дно корпускулы, делится и дает начало зародышу. Это неправильное толкование механизма оплодотворения в течение нескольких лет держалось в литературе.

Ошибочность воззрений Страсбургера на оплодотворение у голосеменных была установлена в 1880 г. работами профессора Московского университета И. Н. Горожанкина, описавшего истинную картину оплодотворения голосеменных растений. На основании тщательного микроскопического изучения полового процесса у хвойных Горожанкин пришел к выводу, что оплодотворение осуществляется не диффузным путем, через замкнутый конец пыльцевой трубки, как это утверждал Страсбургер, а так же, как и у тайнобрачных, т. е. непосредственным слиянием протоплазм. Горожанкин показал, что мужские половые ядра, или «спермагены» (по современной терминологии спермин), не растворяются в пыльцевой трубке, а через отверстия в ее оболочке проникают в яйцеклетку архегония, где и сливаются с ее ядром (рис. 3.28).

Окончательное подтверждение истинности подобного механизма оплодотворения у хвойных Горожанкин представил спустя три года. В 1883 г., работая в Германии в лаборатории известного миколога де Бари, Горожанкин смог, наконец, при изучении процесса оплодотворения у сосны наблюдать непосредственный переход половых ядер из пыльцевых трубок в яйцеклетку. Ему удалось получить микроскопический препарат, на котором часть муж-

ского ядра помещалась еще в трубке, а другая часть – в протоплазме яйцеклетки архегония. Таким образом, проблема оплодотворения у семенных растений была выведена из тупика.



Рис. 3.28. Иван Николаевич Горожанкин (1848–1904)

Эмбриологические работы Горожанкина, составившие эпоху в истории изучения полового процесса у высших растений, заставили Страсбургера пересмотреть свои прежние воззрения на оплодотворение. Руководствуясь новыми данными об оплодотворении у хвойных и используя более совершенную, чем в ранних работах, технику микроскопирования, он провел тщательные исследования процесса оплодотворения у подбельника и некоторых других цветковых растений и в 1884 г. полностью подтвердил выводы Горожанкина. Подобно Горожанкину, Страсбургер отчетливо наблюдал у покрытосеменных растений проникновение мужских половых ядер из пыльцевой трубки в зародышевый мешок и последующее слияние одного из них с ядром яйцеклетки. Отказавшись от представления о диффузном характере оплодотворения, Страсбургер исправил некоторые из своих старых ошибок и в отношении строения мужского гаметофита покрытосеменных. Он убедился, в частности, в том, что маленькая линзовидная клетка в пыльцевом зерне покрытосеменных является генеративной, а более крупная – вегетативной. Кроме того, он установил обязательное присутствие в пыльцевой трубке трех ядер: одного вегетативного и двух генеративных, возникающих в результате деления генеративного ядра у одних растений еще в пыльнике, а у других в пыльцевой трубке.

3.13.3. Дальнейшие исследования процесса оплодотворения. Работы В. И. Беляева, М. Трейба, С. Г. Навашина и других

После классических исследований И. Н. Горожанкина открытия в эмбриологии растений следовали одно за другим. В 1891 г. В. И. Беляев, изучая процесс оплодотворения у хвойных, сделал сенсационное открытие. Он установил, что яйцеклетку хвойных оплодотворяет не большая клетка пыльцевого зерна, как это думали раньше, а маленькая. На этом основании Беляев пришел к выводу, что большая клетка пыльцевого зерна хвойных, дающая пыльцевую трубку, является гомологом клетки стенки антеридия разнospоровых папоротникообразных, а маленькая клетка – гомологом его внутренних сперматогенных клеток. Таким образом, приведя несомненные доказательства родственной связи между высшими споровыми и голосеменными растениями в отношении строения и развития мужского полового поколения, В. И. Беляев окончательно подтвердил воззрения Гофмейстера на единство растительного мира. Ценные исследования провел В. И. Беляев и по изучению сперматозоидов у высших споровых и голосеменных растений. В противовес утверждениям Страсбургера и Гиньяра он показал, что сперматозоид является не голым ядром, а настоящей клеткой с ядром и протоплазмой ([рис. 3.29](#)).



Рис. 3.29. Владимир Иванович Беляев (1855–1911)

В 1891 г. в эмбриологии растений произошло еще одно важное событие. Ботаник М. Трейб опроверг общепринятое тогда мнение, что пыльцевая трубка всегда внедряется в семяпочку покрытосеменных через микропиле. Он нашел, что у экзотического семейства казуариновых пыльцевые трубки проникают в семяпочку через халазу. Основываясь на этом, как казалось в те времена, необычном явлении, Трейб предложил даже новую систему покры-

тосеменных растений. Он разбил покрытосеменные на два класса: халазогамных с казуариновыми в качестве единственных представителей и порогамных. Предложение Трейба встретило сочувственный прием у некоторой части ботаников и было принято известным систематиком А. Энглером. Однако вскоре была доказана необоснованность подобного разделения покрытосеменных на классы. С. Г. Навашин показал, что в способах внедрения пыльцевых трубок в зародышевый мешок покрытосеменных нет единообразия и поэтому выделение казуариновых в отдельный класс не оправдано. Навашин обнаружил халазогамию у березы, лещины, грецкого ореха, граба, а у вяза установил существование переходной формы между порогамией и халазогамией, называемой теперь мезогамией (рис. 3.30).

Вслед за Трейбом и Навашиным изучением способов прохождения пыльцевых трубок в тканях пестика стали заниматься и другие исследователи. Главное же внимание по-прежнему привлекала проблема оплодотворения у покрытосеменных растений. Гиньяр исследовал половой процесс у цереуса и лилии и наблюдал у них слияние яйцеклетки с одним из мужских половых ядер пыльцевой трубки. Кроме того, он выяснил особенности строения и развития пыльцы, семязпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у ряда представителей цветковых.



Рис. 3.30. Сергей Гаврилович Навашин (1857–1930)

Однако многие детали самого акта оплодотворения оставались недостаточно выясненными. Все еще представляла собой загадку судьба второго мужского ядра пыльцевой трубки. Разрешен этот вопрос был уже на пороге XX в. благодаря классическим исследованиям Навашина.

3.13.4. Открытие С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных

В противовес данным Шахта, Гофмейстера, Страсбургера, Гиньяра Навашин установил, что в процессе оплодотворения покрытосеменных растений из пыльцевой трубки в зародышевый мешок проникает не одно, а оба мужских половых ядра. Одно из этих ядер сливается с яйцеклеткой, другое же копулирует с вторичным ядром зародышевого мешка.

Таким образом, в одном и том же зародышевом мешке одновременно совершаются два акта оплодотворения. В результате первого образуется зародыш будущего растения, а в результате второго – питательная ткань – эндосперм.

Рядом точных эмбриологических исследований на различных представителях покрытосеменных (лилейных, лютиковых, сложноцветных) Навашин убедительно показал, что эндосперм, как и зародыш, является продуктом полового процесса. Это необычное, свойственное лишь покрытосеменным растениям, явление он назвал двойным оплодотворением. О своем открытии он сообщил в августе 1898 г. на проходившем в Киеве X съезде русских естествоиспытателей и врачей, а в ноябре того же года опубликовал на эту тему небольшую статью в «Известиях Петербургской Академии наук».

Мысль о существовании двойного оплодотворения возникла у Навашина еще в 1895 г. в процессе работы над изучением халазогамии у грецкого ореха. Окончательное же подтверждение и оформление в стройную теорию эта мысль получила при исследовании оплодотворения у лилии *Fritillaria*. Позднее Навашин описал двойное оплодотворение и у других цветковых растений, систематически далеко отстоящих друг от друга, у представителей лютиковых, сложноцветных, орехоцветных, доказав тем самым общность этого явления для всех покрытосеменных. Двойное оплодотворение и стало их отличительным признаком, отделившим покрытосеменные от голосеменных. Открытие двойного оплодотворения внесло ясность не только в вопрос происхождения эндосперма, но и разъяснило загадочность такого явления, как ксении у кукурузы ([рис. 3.31](#)).

Работы Навашина по оплодотворению покрытосеменных растений были встречены ботаниками всего мира с огромным интересом. В. И. Беляев, А. С. Фаминцын и М. С. Воронин оценивали открытие С. Г. Навашина как крупный вклад в науку, изменивший господствовавшие до того взгляды на оплодотворение у растений. Страсбургер назвал открытие двойного оплодотворения сюрпризом, делающим честь проницательности и наблюдательности исследователя, который сделал это открытие.

После Навашина, с 1899 г. двойное оплодотворение у *Leguminosae* и некоторых других видов покрытосеменных стал усиленно изучать Гиньяр, а за ним и другие эмбриологи. Работы Гиньяра иллюстрировались хорошими рисунками. Вместе с тем в своей первой публикации о двойном оплодотворении в апреле 1899 г. он не упомянул об аналогичных исследованиях Навашина и претендовал на приоритет в этом открытии.

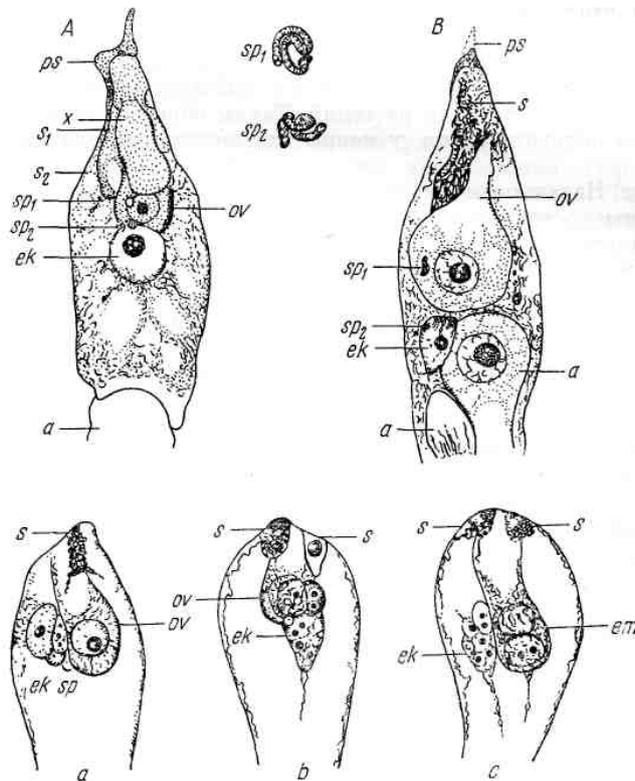


Рис. 3.31. Двойное оплодотворение у растений. Рисунки С. Г. Навашина

К выяснению факта двойного оплодотворения действительно близко подошли В. М. Арнольди, Гиньяр, Страсбургер, Мотье. Более того, некоторые из этих исследователей даже располагали микроскопическими препаратами с очень ясными картинками двойного оплодотворения. Но им не удалось сделать из них правильные выводы. Только после опубликования работ Навашина они поняли все значение и своеобразие оплодотворения покрытосеменных растений. Таким образом, заслуга в открытии двойного оплодотворения у покрытосеменных всецело принадлежит Навашину.

Открытие Навашиным двойного оплодотворения сразу же поставило вопрос, в чем состоит сущность этого своеобразного явления. Сам Навашин, как уже отмечалось, рассматривал процесс слияния спермы с центральным ядром зародышевого мешка как половой акт, вполне равноценный оплодотворению яйцеклетки, и сравнивал это явление с полиэмбрионией. Гиньяр и Страсбургер развивали иной взгляд. Гиньяр утверждал, что процесс слияния второго спермия со вторичным ядром зародышевого мешка не является половым. Страсбургер расценивал это явление как вегетативное оплодотворение и только оплодотворение яйцеклетки принимал за генеративное.

Дискуссии о сущности двойного оплодотворения продолжались и в начале XX в. В ходе этих дискуссий, а главное благодаря новым исследованиям, выводы Навашина получили полное подтверждение и дальнейшее развитие.

3.14 Начало перестройки морфологии и систематики растений на эволюционной основе

Вторая половина XIX в. была переломным этапом в развитии систематики растений и примыкающих к ней дисциплин – флористики, географии и морфологии растений. Благодаря осознанию роли исторического принципа как основы систематики растений последняя смогла занять одно из центральных мест среди ботанических наук. Разработанные в этот период филогенетические системы растительных групп, принципы фитогеографического анализа и флористические схемы послужили основой для последующего плодотворного развития систематики. Наибольшую роль в этом отношении сыграли «Сравнительные исследования прорастания у высших споровых» В. Гофмейстера (1851), «Происхождение видов» Дарвина (1859) и отчасти его специальные ботанические работы.

3.14.1. Поиски свидетельств филогенетического единства растительного мира

Построение филогенетических систем растений было бы невозможно, если бы сравнительно-морфологические исследования Гофмейстера не внесли порядка в кажущийся хаос растительных типов. Так, только в результате исследований Гофмейстера была выделена группа архегониальных растений. Глубокая общность жизненного цикла таких, казалось бы, различных организмов, как мохообразные, папоротникообразные и хвойные, опрокинула сложившиеся представления и подготовила почву для филогенетической систематики растений. Устанавливаются связи между тайнобрачными и явнотайнобрачными, границы между крупными группами растительного мира стираются. В «Общей морфологии растений» (1868) Гофмейстер сделал попытку дать сравнительной морфологии растений причинное обоснование. Установив основные гомологии между жизненными циклами высших растений, он, как писал К. А. Тимирязев, не только доказал вероятность представления о единстве растительного мира, но и предсказал, у каких растений могут быть обнаружены его убедительные доказательства. Это был «первый пример научного пророчества в области морфологии, блистательно оправдавшегося уже много лет после его смерти».

Учение В. Гофмейстера о чередовании поколений было углублено в последующие годы Л. Челаковским в его представлении об «антитечности» поколений (гаметофита и спорофита) у высших растений, Ф. Бауэром, И. Н. Горожанкиным, В. И. Беляевым и другими. В области анатомии вегетативных органов заслуживает упоминания теория «гистогенов» Ганштейна. Ганштейн выделил в верхушечной зоне стебля (а также корня) три гистогенных слоя («гистогена»): дерматоген, периблему и плерому, которые дают начало, соответственно, эпидермису, коре и центральному цилиндру.

Несмотря на позднейшие критические замечания де Бари и других авторов, следует признать, что она сыграла значительную стимулирующую роль в исследовании гистогенеза у растений в индивидуальном и филогенетическом развитии.

Под пророчеством Гофмейстера Тимирязев имел в виду его предположение о существовании у голосеменных подвижных сперматозоидов, которые и были открыты почти полвека спустя у представителей саговниковых (в 1893 г. – Хиразе, в 1898 г. – Икено, в 1901 г. – Уэббер).

Дальнейшим шагом в развитии анатомии была стелярная теория, созданная французским ботаником Ф. Ван-Тигемом в 70-е годы XIX в. Ван – Тигему удалось показать, что центральный цилиндр (стель) является для соудистых растений универсальным элементом стебля и корня, но у представителей различных таксонов стелярная структура весьма различна.

У Ван-Тигема недоставало доказательств единства всех стелярных форм как видоизменений одной и той же морфологической структуры. Эти доказательства были даны в 1897 г. профессором Гарвардского университета Э. Джефри, который показал, что имеются только два типа центрального цилиндра – сифоностель и протостель, причем первый произошел от второго. Все остальные типы Ван-Тигема, утверждал Джефри, являются только видоизменениями сифоностели. Предположение Джефри получило всеобщее признание и привело к важным последствиям для систематики растений. В частности, по стелярным признакам были выделены такие получившие сейчас всеобщее признание таксоны, как Pteropsida и Lycopsida.

Немаловажным фактором, способствовавшим прогрессу систематики, было накопление сведений о флористическом и таксономическом составе растительного покрова Земли. Если в начале XIX в. было известно около 25 тыс. видов растений, то к 70-м годам число описанных видов превысило 125 тыс., а к концу XIX в. 180 тыс. Особенно интенсивно изучались низшие и архегонияльные («тайнобрачные») растения. Большое влияние на прогресс эволюционной систематики растений оказали также успехи палеоботаники, в частности, описание семенных папоротников и беннеттитов. Эти открытия вели к обогащению представлений о филогенезе растений; все яснее вырисовывалась цель филогенетической систематики – представить ныне существующие и вымершие таксоны как результат единого процесса, объясняющего все установленные связи и гомологии.

3.14.2. Разработка систематики низших растений

В. Гофмейстер и Ч. Дарвин в своих трудах обсуждали главным образом вопросы эволюции высших растений. В конце XIX – начале XX в. эволюционное направление проникло и в систематику низших растений, которая начала развиваться позже и потому несколько отстала как в отношении построения общей системы (на уровне типов и отделов), так и в решении проблем видовой и внутривидовой классификации. Основными признаками таксономической характеристики низших растений стали в это время особенно-

сти их жизненного цикла. В связи с этим в истории микологии, например, весь этот период фигурирует как «онтогенетический».

Онтогенетическое направление в микологии дало существенные результаты для таксономии и филогенетики. Здесь надо отметить работы Л. Тюляна и особенно А. де Бари, изучившего весь цикл развития у переноспорных грибов и однохозяйственных полных ржавчинников. Он заложил также основу для изучения эволюции паразитических грибов, доказав, что они являются организмами, а не продуктами перерождения ткани растения-хозяина. На основе этих исследований, а также изучения развития сумчатых грибов де Бари впервые смог наметить этапы филогенеза грибов. Большой его заслугой явилось также выделение миксомицетов из грибов (1858). Собственно грибы де Бари выводил из зеленых водорослей через *Peronosporaceae*, от которых идет основной филогенетический ряд грибов *Peronosporaceae* – *Erysiphaceae* – *Zygomycetes*. Схема О. Брефельда, созданная в 80-х годах, является видоизменением представлений де Бари.

Брефельд считал, что грибы произошли из зеленых водорослей в результате утраты последними хлорофилла. Основу системы грибов, по Брефельду, составляют зигомицеты, от которых произошли, с одной стороны, базидиальные грибы, с другой – путем редукции числа спор в спорангии (до стадии сумки) – аскомицеты. Происхождение базидиомицетов связано с превращением спорангия зигомицетов в конидию, а конидиеносцев – в базидии. Подтверждение своих воззрений Брефельд видел в существовании дрожжей, головневых грибов и некоторых, неопределенных в систематическом отношении, аскомицетов. Эти формы рассматривались Брефельдом как переходные к типичным аскомицетам и базидиомицетам от их общих предков. Более поздние системы грибов, относящиеся к концу XIX – началу XX в., были построены преимущественно на основе взглядов де Бари с учетом классификации Брефельда.

Де Бари и Брефельд рассматривали грибы как монофилетическую группу, истоки которой следует искать среди зеленых водорослей. Представление о монофилетизме грибов получило в дальнейшем широкое распространение и было развито, в частности, такими советскими ботаниками, как Л. И. Курсанов и А. А. Ячевский. Однако в конце XIX – начале XX в. высказывались предположения о полифилетическом происхождении грибов от зеленых и красных водорослей (Ф. Кон, Я. Лотси, Ю. Сакс). В дальнейшем в результате установления биохимического единства и онтогенетических гомологий между различными грибами монофилетические представления одержали верх.

В конце XIX в. появились исследования и по внутривидовой систематике грибов (И. Эрикссон). Целью этих исследований было установление у грибов так называемых «биологических форм» и биотипов.

Большое значение для частной микологии имела вышедшая первым изданием в 1882–1931 гг. 25-томная сводка итальянского миколога П. Саккардо «Совокупность всех известных до сих пор грибов», построенная, однако, по искусственной системе.

В альгологии, как и в микологии, в конце XIX – начале XX в. на первый план для построения системы и выяснения филогенеза выдвинулось изучение жизненных циклов. В то же время внимание ряда альгологов было направлено на разработку видовой и внутривидовой систематики водорослей. Их исследования способствовали преодолению необоснованно преувеличенных представлений А. Хансгирга о полиморфизме водорослей. Правда, наблюдения Р. Шоуда в начале XX в. показали значительный полиморфизм зеленых водорослей, заключающийся в наличии обособленных наследственных форм внутри традиционных видов. Однако эти формы, будучи константными, вполне укладываются в общие таксономические схемы; кроме того, они свойственны в основном водорослям, лишенным полового процесса.

К началу XX в., благодаря накоплению фактических данных в области таксономии как многоклеточных, так и микроскопических водорослей, стало ясно, что многочисленные типы и отделы водорослей не составляют непрерывного филогенетического ряда и в то же время находятся в более или менее отдаленном родстве с различными группами жгутиковых. К признанию полифилетизма водорослей склонялся, в частности, А. Энглер. Большое значение для развития таксономической альгологии имел вышедший в 1897 г. второй том первой части «Естественных семейств растений» А. Энглера и К. Прантля, куда были включены сделанные крупнейшими специалистами того времени обработки водорослей, в том числе ископаемых. В этом издании за водорослями еще было сохранено таксономическое единство: они считались подотделом отдела Euthallophyta, куда наряду с ними входили грибы. В позднейших системах группа Euphyceae (Algae) была окончательно расформирована. У Энглера она включала классы Conjugatae, Chlorophyceae, Characeae, Rhoeophyceae, Dictyotales. В пределах этих классов выделялись эволюционные ряды. Многие из них к настоящему времени, конечно, устарели, но заслугой Энглера и его сотрудников остается то, что они всюду, где это было возможно, включали в эволюционные ряды ископаемые формы, давая таким образом широкую картину исторического развития водорослей.

Среди отечественных ученых, внесших в конце XIX – начале XX в. ценный вклад в филогению и систематику низших растений, следует упомянуть В. А. Траншеля (систематика ржавчинных грибов), Ф. В. Бухгольца, А. А. Ячевского и других микологов; Л. С. Ценковского, А. С. Фаминцына, В. М. Арнольди, а также К. С. Мережковского, разрабатывавшего принципы филогенетической систематики диатомовых.

3.14.3. Первые попытки создания филогенетических систем в трудах Э. Краузе и Ю. Сакса

В систематике низших растений во второй половине XIX – начале XX в. два процесса – проникновение эволюционного учения и построение первых классификационных схем – протекали, в сущности, одновременно. Дофило-

генетических классификаций многих групп просто не существовало, поскольку эти группы не были известны. Наоборот, филогенетикам, перестраивавшим на эволюционных началах систему высших и особенно цветковых растений, пришлось иметь дело с уже готовыми многочисленными и детальными классификациями, разработанными в додарвинский период. Многие группировки в этих классификациях допускали эволюционное истолкование, и благодаря этому дофилогенетические системы высших растений послужили отправным пунктом для развития филогенетической систематики.

Первой сознательной попыткой перестроить таксономию цветковых растений на эволюционных началах была система Э. Краузе (1866). Краузе, исходя из морфологических критериев и стремясь применить эволюционное учение к морфологии и систематике растений, выделил следующие, по его мнению, филогенетические ряды: 1) пальмы и злаки; 2) кувшинки; 3) ароидные; 4) лилейные; 5) тыквенные; 6) цельнолистные; 7) лавровые; 8) перистолистные; 9) однопокровные; 10) щавелевые; 11) гвоздичные; 12) многоцветковые; 13–17) «побочные ряды, выводимые из типа перечисленных групп»; 18) крестоцветные.

Эта система примечательна тем, что она была первой филогенетической (по замыслу) классификацией растений, если не считать системы Ламарка. «Ботаническая систематика» Краузе вышла в том же году, что и «Всеобщая морфология» Геккеля. Появление этих работ знаменовало начало перестройки всей морфологии и систематики организмов на эволюционных началах.

Однако по своему конкретному содержанию система Краузе оказалась довольно неудачной. Предложенные им «ряды» никак не были связаны друг с другом, их порядок был произволен. Эта система не получила распространения, так как явилась в значительной мере искусственной и не была преемственно связана с разработанными к тому времени дофилогенетическими системами растений.

Вскоре после классификации Краузе появилась система растительного мира, разработанная немецким ботаником Ю. Саксом (1868). Он выделил среди растительного мира пять групп, а именно: слоевцовые (грибы и водоросли, кроме харовых), харовые водоросли, мохообразные (включая печеночники; «сосудистые тайнобрачные» и «явнобрачные»). Эти группы, за исключением второй и третьей, были разнородными и искусственными, а потому в дальнейшем развитии систематики не сохранились. Выделение харовых основывалось у Сакса на предположении о происхождении мхов от этих водорослей – гипотезе, от которой, впрочем, он отказался уже в 70-х годах. Заслугой Сакса является то, что в классификации археюниальных растений он сумел оценить значение гетероспории как диагностического признака высших таксонов. Созданная в этот же период классификация английских ботаников Д. Бенгема и Дж. Гукера приближалась к декандровской, хотя она отчасти была обоснована филогенетически.

3.14.4. Филогенетические системы конца XIX века. Разработка эколого-географического критерия

Одной из систем, основанных на эволюционном принципе, была система А. Эйхлера (1883), являвшаяся видоизменением дофилогенетического построения А. Брауна, но с тем существенным различием, что *Eleutheropetaliae* (раздельнолепестные), называемые у Эйхлера *Choripetalae*, были поставлены перед *Sympetalae* (сростнолепестными). Благодаря этому взгляд на большое число свободных (несросшихся) частей цветка как признак «совершенства», или эволюционного прогресса, был в значительной степени поколеблен.

Выдающееся значение для развития филогенетической систематики и географии растений имела деятельность А. Энглера, преемника А. Эйхлера на посту директора Берлинского ботанического сада. По своим воззрениям, Энглер был убежденным эволюционистом. Его система явилась переработкой системы Эйхлера и была положена в основу самого полного до настоящего времени описания (до родов) систематического состава растительного мира – уже упомянутого многотомного труда «Естественные семейства растений» (1-е издание, 1887–1907), в составлении которого принимали участие крупнейшие ботаники мира. Устаревшее эйхлеровское название *Phanerogamae* Энглер заменил на *Embryophyta Siphonogama* (оплодотворение при помощи пыльцевой трубки) и разделил их на два подотдела: *Gymnospermae* и *Angiospermae*. Система покрытосеменных имела следующий вид:

I класс. *Monocotyledoneae*;

II класс. *Dicotyledoneae* с подклассами:

1. *Archichlamydeae* («безлепестные» вместе с «раздельнолепестными» в понимании А. Брауна);

2. *Metachlamydeae Sympetalae*.

Помимо *Embryophyta Siphonogama* Энглер выделил еще три низших отдела: *Muxothallophyta*, *Euthallophyta* и *Embryophyta zoidiogama*. В дальнейшем система Энглера подвергалась усовершенствованию и усложнению; так, было увеличено число отделов. Эта система была принята многими исследователями и быстро распространилась среди ботаников Германии, России и других европейских стран. Исключение составляла Великобритания, где долгое время осталась общепринятой система А. Эйхлера. Классификация Энглера до сих пор не утратила значения. Подвергнутая значительной переработке, она легла, в частности, в основу «Флоры СССР» и других современных флористических изданий. Наиболее уязвимое место в системе Энглера – помещение в начале двудольных «безлепестных» как наиболее примитивной группы, против чего и была направлена позднейшая критика.

В своих работах по филогенетической систематике и эволюционной географии растений Энглер широко привлекал палеонтологические данные, в частности, впервые включил в *Gymnospermae* вымершие группы *Cordaitales* и *Bennettiales*. Работы Энглера заложили основу для последующего исторического и эволюционного изучения растительного покрова (рис. 3.32).

Развитие филогенетики и систематики растений как низших, так и высших многим обязано также Ф. Ван-Тигему. С его именем связано установление классической «триады» органов (корень, стебель и лист), различающихся по прохождению проводящих тканей, модификации и комбинации которых лежат в основе филогенеза. Эта концепция имела в свое время положительное значение. В 30-е годы XX в. ее заменила теломная теория. В своей системе (1898) Ван-Тигем разделил растительный мир по признаку наличия или отсутствия заростка на *Adiodeae* и *Diodeae*; первые, в свою очередь, были разбиты на *Atomieae* и *Tomieae* (последние включают мхи и красные водоросли). *Diodeae* состоят из *Exoprothalliatae* (папоротникообразные, заростки которых ведут самостоятельный образ жизни) и *Endoprothalliatae* (голосеменные и покрытосеменные). Так, в основу классификации Ван-Тигем положил филогенетический принцип в сочетании с онтогенетическим. В этой схеме получила отражение его гипотеза о происхождении растений от красных водорослей. Однако в системе этого автора были недостатки, главный из которых состоял в объединении голосеменных с покрытосеменными. Этот недостаток был устранен И. Н. Горожанкиным и затем Н. И. Кузнецовым (1914), которые показали, что голосеменные характеризуются большей общностью с архегониальными растениями, чем с покрытосеменными.

В работах датского ботаника Е. Варминга в 90-х годах XIX в. также были поставлены вопросы филогенетической систематики покрытосеменных. Его система представляла собой усовершенствование системы Эйхлера – Энглера. Растительный мир Варминг делит на пять рядов: *Thallophyta*, *Bryophyta*, *Pteridophyta*, *Gymnospermae* и *Angiospermae*. Эти ряды приблизительно соответствовали последовательным уровням филогенетического прогресса. Однодольные Варминг поместил перед двудольными, а последние разделил на подклассы *Choripetalae* и *Sympetalae*. Преимуществом системы Варминга перед системой Энглера было то, что два последних ряда в ней не были объединены под общим названием *Embryophyta*; принципиальное различие этих рядов стало особенно ясно после открытия С. Г. Навашиным двойного оплодотворения. Однако важнейшие вопросы классификации покрытосеменных у Варминга решены в том же традиционном духе, что и у Энглера: в начало системы двудольных поставлены порядки *Saliciflorae*, *Querciflorae*, *Juglandiflorae* и *Urticiflorae*, т. е. «однопокровные»; явно искусственной оказалась группа «сростнолепестных» (*Sympetalae*).

Вармингу принадлежат также большие заслуги в развитии эволюционно-экологического направления в географии растений.

Ряд кардинальных вопросов филогенетики высших растений был исследован в этот период отечественными ботаниками. Напомним об открытиях и исследованиях В. И. Беляева, И. Н. Горожанкина, С. Г. Навашина, имевших большое значение для прогресса в этой области. Следует отметить также работы А. Н. Бекетова. Еще до ознакомления с теорией Дарвина, в 1858–1860 гг. он высказал несколько важных соображений относительно формообразующего влияния среды, изменчивости и эволюции. Бекетов, намного опережая свое время, одним из первых глубоко поставил вопрос о морфологии

растений как науке, призванной раскрыть причинную обусловленность и развитие форм. Ему принадлежали важные идеи и обобщения в области географии растений. Он первым поставил под сомнение самостоятельность класса лишайников. В своих трудах по систематике двудольных (*Dicotyledonae*) Бекетов следовал Бентаму и Гукеру. Преимуществом классификации А. Н. Бекетова было то, что он не поместил среди покрытосеменных голосеменные, которые у Бентама и Гукера располагались между двудольными и однодольными. Бекетов значительно переработал также систему однодольных Бентама и Гукера, разбив их на четыре филогенетических ряда в зависимости от наличия или отсутствия эндосперма и над- или подпестичности цветка. В отличие от этих авторов, у которых система однодольных завершалась злаками, Бекетов считал наиболее высокоразвитыми в пределах однодольных орхидные, что совпадает с современными представлениями.



Рис. 3.32. Адольф Энглер (1844–1930)

Если А. Н. Бекетов исходил из классификации Бентама и Гукера, то другой отечественный ботаник Н. Н. Кауфман опирался, как позднее А. Эйхлер и А. Энглер, на систему А. Брауна. По Кауфману, метаморфоз – это эволюционный процесс. В своих лекциях Кауфман одним из первых выступил против понимания «расчлененности» (максимального числа свободных частей цветка) как свидетельства высокой организации. В этом вопросе он явился предшественником Г. Галлира и Ч. Бесси.

Открытие двойного оплодотворения С. Г. Навашиным означало новый довод в пользу монофилетического происхождения покрытосеменных и естественности этого таксона, оно привело к новой постановке вопроса о происхождении цветковых растений. В последние годы XIX в. С. И. Коржинский разработал новый географо-морфологический метод филогенетической так-

сономии. Он показал, что изучение географического распространения вида дает полную картину его происхождения и развития. Наиболее реальной единицей систематики он считал расу, а вид трактовал как «вполне сформировавшуюся расу».

3.14.5. Позднейшие системы растений

Важную роль в развитии филогенетики растений сыграла деятельность американского ботаника А. Грея, доставившего Ч. Дарвину немало материала, прежде всего из области систематики покрытосеменных и ботанической географии Северной Америки. Личным другом и горячим последователем Дарвина был также английский таксономист и географ растений Дж. Д. Гукер. Его упомянутая система растений (совместно с Бентамом, в «*Genera plantarum*», 1862–1883) послужила прототипом позднейших филогенетических систем Г. Галлира, Ч. Бесси и др. В частности, Бесси (1897) делил однодольные на те же семь серий, что Бентам и Гукер, но располагал их соответственно предполагаемым эволюционным связям. В системе Галлира (1903) последовательности расположения подклассов или надпорядков «раздельнолепестные – спайнолепестные – однопокровные», принятой у Бентама и Гукера, соответствует помещение многоплодниковых в начале системы двудольных и отнесение «однопокровных» к различным эволюционным ветвям.

С системы Галлира начинается новый этап в развитии филогенетической систематики растений. Для морфологии растений это также был новый этап, так как открытия последних лет XIX – начала XX в. (двойное оплодотворение, описание беннеттитов и т. д.) заставили по-новому взглянуть на основные проблемы филогении растений и отбросить многие классификационные и морфогенетические схемы второй половины XIX в.

3.15. Оформление физиологии растений в самостоятельную науку

Благодаря внедрению эксперимента в изучение жизни растений к середине XIX в. были выработаны основные приемы количественного учета газового обмена растения, выяснены значение листьев и корней как органов питания, необходимость для поддержания жизни растений минеральных и азотсодержащих соединений, наличие дыхания, сходного с дыханием животных; положено начало разработки правильного объяснения поглощения, передвижения и выделения воды и растворенных веществ клетками растительных тканей, изучения ростовых движений и других процессов жизнедеятельности растений. Все это сделало возможным окончательное оформление физиологии растений во второй половине XIX в. в самостоятельную науку.

Интенсивное развитие фитофизиологии в этот период и выделение ее из ботаники обусловлено рядом причин и прежде всего запросами сельского хозяйства. Быстрый рост городского населения и переход к товарному производству в период капитализма требовали интенсификации сельского хозяйства; назрела необходимость использования в этих целях специальных научных знаний не только по общему земледелию, почвоведению и агрономической химии, но и по физиологии растений. Знание основ питания, размножения, распространения и приспособления растений к неблагоприятным условиям и других жизненных процессов стало настоятельной потребностью сельскохозяйственной практики.

Формированию физиологии растений в самостоятельную науку в большой степени способствовали успехи физики и химии. Первоначально фитофизиологи стремились раскрыть сложные законы жизни растений лишь сведением их к более простым, уже изученным физико-химическим процессам.

Развитие эксперимента в биологии расширяло сферу исследований процессов жизнедеятельности растений и вызывало появление новых дисциплин – физической, биологической и агрономической химии, в свою очередь способствовавших превращению физиологии растений в самостоятельную науку. Использование новейших физических и химических методов исследования имело существенное значение для успешного решения таких проблем, как оптические свойства растительных пигментов, осмотические явления, транспирация, воздушное и минеральное питание, рост и движение растений.

3.15.1. Продукты и схемы процесса фотосинтеза

Особенно успешной была разработка ряда вопросов, связанных с воздушным питанием растений. Значительный вклад в изучение углеродного питания растений в процессе фотосинтеза был сделан Ю. Саксом, широко использовавшим экспериментальный метод для изучения различных проблем физиологии растений (растений) ([рис. 3.33](#)).

Сакс настойчиво и последовательно проводил мысль о необходимости изучения не только результатов тех или иных процессов в растениях, но их назначения и причин.

Для исследования воздушного питания растений Сакс использовал метод водных культур и убедительно показал, что растения, выращенные на питательных растворах, лишенных углеродных соединений, успешно синтезировали органические вещества, черпая углерод из воздуха. Этот процесс усвоения растением углекислого газа атмосферы под воздействием солнечного света он назвал ассимиляцией и одним из первых в начале 60-х годов XIX в. провел изучение продуктов этой ассимиляции. Посредством разработанного им метода йодной пробы (или «реакции Сакса») он наглядно показал, что первым продуктом ассимиляции углерода является крахмал, накапливающийся в зеленых пластидах высших растений. Аналогичное явление

при помощи того же метода наблюдал в 1866 г. А. С. Фаминцын у зеленых водорослей ([рис. 3.34](#)). Этот крахмал Сакс назвал первичным в отличие от вторичного крахмала, откладывающегося в растении в виде запасного вещества.



Рис. 3.33. Юлиус Сакс (1832–1897)

В дальнейшем уточнении вопроса о первичном продукте ассимиляции занимались многие исследователи. Шимпер (1875), например, полагал, что таким продуктом является глюкоза, а Бем (1883) и А. Мейер (1885, 1888) – фруктоза, или фруктовый сахар. В 1887 г. ученик Фаминцына В. Храповицкий показал, что в процессе фотосинтеза в пластидах листа образуется не только крахмал, но и белковые вещества, а В. В. Сапожников (1889, 1894) доказал правильность этого положения количественными методами. Однако должным образом эти работы были оценены лишь спустя более полувека. Исследования же Винклера (1892), Г. Брауна и Д. Мориса (1893) на многие десятилетия утвердили в науке представление, что сахар является исходным продуктом всех метаболических изменений, происходящих в зеленых листьях: будучи первичным продуктом ассимиляции углерода, он выполняет роль временного запасного вещества в хлоропластах. При высокой концентрации сахар полимеризуется в крахмал, а при передвижении по растению последний гидролизуется на глюкозу и фруктозу.

Более простые продукты фотосинтеза обнаружить не удавалось, поэтому предположения о составе веществ, образующихся на первых этапах ассимиляции двуокиси углерода и воды, носили сугубо гипотетический характер. К числу таковых относится формальдегидная гипотеза А. Байера (1870), согласно которой первым продуктом фотосинтеза, возникающим при взаимодействии воды и углекислого газа, является формальдегид. (Несмотря на более чем полувековой успех у широкого круга ученых, ее несостоятельность

была полностью доказана в 40-х годах XX в.) Исходя из этой гипотезы Байер построил в 1870 г. первую схему механизма фотосинтеза. В следующем году схема была существенно дополнена К. А. Тимирязевым, который ввел в нее в качестве одного из действенных компонентов хлорофилл. «Рабочая гипотеза» Тимирязева, как называл ее сам автор, была единственной на протяжении четверти века, хотя многие зарубежные ученые склонны были видеть в ней лишь повторение схемы Байера, что не соответствует действительности (рис. 3.35).

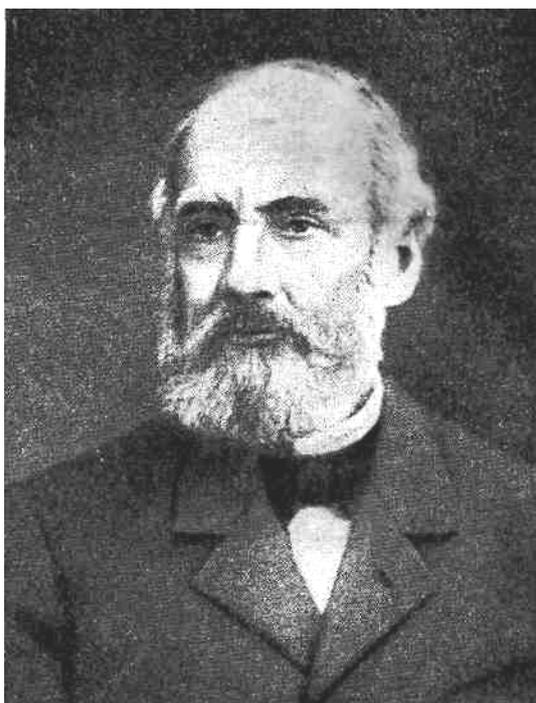


Рис. 3.34. Андрей Сергеевич Фаминцын (1835–1918)

В 1896 г. А. Н. Бах предложил схему фотосинтеза, в которой процесс ассимиляции углекислоты рассматривался не как результат отщепления кислорода от молекулы углекислоты, а как сопряженный окислительно-восстановительный процесс, происходящий за счет водорода и гидроксила воды. Таким образом, Бах утверждал водное происхождение фотосинтетического кислорода, следовательно, в его схеме получили отражение непризнанные широким кругом ученых предположения Ю. Либиха (1843), А. И. Ходнева (1847), Ж. Буссенго (1858), М. Бертло (1864) и других о выделении кислорода при фотосинтезе за счет воды, а не углекислого газа. Этим предположениям суждено было ждать своего окончательного подтверждения целый век. Недостаток схемы Баха состоял в том, что в ней не получила никакого отражения роль хлорофилла в процессе фотосинтеза.

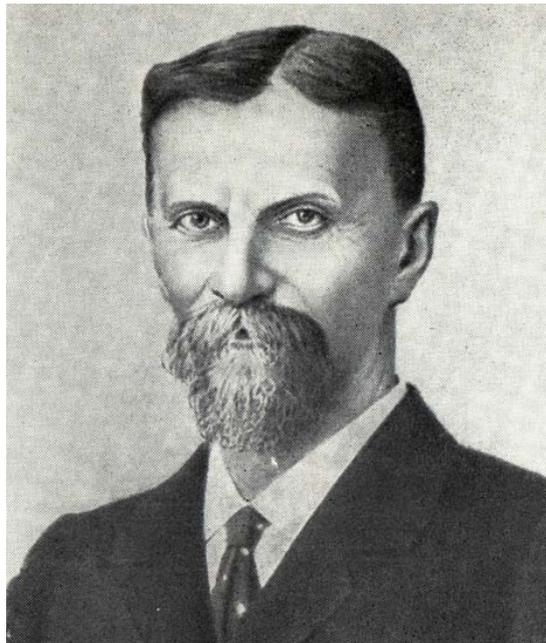


Рис. 3.35. Климент Аркадьевич Тимирязев (1843–1920)

3.15.2. Пигменты растений

Между тем во второй половине XIX в. исследователи уже не сомневались в тесной зависимости фотосинтеза от зеленого пигмента растений, а поэтому исследования хлорофилла стали проводиться значительно шире, что привело к существенному изменению представлений о пигментном составе листовой вытяжки. Было доказано, что получаемая из листьев зеленая вытяжка содержит не один пигмент. В 1860 г. французский химик Э. Фреми разделил ее на две части – голубовато-зеленую и желтую. Первую часть он считал истинным хлорофиллом, а вторую – ксантофиллом. В 1864 г. английский физик Д. Г. Стокс, в свою очередь показал, что хлорофилловая вытяжка зеленых растений представляет собой смесь не двух, а четырех пигментов – двух зеленых и двух желтых. Такие же данные позднее получил англичанин Г. К. Сорби (1878), но их наблюдения не были должным образом оценены современниками. Выводы Стокса и Сорби о существовании в хлорофилловой вытяжке двух желтых пигментов подтвердились исследованиями А. Арно, который в 1885–1887 гг. обнаружил в листьях желтый пигмент со свойствами соответствующими свойствам уже известного пигмента корней моркови – каштана. К концу века Г. Молиш (1894–1896) извлек из водорослей ранее неизвестные пигменты – фикоциан и фикоэритрин. В 1882 г. П. П. Бородин получил твердый кристаллический хлорофилл, изучением которого в дальнейшем занимались русские исследователи Н. А. Монтеверде (1890, 1893) и М. С. Цвет (1901).

Широкое распространение получили исследования оптических свойств хлорофилла, начатые в 1852 г. Стоксом. Этому способствовал открытый в 1859 г. Г. Р. Кирхгофом и Р. В. Бунзенем метод спектрального

анализа, успешно использованный для изучения хлорофилла и его производных Тимирязевым (1869, 1871). Объектом изучения оптических свойств стали все растительные пигменты. Это позволило окончательно доказать неоднородность состава листовой вытяжки и изучить ее компоненты.

Тимирязев же первый связал изучение роли света в процессе фотосинтеза с изучением оптических свойств хлорофилла. При этом он показал преимущества применения спектрального анализа по сравнению с методом цветных фильтров при изучении не только пигментов растений, но и происходящих в них физиологических процессов (рис. 3.36). Тимирязев опроверг господствовавшее до 70-х годов представление об определяющей роли в фотосинтезе желтых лучей спектра. Если Сакс (1864) объяснял высокую интенсивность разложения углекислоты в желтой части спектра ее максимальной яркостью, то Тимирязев (1869, 1871, 1875) доказал, что максимум фотосинтеза соответствует не световой, а температурной напряженности, с которой в то время связывали энергетическую способность лучей. При этом он вскрыл, что причина ошибочности выводов предшественников – несовершенство их методики. Тимирязев (1871), Е. Ломмель (1871) и Н. Мюллер (1872) обнаружили максимум поглощения не только в красных, но и в синих лучах спектра и высказали мысль о более полном использовании при фотосинтезе именно тех лучей, которые поглощаются хлорофиллом.

В 1881 г. Энгельман посредством разработанного им бактериального метода экспериментально доказал существование второго максимума фотосинтеза в сине-фиолетовой части спектра. В 1871 г. Тимирязев высказал предположение об окислительно-восстановительном характере превращений хлорофилла при фотосинтезе. Опираясь на открытие Г. Фогелем (1873) хроматических сенсibilизаторов, он в 1875–1885 гг. развил представление о хлорофилле как химическом и физическом сенсibilизаторе, доказав затем (1885–1886) экспериментально способность хлорофилла претерпевать химические превращения, характерные для сенсibilизаторов фотохимических процессов.

Основываясь на химических и оптических исследованиях хлорофилла и гемоглобина и их производных, Э. Шунк и Л. Мархлевский (1897) высказали некоторые доводы в пользу химической близости состава пигментов крови и листьев, которую предугадывал еще в 1871 г. Тимирязев. На основании этих доводов и собственных исследований М. Ненцкий в том же 1897 г. развил представление о генетической связи хлорофилла и гемоглобина, а в 1900–1902 гг. экспериментально доказал, что основой молекул обоих пигментов являются гомологи пиррола.

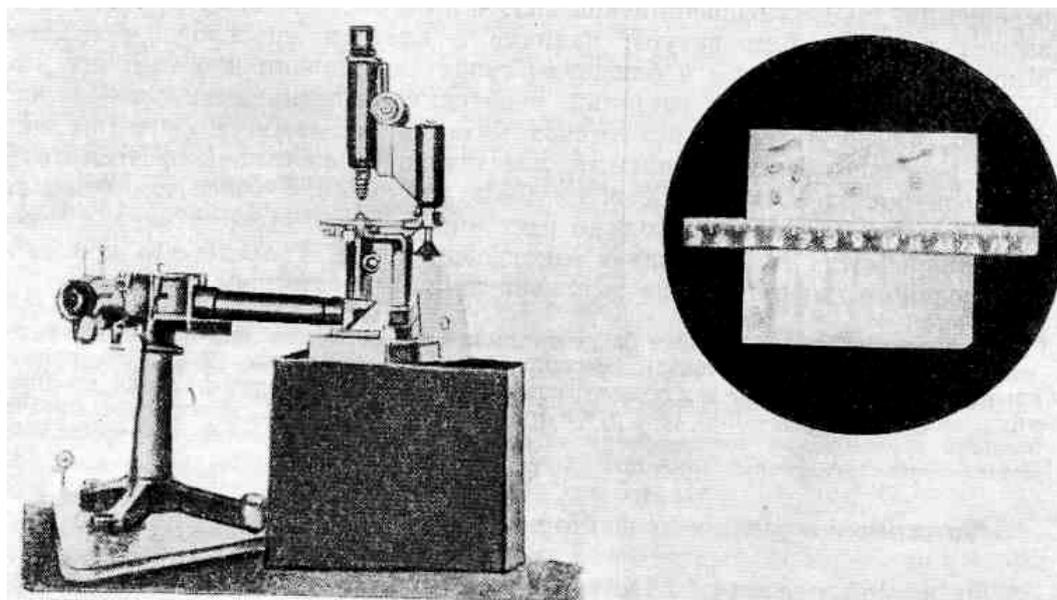


Рис. 3.36. Первый микроспектроскоп К. Л. Тимирязева (1871)

Предметом многочисленных исследований был вопрос об условиях образования хлорофилла. Сакс (1859) отметил, что при умеренной освещенности распад и восстановление пигмента идут непрерывно, а Фаминцын (1866) установил, что этот синтез возможен и при искусственном освещении. Ряд исследований показал, что на биосинтез хлорофилла оказывают влияние температура, наличие в клетках кислорода и сахара. Многие эксперименты и наблюдения свидетельствовали и о том, что для нормального зеленения растений необходимы соединения, содержащие железо; их отсутствие в источниках питания вызывало у растений хлороз – развитие бесхлорофильных листьев, неспособных к фотосинтезу. Природа же хлороза в XIX в. не была раскрыта. Ученые неправильно полагали, что железо необходимо растению потому, что оно входит в состав хлорофилла так же, как в гемоглобин крови. Роль железа при синтезе зеленого пигмента была выяснена лишь в следующем столетии.

О существовании исходного бесцветного предшественника хлорофилла высказывались Бем (1859), Сакс (1862), Прингсгейм (1874) и Визнер (1877), но первые опыты по его выявлению и изучению спектральных свойств протофиллина предпринял Тимирязев в 1885–1889 гг. Другой русский физиолог Н. А. Монтеверде, продолживший исследование предшественника хлорофилла, назвал его протохлорофиллом.

3.15.3. Фотосинтез и различные факторы среды

Во второй половине XIX в. были получены данные о зависимости фотосинтеза от различных условий внешней среды (интенсивности света, концентрации углекислого газа и кислорода воздуха, влажности, температуры и прочих факторов), которые затем были положены в основу эколого-

физиологических исследований фотосинтеза. Хотя многие исследователи отмечали, что в природе эти факторы действуют одновременно, однако до XX в. изучение их воздействия на фотосинтез происходило в значительной мере изолированно. Исследования сводились в основном к выяснению оптимальных условий (освещенности, температуры, оводненности, концентрации углекислого газа и кислорода) для фотосинтеза. Одновременно определялись минимальные и максимальные величины названных факторов, в пределах которых может протекать этот процесс. Многие в этом направлении сделали Буссенго (1868), Фаминцын (1880), Кройслер (1885), Тимирязев (1889), Жюммель (1892) и другие. В конце XIX в. исследователей стал интересовать вопрос о влиянии на фотосинтез таких внешних факторов, как различные атмосферные газы и химические соединения, и внутренних факторов – содержание хлорофилла листа и накопление ассимилятов. Вместе с тем многие исследователи отмечали связь фотосинтеза с другими процессами жизнедеятельности растений – ростом и клеточным делением (Фаминцын, 1886), дыханием (Бородин, 1876), транспирацией (Тимирязев, 1893) и другими – и пытались вскрыть ее закономерности.

Во второй половине XIX в. развернулись исследования роли фотосинтеза в цепи энергетических превращений на Земле. Вслед за Тимирязевым (1875), высказавшим положение о применимости закона сохранения энергии к фотосинтезу, его ученик Ф. Н. Крашенинников (1901) опытным путем доказал справедливость этого положения, показав посредством энергетического анализа, что поглощенный растением свет преобразуется в теплотворную способность ассимилятов.

Первым, кто обратил особое внимание на значение зеленого растения в космическом круговороте энергии и веществ, был К. А. Тимирязев. Он отметил неразрывную связь между энергией солнца и зеленым растением, улавливающим часть этой энергии и накапливающим ее в молекулах органических веществ. В крунианской лекции «Космическая роль растения» (1903) он убедительно показал, как солнечная энергия «запасается растениями впрок». Лишь небольшая группа бактерий представляет исключение, так как, подобно зеленым растениям, может синтезировать органические вещества из тех же неорганических веществ, но не при помощи света, а за счет энергии химических реакций. Заслуга открытия таких микроорганизмов, названных хемосинтетиками, принадлежит С. Н. Виноградскому (1889, 1890).

3.15.4. Почвенное питание растений

Не менее интенсивно развивались исследования по почвенному питанию растений, стимулированные работами Ю. Либиха и Ж. Буссенго. Окончательное доказательство ими первостепенной важности для жизни растений минерального питания сыграло большую роль в дальнейшем развитии земледелия и разработке основ агрохимии.



Успешное развитие учения о минеральном питании растений в значительной степени объясняется тем, что лабораторные исследования этой проблемы тесно сочетались с полевыми опытами. Первые скромные шаги, предпринятые в этом направлении Буссенго во Франции, Шпренгелем в Германии и Лоузом и Джильбертом в Англии, стимулировали исследования в этой области и в других странах. Стали создаваться опытные станции не только на личные средства, но и как государственные учреждения. Первая такая станция была организована в Меккерне (Германия) в 1852 г., а в следующем

1853 г. по общественной подписке в Ротгамстеде (Англия) была построена новая лаборатория и передана Лоузу для продолжения его успешных опытов. В 1867–1869 гг. в четырех губерниях России под руководством Д. И. Менделеева проводилось изучение действия 24-х видов удобрений при различной обработке почвы. С 70-х годов полевые опыты с удобрениями получили широкое распространение в Германии, США и других странах. Проводились они преимущественно на специальных опытных станциях, общее число которых к концу XIX в. превысило 80.

Полевые опыты стали все теснее сочетаться с лабораторными исследованиями потребностей растений в минеральных веществах. В середине XIX в. в Германии зародился и стал широко внедряться как на опытных станциях, так и в институтских лабораториях, вегетационный метод – испытание действий удобрений на отдельных растениях, выращиваемых в небольших сосудах со строго определенным составом питательного раствора. При разработке вегетационного метода было предложено пользоваться тремя способами, или культурами. О первом из них уже упоминалось ранее, когда в качестве субстрата Сальм – Хорстмар (1849) использовал специально обработанный песок или дробленый кварц и положил начало постановке песчаных культур. В 70–80-е годы этот способ успешно использовал и совершенствовал Г. Гельригель. Второй способ вегетационного метода – почвенные культуры – был предложен в те же годы П. Вагнером, который помещал в сосуды совершенно истощенную или совсем неплодородную почву. Однако наибольший успех в дальнейшем выпал на долю третьего способа – водных культур, прообраз которых можно усмотреть в опытах 1699 г. Вудворда в Англии. Спустя полтора века Ю. Сакс (1860) использовал этот способ вначале для наблюдения за ростом корня, а затем и для изучения питания растений.

Сакс значительно обогатил и уточнил результаты Сальм – Хорстмара. Им было установлено, что приемом «фракционированных растворов», т. е. растворов отдельных солей, представляемых растению поочередно, не следует пользоваться, поскольку такие растворы действуют на растения отравляюще. В смеси же их действие нейтрализуется. Это явилось основой для развитой позже Ж. Лебом (1901) теории ионного антагонизма.

Над разработкой оптимального состава питательного раствора для водных культур трудились Ю. Сакс, И. Кноп, Ф. Ноббе и другие исследователи. Рецепт Кнопа оказался самым удачным и был назван его именем.

Методы выращивания растений на нейтральном твердом субстрате и в водных культурах позволили разработать всеобъемлющий вегетационный метод, без которого невозможно было бы изучение физиологии минерального и азотного питания растений. Эти исследования проводились в летнее время в специальных вегетационных домиках. Первые такие постройки были осуществлены немецким агрохимиком Ф. Ноббе (1869) по его планам на Тарандской опытной станции, а затем Г. Гельригелем (1870) на опытной станции в Бернбурге. В России первый вегетационный домик был построен К. А. Тимирязевым в 1872 г. в Петровской (ныне Тимирязевской) сельскохозяйственной академии и сыграл большую роль центра агрохимических исследований в нашей стране.

Использование вегетационного метода уже к 70-м годам позволило установить необходимость для нормального развития растений таких зольных элементов, как фосфор, сера, калий, кальций, магний, железо, кремний, марганец и цинк, а также азот, водород и хлор. Для некоторых из них были определены соединения, в составе которых они могут быть усвоены растением. Гораздо труднее было установить, какие элементы не нужны растению. Физиологов растений, однако, интересовал не столько сам факт необходимости растению тех или иных химических элементов, сколько их влияние на различные жизненные процессы растений. Не один десяток исследователей провели серии опытов в этом направлении. Почти все они исходили из предположения, что каждый из химических элементов имеет определенную лишь ему свойственную функцию, которая не может быть выполнена другим элементом. Нередко результаты этих исследований были противоречивы, и единого мнения о физиологическом значении того или иного элемента не было. Тем более не было сколько-нибудь четкого представления о механизме поступления элементов и их роли в обмене веществ растения. Решение комплекса этих вопросов принадлежало будущему.

3.15.5. Азотное питание растений

К рассматриваемому периоду относится окончательное выяснение вопроса об источниках азота в питании растений, начатое еще в первой половине XIX в. опытами Буссенго, Лоуза и Джильберта. Согласно Буссенго растения получают азот не только из аммиака, как думали многие, но и из нитратов. Однако позднее сравнительные исследования действия нитратов и аммиачных соединений в водных культурах показали преимущества первых и даже вредность последних, а открытие микробиологического процесса нитрификации способствовало утверждению мнения, что аммиачные соединения не являются непосредственным источником азота для растений, а лишь материалом для образования в почве нитратов посредством микроорганизмов. Хотя опыты Т. Шлезинга (1874), Мюнца (1889) и Мазе (1898) свидетельствовали о способности растений усваивать минеральный азот не только в нитратной, но при небольшой концентрации и в аммонийной форме, оконча-

тельно вопрос был решен исследованиями Д. Н. Прянишникова (1895, 1899). В «Учении об удобрении» (1900) Прянишников доказал, что при определенных условиях растения могут усваивать аммиачный и аммонийный азот не хуже, чем азот нитратов. Тем самым был открыт путь для использования аммиачных удобрений.

В то же время известный французский химик М. Бертло выступил против представления об абсолютной невозможности использования растениями молекулярного азота воздуха, утверждая, что азот может поступать в них через почвенные соединения. Первоначально он усматривал причину образования этих азотных соединений в электрическом напряжении между почвой и воздухом, а затем – в деятельности неких почвенных бактерий. Опыты Бертло были подхвачены французскими химиками. Одни – сторонники Бертло – считали, что азот воздуха фиксируется микроорганизмами почвы, другие полагали, что эту функцию выполняют низшие растения – водоросли и мхи, находящиеся на поверхности почвы на свету и при наличии воздуха. Их пытался примирить П. С. Коссович (1894), связывавший усвоение атмосферного азота с деятельностью симбиотических форм зеленых водорослей и бактерий.

В 1866 г. М. С. Воронин впервые обнаружил в корневых клубеньках бобовых микроорганизмы. Это открытие могло бы способствовать решению загадки фиксации азота растениями, если бы оно не встретило резкого возражения со стороны многих ученых. Лишь через два десятка лет Гельригель и Вильфарт (1886–1887) подтвердили это открытие и показали, что на стерильных почвах бобовые могут черпать азот лишь из удобрений, а при добавлении к ним вытяжки из обычных почв на корнях развиваются клубеньки с микроорганизмами, и растения больше не нуждаются в азотных удобрениях. В том же году М. Бейеринк выделил чистую культуру *Bacillus radicicola* из корневых клубеньков бобовых, а польский микробиолог Пражмовский описал процесс зарождения и развития клубеньков на корнях бобовых растений, дав название их возбудителям *Bacterium radicicola* Beijerinckii. В 1890–1892 гг.

П. С. Коссович провел тонкие эксперименты, доказавшие, что бобовые связывают азот посредством корневых клубеньков. Наконец, Т. Шлезинг и Лоран (1890, 1892) опытным путем подсчитали, что вес азота, усвоенного растением из воздуха, примерно, равен приросту его в бобовых растениях. Несмотря на это некоторые немецкие ученые, в частности Франк (1892), продолжали отрицать связь клубеньковых бактерий с усвоением азота воздуха, считая образование клубеньков результатом деятельности паразитического гриба. Проблема была решена исследованиями С. Н. Виноградского (1893), показавшего, что молекулярный азот воздуха способны фиксировать нитчатые бактерии *Clostridium pasteurianum*, культура которых была получена им тогда же. В 1901 г. Бейеринк обнаружил, что усваивать атмосферный азот могут также *Azotobacter* и синезеленые водоросли *Anabaena* и *Nostoc*.

Способность некоторых растений питаться животной пищей в XIX в. подвергалась основательным сомнениям, хотя факты захватывания мелких

насекомых такими растениями, как венерина мухоловка, росянка и другие, описывались еще в XVI в. Летом 1860 г., отдыхая близ Хартфилда, Ч. Дарвин обратил внимание на то, какое большое количество насекомых улавливают росянки, в изобилии произрастающие там. Он выкопал несколько из них и стал вести дома специальные наблюдения над ними, поставив своей целью раскрыть, по возможности, природу их движений и причину обильного улавливания насекомых. Опыты, наблюдения и размышления над результатами заняли пятнадцать лет, пока в 1875 г. не вышла в свет книга Ч. Дарвина «Насекомоядные растения». С большой тщательностью автор описал и сравнил различные способы ловли и переваривания насекомых разными видами насекомоядных растений. Он открыл, что при надлежащем раздражении растение выделяет жидкость, содержащую кислоту и фермент и напоминающую по составу пищеварительный сок животных, и с ее помощью извлекает из животной пищи азотсодержащие вещества, необходимые для каждого растения, но малодоступные для болотистых растений. Эти факты свидетельствовали об отсутствии резкой грани между животным и растительным миром.

Новые научные данные позволили приступить к внедрению знаний о минеральном питании растений в практику сельского хозяйства и решать вопрос об удобрениях на научной основе, что не замедлило дать положительные результаты уже в те годы. Достаточно отметить, что Германия, где в середине прошлого века особенно много занимались этим вопросом, начиная с 1847 г. в течение нескольких десятилетий не знала ни одного неурожая, грозившего населению голодом. Наоборот, урожаи из года в год повышались.

В XIX в. были проведены первые работы по внекорневому питанию растений. Опыты Е. и А. Гри (1847, 1857), Сакса (1861), Рейнша (1871), Т. Шлезинга (1874), Коха и Мейера (1873) показали, что листья растений могут усваивать различные соединения азота, фосфора и калия, усиливая при этом синтез органического вещества. Наиболее обстоятельные исследования по внекорневому питанию растений путем введения через листья растворов минеральных солей провел Буссенго (1878).

Изучение минерального питания растений в прошлом веке велось почти оторванно от изучения других процессов обмена веществ. Господство упрощенных представлений о проницаемости протоплазматической мембраны, когда всей протоплазме отводилась пассивная роль, исключало исследования зависимости поглощения веществ от жизнедеятельности клетки. Корневое питание связывалось лишь с транспирацией, поскольку вода является растворителем питательных веществ почвы.

3.15.6. Осмос и передвижение растительных соков

Изучение водного режима растений в XIX в. было менее успешным по сравнению с изучением воздушного и минерального питания. Оно касалось преимущественно поступления и передвижения воды в растении и транспирации. Результаты экспериментов способствовали усилению интереса к фи-

зическим закономерностям поступления воды в корни и дальнейшего ее перемещения, в частности к изучению осмотических свойств растительных клеток, которое в 1826–1828 гг. начал Дютроше.

В 1862 г. Грехем обнаружил явление диосмоса, а М. Траубе (1867–1874) изучил его на так называемых «искусственных клетках». В 1877 г. была опубликована работа В. Пфедфера «Осмотические исследования», в которой излагались основные положения о роли осмоса в жизнедеятельности клетки. Это исследование положило начало разработки мембранной теории клеточной проницаемости. Пфедфер В. показал, в частности, что не оболочка клетки, как предполагалось раньше, а протоплазма, точнее, ее слои, прилегающие к оболочке и вакуолям, обеспечивают полупроницаемость клетки. Им же была разработана гипотеза о механизме проникновения различных веществ через «протоплазматические мембраны», локализованные на поверхности протопласта. Особое внимание Пфедфер обращал на большую роль полупроницаемой мембраны в обмене веществ, в частности, на регуляцию их поступления и выделения из клетки. Работу Пфедфера дополняли одновременные и последующие исследования Г. де Фризом (1878, 1888) осмотических сил, вызывающих изменение объема клеток. Явление отставания протоплазмы от оболочки при действии гипертоническими растворами, наблюдавшиеся еще К. Негели (1846), Г. Модем (1846) и Н. Прингсгеймом, Г. де Фриз назвал плазмолизом.

Усиление внимания к изучению осмотических явлений клетки заставило пересмотреть некоторые устаревшие к тому времени представления о проникновении питательных растворов в растение и их передвижении. Так, Сакс (1865) признал, что поглощение воды корнями и дальнейшее ее передвижение объясняется не наличием в них особых насыщающих клеток – спонгиол, а осмотическими свойствами всех клеток. Он считал, что при тургорном состоянии на клеточные мембраны действует сильное гидростатическое давление, в результате чего и происходит фильтрация растворов. Хотя эта гипотеза «фильтрации под давлением» в дальнейшем оказалась тоже несостоятельной, она позволила Саксу приступить к более глубокому изучению явления, названного им корневым давлением. Корневое давление стало объектом исследований многих ботаников (Гофмейстер, 1862; Баранецкий, 1873; Брозиг, 1876; Детмер, 1877; Вилер, 1893), установивших периодичность его изменений в различное время.

Признавая, что корневое давление может обеспечить подъем питательных растворов у травянистых растений, Сакс отрицал его действие по поднятию воды на большую высоту у деревьев. Эту способность перемещения восходящего тока воды по пустотелым сосудам – трахеям и трахеидам – он приписывал только силе испарения. Если сторонники механистических воззрений на процессы, протекающие в растении, считали, что поднятие воды по сосудам осуществляется так же, как поднятие жидкостей по капиллярам, то Сакс обратил внимание на те особенности, которые были обусловлены спецификой физиологии растений. И хотя сама гипотеза Сакса не оправдала

себя в дальнейшем, его мысль об активной выработке растениями своих функций была, несомненно, прогрессивной.

Развив предположение Ф. Унгера (1858) о возможности прохождения потока воды через стенки клеток благодаря их способности к набуханию (имбибиции), Сакс разработал имбибиционную теорию. Согласно этой теории вода передвигается в растениях не в полостях сосудов, заполненных воздухом, а в их стенках, способных к впитыванию, набуханию и засасыванию воды при потере ее в процессе транспирации. Гипотеза Сакса принималась ботаниками около 20 лет. Обнаружение Гофмейстером (1857) в сосудах растений так называемых «цепочек Жамена» (смеси воды с пузырьками воздуха), подтвержденное позднее Хенелем и Бемом (1878), побудило искать новые объяснения механизма передвижения восходящего тока питательных растворов.

В 1883–1884 гг. Вестермайер дал одно из них: причина поступления воды в сосуды ксилемы и ее поднятия заключается в насасывающем действии живых клеток. Он считал, например, что клетки паренхимы стебля и сердцевинных лучей получают воду посредством эндосмоса из примыкающих к ним клеток и инфильтруют ее в ксилему; также происходит первоначальная инфильтрация воды в сосуды корня, а поскольку эта инфильтрация прерывиста – вода и воздух проходят в трахеи поочередно, то и образуются «цепочки Жамена». Его поддерживали Годлевский (1888), Янзе (1887) и Швенденер (1892). Допущение активного нагнетания воды в ксилему путем пульсации клеток древесины отбрасывало эти исследования к давним представлениям Грю (1682) о живых клетках, которые, пульсируя, подобно миллионам сердец, гонят воду по сосудам. Кроме того, оно упрочивало пошатнувшиеся позиции витализма в физиологии растений.

В то же время наблюдения Страсбургера (1891) свидетельствовали о том, что в убитых тканях стеблей вода могла подниматься выше безжизненных участков на 10–12 м. Начался горячий, длившийся до конца столетия спор между исследователями, связывающими поднятие воды с деятельностью живых клеток, и их противниками. Он породил ряд работ физического характера, оказавших положительное влияние на дальнейшее решение этой проблемы. В 1894–1895 гг. Диксон и Джоуль в Ирландии и Аскенази в Германии выдвинули независимо друг от друга теорию сцепления воды, которая объясняла движение воды вверх сцеплением между собой ее частиц под действием насасывающей силы – транспирирующих листьев.

В 1897 г. Е. Ф. Вотчал на основании многочисленных опытов, проводимых с применением тончайших физических методов и автоматической записи изменений давления в проводящих воду элементах древесины, убедительно опроверг представление о существовании в них каких бы то ни было промежуточных двигателей. К сожалению, эта важная работа Вотчала своевременно не получила известности за пределами России и развиваемые в ней представления получили признание лишь спустя 10–15 лет в связи с работами английского исследователя Г. Диксона.

Скорость движения воды в растении впервые достаточно удовлетворительно была исследована Макнабом (1871) посредством спектроскопических определений скорости распространения слабого водного раствора лития, в который опускалось растение. Аналогичные определения проводили затем Поритцер (1877) и Сакс (1878).

3.15.7. Транспирация растений

Начало экспериментальных исследований транспирации растений относится к первой четверти XVIII в., однако научный подход к объяснению этого явления наметился лишь в середине XIX в. Обнаружение определяющей зависимости транспирации от устьиц привлекло особое внимание к изучению транспирационного аппарата растений.

Первое исследование движения устьиц провел Г. Моль (1856), который показал, что величина устьичных отверстий определяется тургором замыкающих клеток и зависит от света, тепла и влажности воздуха. Он же обратил внимание на присутствие в замыкающих клетках хлоропластов, которые синтезируют осмотические вещества, и таким образом влияют на работу устьиц и на транспирацию. В этом же направлении вел исследования Унгер (1857), опубликовавший в 1862 г. большую работу о транспирации. С. Швенденер (1883) высказал мысль, что устьица обеспечивают не только испарение, но и усвоение CO_2 . Представление об активной роли замыкающих, а не прилегающих к ним эпидермальных клеток, как это считал Дейтгеб (1886), окончательно утвердил сын Чарлза Дарвина Ф. Дарвин (1898). Действие различных лучей спектра на работу устьиц первым исследовал Коль (1895). Он установил, что красные и синие лучи, т. е. лучи, поглощенные хлорофиллом, вызывают открывание устьиц.

Кроме устьичной транспирации в 1878 г. была обнаружена еще и кутикулярная (Хенель). Определения количеств испаряемой воды (Габерландт, 1877; Хенель, 1879, 1880) показали, что эта величина различна в зависимости от природы самого растения и условий его произрастания.

Многое для изучения природы транспирации в 50-е годы сделал Ю. Сакс. В противоположность Шлейдену Сакс подошел к изучению испарения у растений не как к физическому, а как к физиологическому процессу, имеющему важное биологическое значение для жизни растений. Так, он обнаружил, что испарение с поверхности листа происходит менее интенсивно, чем с такой же поверхности воды. Сакс в еще большей степени, чем его предшественники, связал действие испарения с поглощающей деятельностью корневой системы. Он показал, что транспирация может измениться в зависимости от температуры и характера почв, в которых находятся корни растений.

Опыты П. Я. Крутицкого (1875), Бюргерштейна (1876) и Веска (1880) еще более расширили знания об испарении срезанных ветвей и листьев, находящихся на растении, о зависимости испарения от состава и концентрации

растворов, поглощаемых корнями растений. Проводилось много определений потребления воды культурными растениями. Из внешних факторов изучали в основном влияние на транспирацию влажности воздуха и ветра. Утверждения об усилении испарения под действием света без учета теплового излучения или влияния на устьица, как отметил Тимирязев (1892), оказались несостоятельными. Все эти исследования велись преимущественно в лабораторных условиях и не касались проблемы засухоустойчивости растений, которая в силу благоприятных климатических условий не была актуальной для Западной Европы.

Необходимость всестороннего изучения данной проблемы с особой остротой встала перед русскими физиологами растений в связи с сильной засухой 1891 г., широко охватившей юг России и приведшей к гибели от голода многих тысяч людей. Почвоведы В. В. Докучаев (1892), П. А. Костычев (1893) и А. А. Измаильский (1893) предложили ряд приемов для лучшего сохранения влаги в почве, а К. А. Тимирязев (1892) первый из ботаников обратил внимание на биологические основы засухоустойчивости растений. Он показал, что лишь небольшая часть воды, поступающей в растение, используется им для синтеза органических веществ («организационная вода»), а большая ее часть («расхожая вода») испаряется. Вслед за французским агрохимиком

Т. Шлезингом Тимирязев окончательно доказал, что интенсивность испарения не влияет на количество питательных растворов и минеральных веществ, поступающих в растения из почвы. Рассматривая взаимодействие между транспирацией и фотосинтезом, Тимирязев впервые высказал суждение об антагонистическом характере этих процессов: полезное для растений снижение расходования воды путем замыкания устьиц влечет за собой прекращение фотосинтеза, и наоборот, при фотосинтезе усиливается испарение необходимой растению воды. Более широко развернулись исследования водного режима растений в XX в.

3.15.8. Дыхание и брожение

Изучение ассимиляционных процессов, протекающих в растении, велось одновременно с разносторонними исследованиями диссимиляционных процессов, прежде всего дыхания и брожения. Не касаясь развития представлений относительно биохимической сущности и микробиологической природы этих явлений, назовем лишь физиологические аспекты этих проблем.

Во второй половине XIX в. впервые появляются специальные сообщения о дыхании растений. В 1850–1851 гг. фармацевт Гарро установил разобщенность процессов дыхания и фотосинтеза, показав затем непрерывность первого из них и наличие его во всех частях растительного организма. Это способствовало утверждению мнения об идентичности процессов дыхания растений и животных. Оба они рассматривались как медленное сгорание внутри тканей с выделением тепла. Однако в последней четверти XIX в. ста-

новилось все более очевидным несоответствие явлений дыхания и сгорания вначале в отношении животных, а затем и растений. Лишь спустя полвека окончательно было доказано, что при дыхании растений кислород не окисляет непосредственно молекулы органических веществ, а вступает в реакцию после ряда анаэробных превращений этих соединений (цикл Кребса).

Большое число исследований было посвящено изучению влияния на дыхание количества и качества света, концентрации кислорода и углекислого газа, температуры и других факторов. Изучая действие света на дыхание, И. П. Бородин (1876) заложил основу разработанного позднее В. И. Палладиным (1886–1896) учения о различии между дышащим субстратом и дыхательным материалом. Палладин (1893) впервые отметил различную интенсивность дыхания у зеленых и этиолированных листьев и объяснил это наличием в клетках первых большего количества не только сахаров, но белков и нуклеопротеидов. Это наблюдение еще раз подтверждало предположение А. Е. Зайкевича (1877) о связи дыхания с углеводным питанием и являлось как бы иллюстрацией к обстоятельному труду А. С. Фаминцына «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883), в котором дыхание рассматривалось как процесс, тесным образом связанный с углеродным (воздушным) и минеральным (почвенным) питанием растений.

Исследования дыхательного коэффициента, проведенные Боннье и Манженом (1886) и Палладиным (1886, 1894), показали, что его величина может быть равна единице, а также быть меньше или больше ее. Наблюдая изменение интенсивности дыхания в прорастающих семенах, Бородин (1875), А. Мейер (1875) и Л. А. Ришави (1877) проследили эту зависимость графически, установив так называемую большую кривую дыхания растений, очень сходную с открытой незадолго до того Саксом большой кривой роста.

В 1872 г. Л. Пастер обнаружил у растений явление анаэробного дыхания, которое протекало в бескислородной среде с образованием спирта и углекислого газа. Дальнейшее исследование этого типа дыхания (Мюнц, 1876, 1878; Трефельд, 1876; Де-Лука, 1878) показало, что оно широко распространено в растительном мире. Как и нормальное дыхание, оно способно изменяться под воздействием внешних условий (Детмер, 1892; Палладин, 1892, 1894; Худяков, 1894).

3.15.9. Рост растений

Во второй половине XIX в. были проведены интересные исследования в области роста, раздражимости и движения растений. Объектами изучения роста были семена, побеги, корни, стебли, листья и растение в целом. В 1872 г. Сакс сконструировал самопишущий прибор для фиксирования скорости роста – ауксонометр, усовершенствованный в 1876 г. О. В. Баранецким. С помощью этого прибора Сакс дал графическое изображение скорости прироста растений в ходе вегетации, и полученная S-образная кривая была названа им большим периодом роста. Баранецкий (1879) изучал суточную пе-

риодичность роста и обнаружил, что у одних растений максимальный прирост происходит ночью или ранним утром, а у других – днем или вечером. По мнению Баранецкого, этот ритм связан с определенным ритмом биохимических процессов в листьях и в конусе роста, а эти процессы, в свою очередь, зависят от периодичности смены дня и ночи.

Рост растений в прошлом столетии отождествлялся с увеличением их объема и сводился к росту отдельных клеток. Сакс первым поднял вопрос о внутренних причинах роста вообще и растительных клеток в частности. В 1863 г. он высказал мысль, что причиной более интенсивного роста клеток весной и летом является более высокий тургор в это время, благодаря чему клеточная оболочка растягивается и создается возможность для отложения веществ. Такой взгляд разделяли многие ботаники. Однако Г. Краббе (1884) взял его под сомнение, а А. Випер (1887) установил, что тургор клеток весенней и осенней древесины одинаков. Кроме того, С. Швенденер и Краббе (1895) наблюдали остановку роста в зоне растущего стебля, несмотря на то, что тургорное давление в ней было равно давлению в зоне наибольшего роста, а Р. Хеглер (1893), механически растягивая растущую часть стебля, обнаружил уменьшение скорости его роста. Опытами Ф. Нолля (1887), Э. Цахариаса (1891) и Э. Страсбургера (1898) было доказано, что рост клетки может осуществляться как путем наложения (аппозиции), так и путем внедрения (интуссусцепции).

Много работ, в том числе русских исследователей, было посвящено изучению зависимости роста растений от условий освещенности, температуры, наличия в воздухе кислорода, углекислого газа, этилена. Я. Я. Вальц (1876), изучая рост корней в водных культурах, отметил, что свет усиливал рост и ветвление как при освещении листьев, так и еще в большей степени листьев и корней. Баталин (1872) и Сакс (1882) свидетельствовали о существовании связи между процессами роста и явлениями раздражимости, утверждая при этом наличие тесной зависимости между морфофизиологическими структурами растений и протекающими в них химическими процессами.

3.15.10. Раздражимость и движение растений

Значительно увеличилось во второй половине XIX в. число работ, посвященных изучению тропизмов – ориентировочных движений растений под действием одностороннего раздражителя, особенно силы тяжести и света, т. е. гео- и фототропизмов. Исследователей интересовали не только различные проявления тропизмов, но и их природа. Следуя за Т. Найтом (1806), В. Гофмейстер (1876) ошибочно утверждал, что геотропический изгиб обусловлен пассивным сгибанием под действием силы тяжести кончика корня, не содержащего механических тканей и поэтому находящегося в особом «мягкопластическом» состоянии. Обнаружение А. Франком (1868) неравномерного роста различных сторон корня и стебля при их гео- и фототропизме ставило под сомнение выводы Найта и Гофмейстера о пассивности реакции растений.

В 1869 г. Н. Н. Спешнев, повторив остроумный опыт Пино (1829) по вращению корней в ртуть, показал, что их движение активно, так как кончик корня направляется вниз, преодолевая сильное выталкивающее действие ртути. Вскоре Т. Цессельский (1871) обнаружил, что при удалении верхушки корня последний теряет способность реагировать на земное притяжение. Геотропизм плазмодиев слизистых грибов исследовал С. М. Розанов (1868).

При изучении фототропизма Н. Мюллер (1872) и Ф. Ольтманс (1887) установили, что положительная или отрицательная реакция растений зависит от интенсивности света. О. В. Баранецкий (1876) обнаружил отрицательный фототропизм миксомицетов на ранней стадии развития. Для устранения одностороннего действия силы тяжести или света при изучении движений растения Ю. Сакс (1879) сконструировал специальный прибор, назвав его клиностатом.

В 1865 г. вышла большая работа Ч. Дарвина «Движения и повадки лазающих растений». В ней Дарвин описал различные уже известные формы движения, в том числе фото- и геотропические, а также новое явление – гаптотропизм – изгибание растений в ответ на раздражение прикосновением (трением). Он провел опыты и наблюдения более чем над ста видами вьющихся и лазающих растений, собрал воедино сведения о механизме их движения, об устройстве их раздражимых органов, определил порог чувствительности растительных усиков в их различных частях, скорость реакции, открыл массу разнообразных приспособлений растений для лазания. Н. Ф. Леваковский (1866, 1867), изучая механизм движения мимозы от прикосновения и изменения этой реакции от температуры, влажности, аэрации и освещенности, связывал этот механизм с сократительными свойствами протоплазмы клеток мимозы. Процессами, проходящими внутри клеток, объяснял также таксические движения и А. Ф. Баталин (1870), выступая против тех, кто пытался объяснить сугубо физическим процессом возникновение электрических токов в растениях.

В 1875 г. в исследовании о насекомоядных растениях Дарвин описал особые движения росянки, мухоловки и других, связанные с захватыванием мелких насекомых, попадающих на их листья и дающих растению азотсодержащую пищу. С конца 70-х годов XIX в. он начал работать над исследованием нутаций – вращательных движений растущих органов растений. Результаты обширных и многолетних исследований легли в основу написанной вместе с сыном Френсисом книги «О способности к движению у растений» (1880), где впервые были обстоятельно описаны вращательные движения растущих верхушек растений, особенно ярко выраженные у усиков и вьющихся стеблей. Эти движения Дарвин назвал циркумнутацией и объяснил их неравномерным ростом клеток то одной, то другой стороны верхушки стебля. В дальнейшем Нолль (1885), О. В. Баранецкий (1886) и Вортман (1887) изучали причины и закономерности круговой нутации стеблей и корней.

Однако ближе всех к раскрытию истинной природы тропических явлений подошел Ч. Дарвин (1880). В процессе тропизма он различал два этапа: 1) восприятие одностороннего действия раздражителя верхушками стеблей

или корней и 2) изгибание этих органов в силу ускоренного роста клеток в зоне растяжения. В опытах с проростками канареечной травы Дарвин показал, что фототропический изгиб – сложное явление, состоящее из поступления светового раздражения, появления возбуждения, проведения его и конечной реакции, выражающейся в определенном движении. В основе гео- и фототропизмов, по его мнению, лежит «распространение вдоль органа некоторого вещества, содержащегося в верхушке» корня или стебля. Это было замечательное предвидение более чем за полвека до открытия физиологически активных веществ.

Критика воззрений Дарвина со стороны Ю. Визнера (1881), Ю. Сакса (1887), Г. де Фриза (1873), Г. Фиттинга (1903) и других, как и использование его высказываний о роли корневой верхушки отдельными фитопсихологами для утверждения наличия у растений элементов психики, не смогли дискредитировать ее. В 1893 г. В. А. Ротерт посредством точных опытов по удалению верхушек проростков доказал, что вывод Дарвина о разделении «сенсорной» и «моторной» зон у растений является правильным. Он установил скорость передачи геотропического импульса и доказал также, что после удаления «физиологической верхушки» корня она через несколько часов как бы вновь регенерирует.

В 80–90-е годы предметом изучения стали самые разнообразные тропизмы. В 1870–1880 гг. Визнер обнаружил тропические изгибы в красных и ультракрасных лучах, которые в дальнейшем объяснял как реакцию на тепловое раздражение. Термотропические изгибы спорангиеносцев изучал Ю. Вортман (1883), а у корней – И. Клернер (1891). Ван – Тигем (1884) и Ю. Вортман (1885) предприняли попытки установить природу термотропизма.

Э. Эльфвинг (1882) первый наблюдал искривление корней при пропускании электрического тока через воду, в которой они находились, и установил, что характер гальванотропического изгиба зависит от природы растений, а Брунхорст (1884–1889) определил зависимость этого явления от силы тока и характера проводящих их растворов. Изучению гальванотропизма растений были посвящены также работы русского ботаника Л. А. Ришави (1888).

В 1894 г. М. Миоши обнаружил, что гифы мукоровых грибов ориентируют свои движения в отношении распределения растворимых в воде веществ, т. е. проявляют хемотаксис. Г. Молиш (1884) установил, что хемотропными раздражителями могут быть не только жидкие или растворимые вещества, но и газообразные. Он наблюдал хемотропные искривления корней и пыльцевых трубок под влиянием отдельных газов и их смеси, назвав это явление аэротропизмом. Наблюдая за ростом растений в химических лабораториях, Д. Н. Нелюбов (1898) объяснил их различные изгибы содержанием в воздухе ничтожных количеств этилена и ацетилен.

Еще в 1872 г. Сакс показал на опыте с корнями проростков гороха существование гидротропизма, а в 80-х годах Молиш и Пфедфер доказали, что положительный гидротропизм корня определяется его кончиком. Тогда же были установлены такие новые понятия, как травматотропизм – явление изгибания растущих частей при их поранении (Дарвин, 1880) и реотаксис –

движение организма под влиянием одностороннего действия тока воды (Иенсон, 1883).

С 50-х годов XIX в. внимание ученых начали привлекать также движения, вызываемые раздражителем, действующим не односторонне, а равномерно на все растение (температурой, влажностью, освещенностью). Такие движения были названы настическими, или настиями. С. А. Рачинский (1857) полагал, что изменение положения листьев при переходе от дня к ночи связано с изменением тургора паренхимы листовых сочленений. Франка (1870) и Сакса (1879) интересовали причины дорзовентрального направления роста хвои, ветвей тисса и ели.

3.15.11. Экспериментальная морфология растений

В середине XIX в. в естествознании формируется новое направление – экспериментальная биология, и одним из действенных ее звеньев стала физиология растений, и прежде всего исследования в области развития растений. Изучение этого вопроса до середины XIX в. заключалось в прослеживании морфологических изменений растений от эмбриональных стадий до взрослого состояния. Однако уже в 1862 г. русский ботаник А. Н. Бекетов стал говорить о необходимости «открыть причины растительных форм», считая важнейшими факторами формообразования физиологические функции растений и их взаимодействие с внешними условиями.

В 1863 г. Н. Ф. Леваковский одним из первых поставил ряд опытов о действии искусственно создаваемых условий среды на форму растений. А. Ф. Баталин (1875) установил, что для цветения луковичных многолетников необходимо временное действие пониженных температур, а студент Судзиловский (1890) в опытах с озимой рожью пришел к выводу, что на ранней стадии развития озимых хлебов им необходимо влияние низких температур. В 1884 г. В. И. Ковалевский обнаружил зависимость скорости развития некоторых культурных растений от продолжительности «солнечного озарения», т. е. длины дня.

Большая серия опытов по изучению влияния различных внешних естественных условий на форму растений была поставлена Г. Фехтингом (1878-1882), открывшим явление полярности у растений, и Г. Боннье (1884, 1896), выращивавшим одинаковые культуры в горах и на равнине. В 80-е годы начал работать немецкий ботаник Г. Клебс, поставивший своей задачей вместо простого описания внешних форм проникнуть во внутреннюю сущность их образования. В результате десятилетних экспериментов (1896) он показал, как изменением условий внешней среды можно добиться перехода от одного способа размножения некоторых водорослей и грибов к другому, изменяя таким образом цикл их развития. Более широко свои исследования по управлению развитием не только низших, но и высших растений Клебс развернул в XX в. К тому же времени относятся важные исследования И. В. Мичурина в этом направлении, которые он начал в конце девятнадцатого столетия.

Таким образом, во второй половине XIX в. физиология растений окончательно оформилась в одну из самостоятельных биологических дисциплин с четко ограниченными проблемами, методами и задачами. Наиболее интенсивно развивались те ее направления, которые были связаны с изучением обмена веществ (фотосинтез, минеральное и азотное питание, дыхание, проникновение и перемещение питательных веществ). Расширились начатые в первой половине XIX в. исследования водного режима, раздражимости и движения растений. Началось изучение новых проблем, в частности, устойчивости к неблагоприятным условиям – засухо-, морозо- и солеустойчивости. Зарождалось новое направление – экспериментальная морфология растений. Началось проникновение эволюционных идей в фитофизиологию, главным образом в форме попыток объяснить приспособительный характер процессов жизнедеятельности растений.

3.16. Изучение процесса размножения клеток

Одной из центральных проблем биологии была и остается проблема возникновения клеток в течение индивидуальной жизни растительного и животного организма, непосредственно связанная с общей проблемой непрерывной преемственности жизни на Земле, а также с выяснением закономерностей индивидуального развития и наследственности. Клеточная теория обосновывает мысль о структурном единстве двух основных ветвей органического мира; это единство представляет одну из основ эволюционной доктрины, так как свидетельствует об общности происхождения растений и животных.

3.16.1. Представления о способах возникновения клеток до начала 70-х годов. Первые неполные описания митозов в начале 70-х годов XIX в.

В эпоху создания клеточной теории на рубеже 40-х годов XIX в. еще не было сколько-нибудь обоснованных взглядов на способы возникновения новых клеток. Шлейден и Шванн с их теориями клеткообразования за счет бесструктурного вещества, или цитобласты, недалеко ушли от фантастических представлений их непосредственных предшественников – К. Шпренгеля, Л. Тревирануса, Ф. Распайля, П. Тюрпена и др.

Противоречивость и часто полная необоснованность суждений относительно клеткообразования, высказывавшихся в 20-30-е годы, породила скептическое отношение (например, у О. П. Декандоля) к возможности выяснения этого процесса вообще. Впрочем, вскоре (1832) появилась работа Б. Дюмортье, впервые описавшего деление клеток нитчатых водорослей путем образования перегородки посередине удлинившейся перед делением клетки. Свои наблюдения Дюмортье противопоставил ошибочным представлениям

авторов, писавших об образовании клеток из зерен, находящихся внутри или вне клеток.

Первое описание деления клеток, сделанное Дюмортье, звучит так: «Развитие водорослей осуществляется добавлением новых клеток к старым... Концевая клетка удлиняется..., затем во внутренней жидкости происходит образование перегородки, которая разделяет клетку на две части; нижняя из них остается стационарной, тогда как концевая снова удлиняется, затем возникает новая перегородка и т. д... Этот факт образования перегородки у нитчатых водорослей хорошо объясняет процессы происхождения и развития клеток, остававшиеся до сих пор неизвестными». Три года спустя Гуго Моль подтвердил наблюдения Дюмортье и изобразил процесс деления клеток у нитчатых водорослей. Эти открытия не сразу встретили признание отчасти потому, что упомянутые авторы не видели в делящихся клетках ядер, а после обнаружения Броуном обязательного наличия ядер в любых растительных клетках работы, в которых не было упомянуто о ядрах, считались неполноценными. Так же объясняется, по-видимому, успех теории клеткообразования, созданной Шлейденом (1838). Шлейден считал ядро важнейшей составной частью вновь образовавшейся клетки и поэтому предложил заменить неопределенное название «ядро» термином «цитобласт» (клеткообразователь), надолго удержавшимся в ботанической цитологии.

В период с 40-х и до 70-х годов представления о способах возникновения новых клеток оставались довольно смутными. Допускали как «свободное» клеткообразование, не связанное с предсуществующими клетками, так и различные формы образования клеток из ранее существовавших – путем почкования, эндогенного возникновения и т. п. Наряду с этим считалось также возможным и размножение клеток делением.

Примеры деления клеток обнаруживались прежде всего на растительных объектах. Унгер Ф., считавший, что «происхождение и рост клетки, ее размножение... в растении является одним из наиболее таинственных жизненных процессов», привел в своей книге, напечатанной в 1840 г. в России и премированной Петербургской Академией наук, помимо данных Моля также и свои данные о делении клеток у водорослей и зародышей, в сердцевинных клетках и клетках волосков высших растений. Рост древесины, как отмечал Винтер, покоится на последовательном делении камбиальных клеток. Впрочем, наряду с делением он признавал и «новообразование клеток в гомогенном слизистом веществе». Представление об одновременном существовании двух способов образования клеток – деления и спонтанного их возникновения – разделяли К. Негели, Н. Прингсгейм, а вначале также и Э. Страсбургер.

На зоологическом материале вопрос о размножении клеток делением решался, прежде всего, при наблюдении дробления яиц.

Механизм клеточного деления долго оставался невыясненным. Особенно неясным представлялось поведение ядер. Длительное время господствовало убеждение, что зародышевый пузырек, т. е. ядро ооцита, при созревании исчезает, а перед началом первого дробления в зрелом яйце появляется снова. Бедность хроматином ядер ооцита, зрелых яиц и первых бластомеров

затрудняла наблюдения над этими ядрами не только на живых объектах, но и на фиксированных и окрашенных препаратах. И хотя внимательные наблюдатели уже в 60-е годы видели деление яйцевого ядра и ядер в бластомерах (например, см. И. И. Мечников «Эмбриологические исследования на насекомых», 1866), от внимания других исследователей (А. Вейсман, П. Т. Степанов и др.) деление ядер при созревании половых клеток и дроблении яиц ускользнуло.

Новообразование ядер допускалось еще в 70-е годы в эмбриональных клетках цыпленка (П. И. Перемежко) или в яйце стерляди (В. В. Заленский). Даже в конце 90-х годов можно было встретить утверждения, что клетки зародышевых листков возникают из безъядерных клеточных элементов (М. Д. Лавдовский, Н. Тишуткин).

К началу 70-х годов относятся первые серьезные исследования, касающиеся поведения ядер в делящихся клетках. Впрочем, еще в конце 40-х годов публиковались описания и рисунки, показывающие, что отдельные этапы сложных процессов непрямого деления клеток наблюдались уже тогда и были только неверно истолкованы. Так, В. Гофмейстер (1848, 1849, 1861) описывал в делящихся клетках фигуры, возникновение которых он сам объяснял коагуляцией белка, а на самом деле, как видно из его рисунков ([рис. 3.37](#)), он видел метафазы и анафазы митоза и изобразил эти фигуры как сбоку со стороны экватора, так и с полюса клетки.

На смену считавшейся одно время общепринятой «схеме Ремака», согласно которой при делении клетки сначала делится ядрышко, затем перетяжкой делится ядро и, наконец, клеточное тело, пришли наблюдения, касающиеся сложных явлений в ядре, предшествующих разделению тела клетки на две части перегородкой или перетяжкой. Открытие этих явлений применительно к растительным клеткам одно время безоговорочно связывали с именем московского ботаника И. Д. Чистякова. На самом деле работе Чистякова (1874) предшествовали исследования доцента Дерптского университета Э. Руссова ([рис. 3.38](#)) по гистологии вегетативных и спорообразовательных органов, а также о развитии спор сосудистых тайнобрачных с соображениями о гистологии явнобрачных растений (1872). В материнских споровых клетках папоротников и хвощей, а также в материнских клетках пыльцы лилии Руссов видел на месте ядер круглые пластинки, состоящие из удлиненных, сильно преломляющих свет, палочек. У лилии эти «палочковые пластинки» состоят из особенно четких и крупных червеобразных телец. Когда материнская клетка споры или пыльцы разделяется посередине мелкозернистой протоплазменной перегородкой, с обеих сторон последней оказывается по отдельной «палочковой пластинке». Упомянув об аналогичных «палочковых пластинках», которые наблюдал Гофмейстер в материнских споровых клетках плауна *Psilotum*, Руссов заметил, что это образование не может быть артефактом, так как пластинки имеют правильную форму и характеризуются постоянным положением в клетках. В работе Руссова, едва ли не впервые, отчетливо описаны и изображены метафазные и анафазные пластинки, состоящие из отдельных хромосом,— картины, воспринятые этим автором как

закономерное изменение клеточного ядра при его делении. Рассмотреть переход от одиночной «палочковой пластинки» к двойной Руссову не удалось.

Еще более отчетливо деление клеток описал годом позже Руссова немецкий зоолог А. Шнейдер ([рис. 3.39](#)) на дробящихся яйцах прямокишечной турбеллярии *Mesostomum*. В обширной статье Шнейдера, посвященной строению прямокишечных турбеллярий, их сопоставлению с остальными плоскими червями и системе плоских червей, описание дробления яиц занимает всего четыре страницы, но оно, бесспорно, явилось выдающимся событием в истории открытия непрямого деления клеток. По наблюдениям Шнейдера, разумеется, не во всех деталях точных, ядро оплодотворенного яйца «превращается в скопление сильно изогнутых нитей», которые, в свою очередь, превращаются в «толстые тяжи», расположенные сначала беспорядочно, а затем в виде розетки, которая лежит в экваториальной плоскости. Зернышки, находящиеся в яйце, собираются в меридиональных плоскостях. Когда начинается деление надвое, число тяжей увеличивается так, что часть их направлена к одному, а часть к другому полюсу. Наконец ядро перешнуровывается, тяжи поступают в дочерние клетки. Ряды зернышек вытягиваются в длину и могут быть прослежены из одной клетки в другую. При следующих дроблениях «ядро и клетка проделывают те же изменения, как при делении надвое». Таким образом, яйцевая клетка превращается в скопление клеток, из которых в конце концов строится зародыш... Эти наблюдения дают давно желаемое объяснение клеточного деления и особенно процессов дробления. Они впервые ясно показывают, какие сложные превращения может испытывать ядро (зародышевый пузырек) при клеточном делении. Из описаний и рисунков Шнейдера видно, что он, в сущности, установил основные стадии митоза – профазу, метафазу, образование ахроматиновой фигуры, увеличение числа хромосом перед расхождением и анафазу (раннюю и позднюю) и изобразил их в правильной последовательности. Шнейдер видел митозы не только в дробящихся яйцах, но и на поздних эмбриональных стадиях, а также у взрослых червей. Он справедливо полагал, что процессы, характерные для деления клеток у прямокишечных турбеллярий, имеют место и у других организмов.

Авторы исторических очерков, посвященных развитию представлений о делении клеток, Э. Марк (1881) и Дж. Бейкер (1953-1955) также считают, что Шнейдер достаточно отчетливо, хотя, конечно, и не совсем полно, описал митотическое деление. Вполне четкой последовательной картины этого процесса ни Руссову, ни Шнейдеру нарисовать еще не удалось.

Не удалось этого сделать и Чистякову ([рис. 3.40](#)). Из приведенных в его работе (1874) описаний развития спор у хвоща и плауна следует, что Чистяков видел ахроматиновое веретено, по экватору которого располагается зернистый пояс (иногда двойной), состоящий из хромосом – «сосочков», и что половина веретена («полусферы») превращается в дочернее ядро.

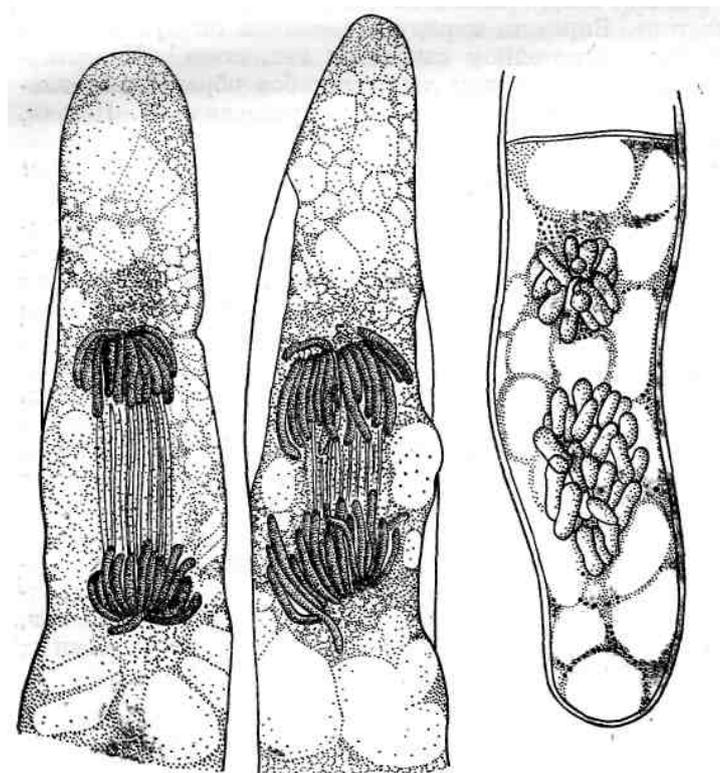


Рис. 3.37. Телофаза и анафаза в клетках тычиночной нити традесканции. Справа рисунок В. Гофмейстера (1849)

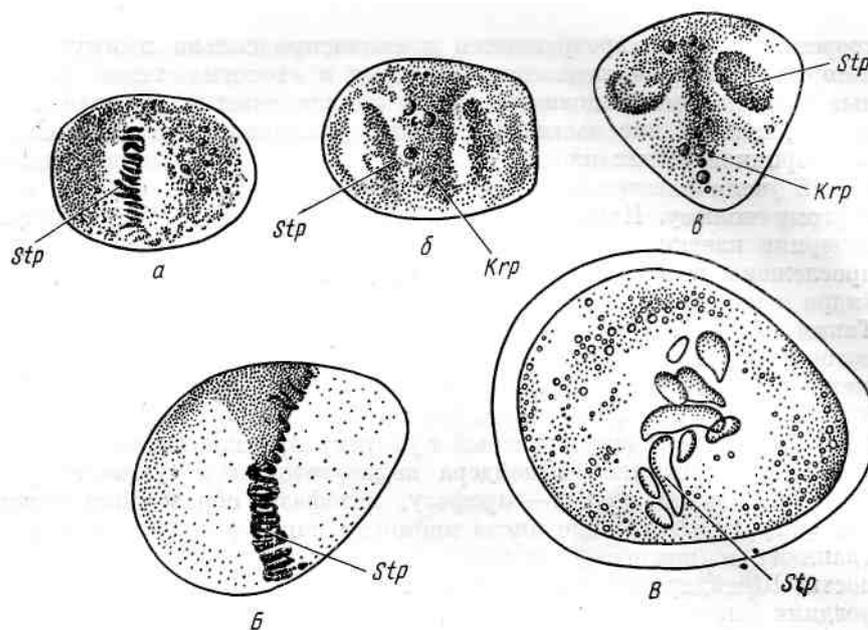


Рис. 3.38. Деление клеток по Э. Руссову (1872)

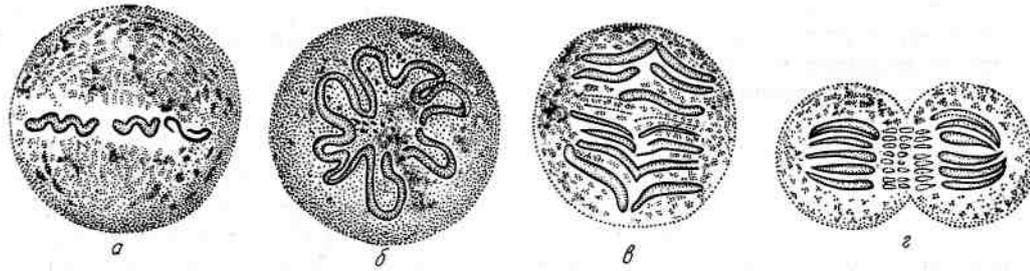


Рис. 3.39. Деление клетки по А. Шнейдеру (1873)

Важной заслугой Чистякова является опровержение распространенного тогда мнения о растворении ядра материнской клетки и о «свободном образовании» ядер дочерних клеток, а также утверждение, что дочерние ядра образуются в результате деления материнского ядра; впрочем, эту мысль Чистяков проводил не везде с достаточной последовательностью. Преемственность фаз митоза осталась для Чистякова неясной. Еще менее отчетливо охарактеризованы Чистяковым процессы клеточного деления в статье о развитии спор и пыльцевых зерен (1875). Ядра в материнских споровых клетках, по его словам, «возникают внутри породившего их ядра, что может быть сравнено со свободным образованием клеток внутри плазмы материнской клетки». Экваториальную хромосомную пластинку в микроспоре *Isoetes* Чистяков принял за образующийся фрагмопласт, т. е. пластинку, разделяющую дочерние клетки, тогда как Руссов сумел ясно отличить пограничное сгущение протоплазмы от материнской и дочерних хромосомных пластинок.

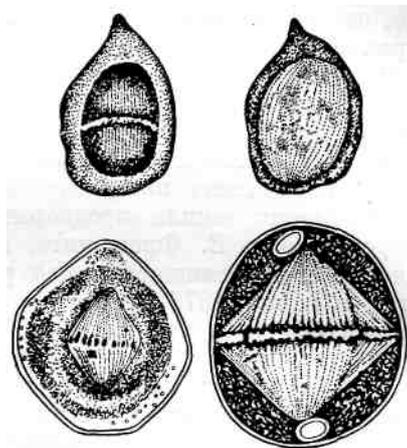


Рис. 3.40. Деление клетки по И. Д. Чистякову (1874)

3.16.2. Детальные описания митозов во второй половине 70-х годов XIX в.

1875 г. следует считать переломным и для изучения процессов деления ядра, так как в этом году вышли работы Э. Страсбургера, О. Бючли и В. Майзеля, содержавшие более детальные, чем у Э. Руссова, А. Шнейдера и Д. Чистякова, описания митоза. Страсбургер в клетках зеленой водоросли спироги-

ры, в материнских клетках пыльцы лука и в материнских споровых клетках плауна видел деление ядерной пластинки на две части, впоследствии расходящиеся ([рис. 3.41](#)). В своей книге Страсбургер привел рисунки Бючли, не вошедшие в предварительное сообщение последнего (Бючли дал описание цитологических картин в дробящихся яйцах круглых червей и моллюсков и в сперматогенных клетках насекомых). Новых существенных деталей митоза Бючли не видел; Страсбургер сослался на описания рисунка Бючли с тем, чтобы подчеркнуть единство процессов клеточного деления у растений и животных.

Наблюдения Страсбургера и Бючли не замедлили подтвердиться в описаниях ассистента кафедры гистологии Варшавского университета В. Майзеля, который изучал строение клеток в роговице и коже лягушки, а также в роговице млекопитающих. Смысл наблюдавшихся ядерных структур сначала, как писал Майзель, был для него неясным, и только после знакомства с данными Страсбургера и Бючли он понял, что имеет дело с разными стадиями деления клеток. Майзель не был уверен, в каком порядке следует располагать описанные им картины. Бесспорно, что он отчетливо видел профазу и метафазу, начало разделения материнской звезды на две дочерние с образованием ахроматинового веретена и, наконец, анафазу и процесс реконструкции дочерних ядер. Однако вместе с тем Майзель допускал и возможность «свободного образования ядер» из протоплазмы.

Особенно насыщенным исследованиями, все ближе подводившими к правильному пониманию процессов деления ядра, был 1878 г., когда почти одновременно вышли предварительные сообщения В. Шлейхера, П. И. Перемежко и В. Флемминга, а также начало работы Майзеля (ее окончание и относящиеся к ней рисунки почему-то не были опубликованы); в конце 1878 г. и начале 1879 г. появились подробные работы Шлейхера (о делении хрящевых клеток амфибий), Флемминга (о размножении клеток в разных тканях саламандры и ее личинок) и Перемежко (о делении клеток в эпидермисе личинок тритона).

Шлейхер видел радиальное расположение образующихся в ядре «палочек» и «зерен» по экватору клетки; эти палочки претерпевают, по его мнению, поперечное деление и «почти с одинаковой скоростью отходят друг от друга». Для обозначения сложных процессов клеточного деления, имея в виду перемещения составных частей ядра, Шлейхер предложил термин «кариокинез». Перемежко главным образом на основании прижизненных наблюдений описал наряду с еще не делившимися и только что разделившимися ядрами «совершенно особые» ядерные образования, состоящие из нитей различной толщины, которые собраны в разнообразные звездовидные, клубкообразные, древовидные и иные фигуры, расположенные иногда вокруг одного центра; нередко в одной клетке имеются два таких образования, лежащие или рядом друг с другом, или на некотором расстоянии одно от другого ([рис. 3.42](#)). Описав и изобразив вне всякой последовательности эти структуры, Перемежко пришел к заключению, что они являются отдельными стадиями деления ядер, и предположительно наметил последовательность составляющих

деление процессов. Более четкие результаты удалось получить Флеммингу, отчасти потому, что он избрал весьма удачный объект исследования – личинок саламандры. Флемминг ясно различал последовательное разрыхление клубка нитей, образующих содержимое ядра, а затем их утолщение; звездообразную установку петель ядерных нитей в экваториальной плоскости и разрыв каждой петли на периферии; продольное расщепление каждой нити и расхождение их половин с образованием дочерних звезд, которые снова переходят в стадию клубка, одновременно с чем тело клетки делится перетяжкой. «При образовании нового ядра, – писал Флемминг, – происходит повторение начальных фаз деления в обратном порядке». Непрямое клеточное деление Флемминг назвал митозом. Этот термин вскоре стал общепринятым.

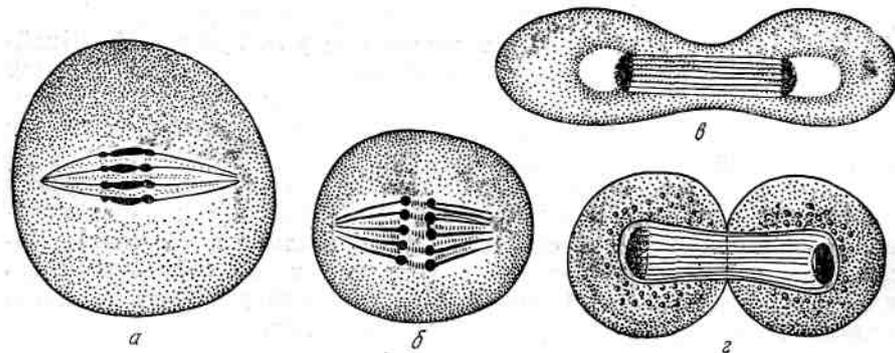


Рис. 3.41. Деление клеток по Э. Страсбургеру (1875)

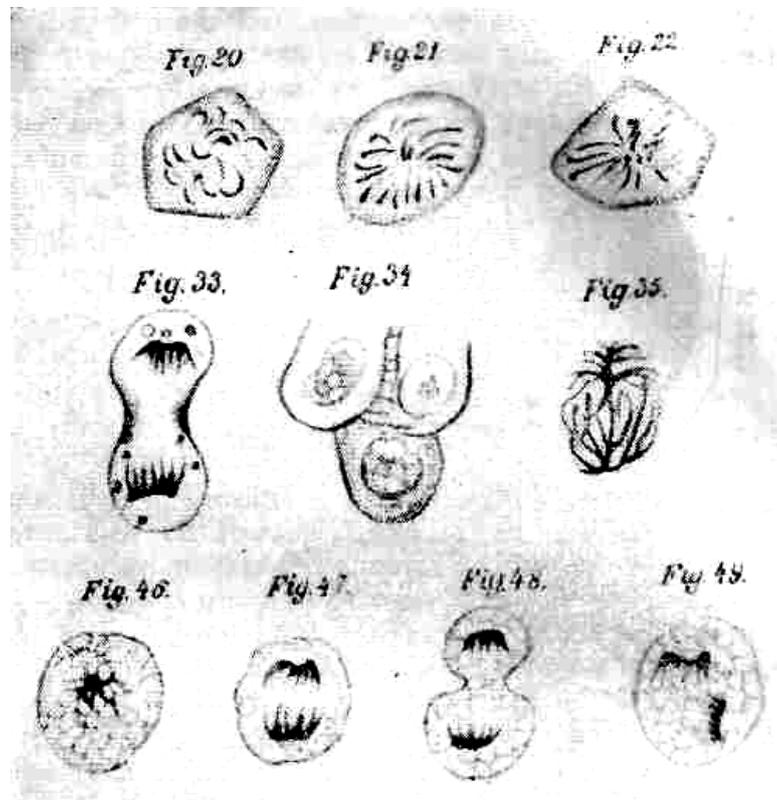


Рис. 3.42. Деление клеток эпидермиса хвоста тритона по П. И. Перемежко (1879)

3.16.3. Выяснение невозможности «свободного образования» клеток

В конце 70-х годов в последний раз в серьезной научной форме был поставлен вопрос, существуют ли иные способы возникновения клеток, кроме размножения делением, другими словами, вопрос – существует ли их «свободное образование». Страсбургер в монографии «Об образовании и делении клеток» (1875) признавал возможность «свободного клеткообразования» для ряда объектов, в особенности для зародышевого мешка цветковых растений. Однако в работе 1879 г. он должен был решительно пересмотреть прежние ошибочные представления. В этой статье Страсбургер писал: «Меня особенно радует, что я теперь могу правильно представить себе процесс, о котором я сам ранее сообщал неверные сведения. *Свободное клеткообразование в зародышевых мешках не имеет места, все ядра возникают друг от друга посредством деления*».

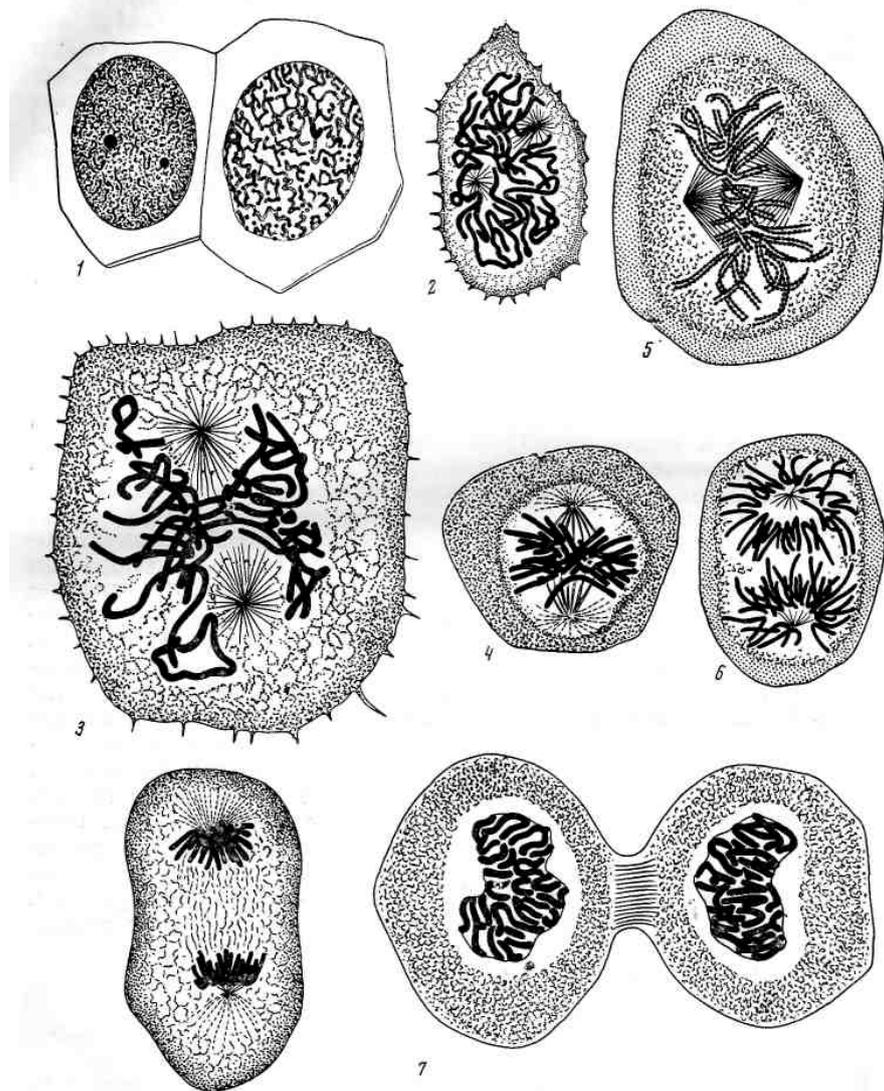


Рис. 3.43. Деление клеток по В. Флеммингу (1882)

В начале 80-х годов Флемминг окончательно сформулировал представление о митозе как циклическом процессе, кульминационным пунктом которого является расщепление каждой хромосомы на две дочерние и распределение их между двумя вновь образующимися клетками (рис. 3.43). Представление о переходе одной из парных дочерних хромосом к одному, а другой – к другому полюсу ахроматического веретена митоза Флемминг высказал недостаточно отчетливо. В том виде, в каком оно впоследствии вошло в учебники, это представление сформулировали Э. ван Бенеден (1883) для животных и Э. Гейзер (1884) для растительных клеток. Разделение надвое каждого из хроматиновых зерен, из которых, по описанию Флемминга, состоит хромосома, вскоре показал на том же объекте – клетках личинки саламандры – В. Пфицнер (1881). Годом раньше О. В. Баранецкий установил спиральное строение хромосом, выделенных из материнских пыльцевых клеток традесканции. Эти открытия подготовили почву для разработанных цитологами и генетиками первой трети XX в. представлений о дискретном строении хромосом, об их спирализации и деспирализации во время митотического цикла.

Таким образом, начало нового периода в истории цитологии датируется рубежом 70-х и 80-х годов XIX в. С того времени отошли в прошлое споры о том, могут ли клетки, имеющие столь же длинную филогенетическую историю, как и состоящие из них растения и животные, возникать в онтогенезе из бесструктурного вещества.

3.17. Эволюционная теория во второй половине XIX в.

Могучее влияние дарвинизма на биологию не ограничилось распространением эволюционной идеи и формированием новых отраслей науки, основанных на применении исторического метода. Зародилась новая особая отрасль биологии, — эволюционная теория, предметом которой является изучение причин, движущих сил и закономерностей исторического развития живой природы. Дата ее рождения – 1859 г. (выход в свет «Происхождения видов»), так как только приняв форму дарвинизма, идея эволюции стала на вполне научную почву.

3.17.1. Дарвинизм – единственная подлинно научная теория эволюции

Более чем 100-летний период развития биологии после создания эволюционной теории Ч. Дарвина полностью подтвердил правильность его учения о естественном отборе как движущей силе эволюционного процесса. Оказалось, что сущность эволюции состоит в адаптивных (приспособительных) преобразованиях популяций, возникающих в процессе сложных взаимодействий многих факторов – наследственной (мутационной) и ненаследственной (модификационной) изменчивости, скрещиваний, расщеплений и дру-

гих законов наследственности, борьбы за существование, динамики численности, «волн жизни», миграции, изоляции, – реализующихся в процессе естественного отбора. Естественный отбор обуславливает общий приспособительный характер эволюции, приводящий к возникновению и поддержанию органической целесообразности, к видообразованию, которое связано с увеличением многообразия форм при сохранении единства органического мира, наконец, он обеспечивает прогрессивный характер эволюции, т. е. общее усовершенствование организации.

Главная особенность эволюционной теории – ее синтетический характер – была присуща уже учению Дарвина. Создание Дарвином научной теории эволюции стало возможным благодаря грандиозному синтезу почти всех современных ему отраслей биологии, прежде всего данных селекционной практики, сравнительной анатомии, эмбриологии, биогеографии и палеонтологии. В свою очередь, учение Дарвина послужило мощным толчком для формирования таких наук, как экология, биоценология, эволюционная морфология, а в XX в. и генетика, благодаря специальным исследованиям, в которых стали быстро накапливаться данные об отдельных факторах и закономерностях эволюции. Более глубокое изучение каждого фактора эволюции в отдельности, достигнутое этими науками с помощью особых методик, естественно, не могло не повлиять в дальнейшем и на развитие общих представлений о причинах и закономерностях эволюционного процесса в целом, уточнение и углубление их.

Нередко смешиваются понятия «эволюционная теория» и «эволюционная биология». С проникновением эволюционной идеи и исторического метода в разные отрасли биологии она в целом становится эволюционной. Эволюционная же теория, являясь особой отраслью знания, входит в состав биологии как ее часть.



Рис. 3.44. Томас Гексли (1825–1895)

Дарвину Ч. удалось вскрыть подлинные причины эволюционного развития и убедительно показать, что оно осуществляется через процесс приспособления посредством естественного отбора. Никакая другая теория, отвергающая или умаляющая творческую роль естественного отбора, не может претендовать на истинное объяснение эволюционного процесса.

Создав научную теорию эволюции на основе обобщения гигантского и разностороннего фактического материала, Дарвин показал тем самым, что ее дальнейшее развитие может идти только по пути синтеза и всестороннего учета суммы биологических знаний. Это важнейшее положение было осознано далеко не всеми биологами, занимавшимися после Дарвина разработкой теории эволюции. К тому же в условиях нарастающей дифференциации и специализации наук объять все сокровища биологических знаний одному человеку становилось затруднительным. Поэтому нет ничего удивительного в том, что новые, даже самые революционные открытия в отдельных отраслях биологии порождали ошибочные гипотезы, в которых односторонне выделялась роль какого-нибудь фактора эволюции. Примерами таких односторонних и скороспелых концепций могут служить многочисленные теории эволюции, опиравшиеся, скажем, только на мутационную или же, напротив, только на модификационную изменчивость, на способность единиц наследственности к рекомбинациям, на миграции или изоляцию.

Процесс формирования эволюционной теории как особой отрасли биологии сопровождался своеобразным взаимодействием с другими отраслями биологии. Особенности проблематики и специфическое место эволюционной теории среди биологических наук приводили постоянно к размыванию четких границ, отделяющих ее от других дисциплин. Поэтому так часто идут споры о том, в чью компетенцию входит изучение того или иного вопроса. Эти споры нередко бывают беспредметными, так как одной из особенностей эволюционной теории является ее синтетический комплексный характер. Первичные данные собирались или открывались не только в ходе специальных теоретико-эволюционных исследований, характерных для многих крупнейших ученых, начиная с Ч. Дарвина, но и в массе работ частного характера, выполненных в рамках других отраслей биологии. Палеонтология, сравнительная морфология, сравнительная физиология, историческая биогеография и другие науки описывают эволюционный процесс с разных сторон и различными способами, а эволюционная теория исследует причины и законы процесса эволюции в целом. Однако не следует из этого заключать, что эволюционная теория ограничивается лишь синтезом данных, полученных другими науками. Она имеет свой качественно-специфический предмет исследования – причины, формы, направления и следствия действия общих законов эволюции и в первую очередь естественного отбора.

Вторая особенность развития эволюционной теории – необычно большое для естественной науки число разнообразных гипотез. Эти гипотезы охватывали всю проблематику эволюционной теории или же рассматривали какую-нибудь ее часть. Большинство из них возникло в последарвиновское время и претендовало на роль «новой теории эволюции». Эти гипотезы раз-

личались по многим существенным признакам. По трактовке природы движущих сил или основных законов эволюции они подразделяются на материалистические и идеалистические, в свою очередь включающие различные концепции. В более узком, специальном плане концепции эволюции могут быть подразделены также по толкованию причин эволюции (автогенез, эктогенез, селектогенез); по истолкованию факта направленности эволюции (адаптациогенез, ортогенез, инерциогенез, финализм); по величине элементарного эволюционного изменения (сальтационизм – неокатастрофизм, мутационизм); по характеру исходных преобразований (гибридогенез, симбиогенез, сегрегациогенез, теория эмерджентной эволюции). Существуют расхождения и в понимании значения тех или иных путей эволюции: одни придают ведущее значение тенденции к специализации, другие – наоборот, накоплению признаков универсального значения, третьи выделяют роль педоморфозов и т. п.

Наконец, все эволюционные концепции можно подразделить и по их отношению к проблеме адаптации: одни рассматривают эволюцию как адаптациогенез, но по-разному толкуют его причины, другие сущностью эволюции считают формообразование, «геноморфоз», рассматривая адаптацию второстепенным явлением или отвергая ее вообще в пользу гипотезы «преадаптации» и т. п.

Такое обилие различных гипотез в области эволюционной теории во второй половине XIX в., противоположных друг другу в тех или иных отношениях, свидетельствует о трудностях познания, многие из которых в дальнейшем были преодолены. Тем не менее и в настоящее время появляются все новые и новые гипотезы.

За столетие проблематика эволюционной теории, естественно, сильно изменилась. С одной стороны, часть проблем, ранее входивших в эволюционную теорию, в результате дифференциации науки вычленилась в самостоятельные дисциплины. С другой – появилось немало совершенно новых проблем, таких, например, как учение об эволюции биосферы, проблема основных форм и уровней организации живого, моделирование эволюции методами кибернетики, изменение в процессе эволюции самих механизмов я законов эволюции («эволюция самой эволюции») и т. п. Наконец, некоторые проблемы утратили свое значение.

История эволюционного учения во второй половине XIX в. может быть разделена на два периода. Первый период, длившийся с 1859 по 1864 г., т. е. всего пять лет, был периодом утверждения эволюционизма в биологии. Второй период – с 1865 г. до конца века – отмечен распространением дарвинизма и других эволюционных теорий и борьбой между ними. Эта периодизация условна, так как время утверждения эволюционной идеи и ее конкретных форм в разных странах не совпадает.

3.17.2. Борьба за утверждение дарвинизма

Вскоре после выхода «Происхождения видов» против теории Дарвина выступили консервативно настроенные биологи, геологи и другие естествоиспытатели, а также представители клерикальных кругов. На первых порах вопрос о причинах и движущих силах эволюции почти не затрагивался в полемике. Она была всецело сосредоточена на вопросе – существует ли эволюция?

Против идеи эволюции в разных странах выступали крупнейшие ученые – геологи А. Седжвик и Ч. Лайель, палеонтологи Р. Оуэн, Л. Агассис, Ф. Пикте, биологи С. Карпентер, Г. Меррей, А. Катрфаж, П. Флуранс, А. Мильн – Эдвардс и др. Их возражения не были оригинальными: они основывались или на старых доводах Палласа, Кювье, А. Годрона, или на чисто теологических соображениях. Например, Лайель на протяжении нескольких лет после выхода «Происхождения видов» считал мысль об эволюции органической природы очень заманчивой, но неверной с фактической стороны. Однако и в более позднее время рецидивы антиэволюционизма, а также ограниченного эволюционизма проявлялись в воззрениях ряда выдающихся биологов, сложившихся еще в додарвиновское время, в частности в работах английского зоолога Р. Оуэна, французского зоолога А. Катрфажа, американского палеонтолога Л. Агассиса, которые выступили в защиту антиэволюционизма.

В эти же годы быстро сформировалась группа молодых биологов – защитников дарвинизма. Ведущими из них были Т. Гексли, А. Уоллес, Дж. Гукер, Г. Бэте (Англия), Э. Геккель, Ф. Мюллер, К. Гегенбаур (Германия), К. А. Тимирязев, И. И. Мечников, А. О. и В. О. Ковалевские, И. М. Сеченов (Россия), Аза Грей (США) и некоторые другие.

После бурной, но очень короткой дискуссии вся система креационистских взглядов в биологии рухнула. С тех пор антиэволюционизм из господствующей концепции превратился в очень редко встречающееся явление.

Проблематика исследований, выполненных с позиций дарвинизма

Начало второго периода (1864–1865 гг.) связано с выходом в свет первых работ, популяризовавших, защищавших и развивавших идею эволюции. Примерами могут служить статьи К. А. Тимирязева, книга Ф. Ролле «Учение Дарвина о происхождении видов» (1865), а также работы по применению эволюционных идей Ч. Дарвина к разработке отдельных отраслей биологии. Например, книга Ф. Мюллера «За Дарвина» (1864), монография Э. Геккеля «Всеобщая морфология организмов» (1866), книга Г. Зейдлица «Теория Дарвина» (1871) и др. Кроме того, начало этого периода характеризовалось выходом в свет работ, в которых дарвинизм впервые подвергался критике со стороны эволюционистов, придерживавшихся иных точек зрения. Примером может служить работа А. Келликера «О дарвиновской теории творения» (1864). Согласно Келликеру основным законом эволюции является «внутренний закон развития», т. е. автогенетический принцип «стремления к прогрессу», а основным путем эволюции – резкие превращения форм –

большие скачки, подобные метаморфозу при непрямом индивидуальном развитии. Позже, в 1876 г., близкую позицию в критике теории Дарвина занял К. Бэр в книге «Об учении Дарвина», в том же году подвергнутой обстоятельной критике Г. Зейдлицем.

Второй период в развитии эволюционного учения после выхода «Происхождения видов» Ч. Дарвина характеризуется следующими главными чертами. Во-первых, борьбой за широкое распространение эволюционной идеи в биологии, за ее применение к разработке отдельных отраслей и создание на основе исторического метода новых направлений и дисциплин, таких, как эволюционная (филогенетическая) систематика, эволюционная эмбриология, историческая биогеография, эволюционная палеонтология и др. Основные интересы эволюционистов перемещаются от проблемы вида к общим вопросам «большой филогении» (происхождение типов и классов и выяснение родственных связей между ними, происхождение органов, поиски переходных форм и т. п.). Главным в биологии становится так называемое филогенетическое направление. Его цель – определение родственных отношений между различными таксономическими группами и построение филогенетических деревьев, основной метод – «тройной параллелизм». В эти годы было сделано много палеонтологических открытий, явившихся важными доказательствами эволюции и стимулировавших развитие филогенетического направления (в 1861 г. – ископаемая первотница, в 1866 г. – «филогенетический ряд» ископаемых раковин *Planorbis*, в 70–80-е годы – знаменитые «палюдиновый ряд» и «ряды форм» аммонитов, работы В. О. Ковалевского по филогении семейства лошадей и т. д., наконец, в 1891 г. – открытие яванского питекантропа).

Следует подчеркнуть, что расцвет филогенетических исследований привел к внедрению эволюционной идеи и исторического метода в разные отрасли биологии; для развития же самой эволюционной теории как особой науки он принес гораздо меньше пользы, чем это казалось большинству ученых того времени. Тем не менее именно приверженцами филогенетического направления были сформулированы важные закономерности эволюции. К их числу относятся: принцип адаптивной радиации В. О. Ковалевского; «биогенетический закон» Ч. Дарвина, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А. О. Ковалевского; закон адаптивных и инадаптивных путей эволюции В. О. Ковалевского; принцип неспециализированности предковых форм Э. Копа, закон необратимости эволюции Л. Долло, принцип мультифункциональности и эволюции органов путем смены функций А. Дорна; принцип субституции органов Н. Клейненберга и некоторые другие обобщения.

Во-вторых, накоплением данных и изучением различных сторон органической целесообразности (проблема адаптации), основы решений которой с такой силой и так блестяще были заложены Ч. Дарвином. К. А. Тимирязев справедливо отметил, что слово приспособление (*Adaptation*, *Anpassung*) во второй половине XIX в. стало в биологии самым употребительным, а соответствующая проблема – самой насущной и острой. Ей были посвящены труды многих эволюционистов этого периода, в том числе работы А. Уоллеса и

А. Вейсмана о маскирующих (покровительственных), предупреждающих (отпугивающих) и лжепредупреждающих (миметических) окрасках насекомых.

Выходит много ботанических и зоологических работ, посвященных тем или иным сторонам проблемы происхождения и эволюции различных приспособлений. Уже в 70-80-е годы начинаются эксперименты по выяснению способов адаптивных перестроек организмов в онтогенезе.

В 1883 г. А. Вейсман в своей речи во Фрейбургском университете впервые изложил теорию непрерывности зародышевой плазмы и высказался за невозможность унаследования приобретенных признаков. С этого момента начался многолетний спор сторонников объяснения эволюции с помощью признания прямого приспособления с защитниками учения об эволюции на основе отбора неопределенных изменений, апогей которого относится уже XX в.

В-третьих, выдвижением различных ограничений и дополнений к теории Дарвина; формируются новые гипотезы эволюции, отвергающие дарвинизм. Вскоре вырисовываются контуры нескольких основных концепций эволюции.

Формирование различных течений в дарвинизме

Вскоре после возникновения дарвинизма в нем начало формироваться несколько течений. Среди них можно выделить три основных. Прежде всего – это классический дарвинизм, т. е. учение самого Дарвина и других биологов, разделявших представление о ведущей роли в эволюции естественного отбора на основе неопределенной изменчивости и борьбы за существование. Сторонники классического дарвинизма признавали гипотезу наследования приобретенных признаков в качестве подчиненного принципа.

Яркими представителями классического дарвинизма были А. Уоллес (до середины 80-х годов), Т. Гексли, К. А. Тимирязев, А. О. и В. О. Ковалевские, Л. Вюртенбергер, Ф. Мюллер, И. И. Мечников и др.

Другим течением в дарвинизме, приобретшим, особенно в Германии, значительную популярность, было течение, которое представлял Э. Геккель. В качестве движущих сил эволюции оно на равных правах признавало естественный отбор и прямое приспособление на основе унаследования полезных изменений. Представители этого течения в дарвинизме, будучи выдающимися пропагандистами и защитниками учения Дарвина, в трактовке причин эволюции делали существенные отступления от концепции Ч. Дарвина. Можно сказать, что их толкование причин эволюции представляло собою некоторое эклектическое сочетание дарвинизма с ламаркизмом.

Третье течение в дарвинизме – неodarвинизм – возникло в середине 80-х, а окончательно сформировалось в начале 90-х годов. Его основателями были А. Вейсман и А. Уоллес. Неodarвинизм нередко характеризовался в литературе как одна из форм антидарвинизма. Эту точку зрения, иногда дающую знать о себе до сих пор, нельзя признать верной. Она проистекает из неправомерного отождествления некоторых ошибочных и отживших генетических и эмбриологических представлений Вейсмана с его позицией по вопросам учения об эволюции. Вейсман всегда признавал и защищал теорию

естественного отбора. Борьбу же он вел не против дарвинизма, а против механоламаркизма и гипотезы наследования приобретаемых признаков. Поэтому эволюционные взгляды Вейсмана, как и неodarвинизм в целом, неправильно относить к антидарвинизму, хотя теория неodarвинизма и не была лишена крупных недостатков.

А. Вейсман решительно выступал в защиту дарвинизма. В ответ на статью Г. Спенсера «Недостаточность естественного отбора» Вейсман опубликовал работу под полемическим названием «Всемогущество естественного отбора» (1893). В ней он обосновал тезис о необходимости и достаточности принципа отбора для объяснения эволюции живого. Ошибка Вейсмана состояла в том, что, защищая теорию Дарвина, он перенес принцип отбора также и на внутриорганизменные структуры, пытаясь объяснить таким образом возникновение неопределенной изменчивости. Вейсман считал, что материал для действия естественного отбора появляется в результате борьбы зачатковых внутриклеточных элементов (гипотеза «зародышевого отбора»). Другим недостатком концепции Вейсмана следует считать полное отрицание им роли модификаций (ненаследственной изменчивости) в эволюции и принятие мозаичной концепции эволюции, согласно которой отбор имеет дело не с целыми организмами, а только с его отдельными независимыми признаками. Точку зрения Вейсмана в своих поздних работах (90-е годы) поддержал Уоллес, которого также следует отнести к основателям неodarвинизма. Уоллес высоко оценивал роль Вейсмана в защите дарвинизма от критики и искажения неоламаркизмом. Вклад Вейсмана в развитие дарвинизма Уоллес даже считал (наряду с работами Гальтона) «самым важным приложением эволюционной теории со времени появления «Происхождения видов» Н. А. Холодковский полагал, что в работах Вейсмана «дарвинизм – в смысле теории естественного подбора – достигает своего крайнего выражения». По мнению Ю. А. Филипченко, главной заслугой Вейсмана является опровержение того наивного ламаркизма, который был до него общераспространенным убеждением, т. е. веры в наследуемость приобретенных свойств.

Таким образом, если на одном полюсе дарвинизма стоял А. Вейсман, то на другом находились такие ученые, как Э. Геккель, которые приравнивали естественный отбор по его значению для эволюции к принципу наследования приобретаемых признаков. Тем самым он близко подошел к механоламаркизму, который хотя и не отбрасывал полностью принцип отбора, но считал его второстепенным.

К основным течениям дарвинизма примыкают те гипотезы, в которых признавались дарвиновские факторы и законы эволюции, но к которым добавлялись односторонние идеи, призванные будто бы объяснить трудные эволюционные проблемы.

Одну из попыток «дополнить» теорию Дарвина предпринял Л. Додерлейн, выдвинувший в конце 80-х годов так называемую «инерциальную» гипотезу эволюции. Согласно представлениям Додерлейна первоначальное эволюционное развитие совершалось под действием естественного отбора. Однако на определенной стадии адаптациогенез прекращается, а структуры и

органы продолжают эволюировать, выходя за пределы адаптивной нормы. Фактором, определяющим такое неадаптивное переразвитие (гиперморфоз), выступает некоторая «инерциальная сила», сущность которой непознаваема. Инерциальная фаза, по мнению Додерлейна, продолжается вплоть до вымирания вида. Примеры такой неадаптивной эволюции он видел в эволюции вымершего гигантского ирландского торфяного оленя и саблезубого тигра.

Оценивая эту теорию, следует сказать, что вымирание вследствие переразвития представляет собой сложный процесс, важнейшую роль в котором играет естественный отбор, действующий совместно и в соответствии с другими факторами (степень изоляции, колебания численности, генетико-популяционные процессы и т. д.). Кажущаяся «инерционность» в эволюции отдельных органов и структур есть на самом деле одно из следствий действия естественного отбора на целостный организм, проявляющегося в изменениях его различных элементов.

В 1868 г. М. Вагнером была выдвинута миграционная гипотеза эволюции. Она рассматривалась автором как дополнение к теории естественного отбора, которое должно было помочь преодолеть трудности, связанные с нивелирующим эффектом скрещивания. Эти трудности заключались в том, что без откочевки мутантных особей, обеспечивающей их изоляцию от скрещиваний с особями исходного типа, невозможно представить себе не только накапливающую работу отбора, но даже и простое сохранение возникших мутантных форм. Первое время Вагнер считал, что «закон миграции» столь же важен, как и дарвиновские факторы, и все они действуют в теснейшей связи и взаимодействии друг с другом. Затем «закон миграции» он уже противопоставил естественному отбору. Гипотеза М. Вагнера имела известное значение, однако ее односторонность и преувеличение роли миграции в эволюции несомненны.

Еще одним примером односторонней теории может служить гипотеза «физиологического отбора», предложенная в 1881 г. Дж. Роменсом, в которой была преувеличена роль нескрещиваемости форм, т. е. фактор половой изоляции. С середины 80-х годов Дж. Гулик начал свои исследования микрогеографической изоляции как фактора расообразования у наземных моллюсков рода *Achatinella* на Гавайских островах. Миграция этих улиток в сочетании с изолирующим действием открытых (безлесных) пространств приводили к тому, что потомство отдельных (или немногих) экземпляров размножалось в отдельной лесистой долине и образовывало специфическую расу. Хотя Гулик и считал, что в этом процессе естественный отбор играет второстепенную роль, а ведущее значение имеет сама по себе изоляция форм, тем не менее объективное значение его исследований состояло в подтверждении дарвиновских представлений о дивергентном характере эволюции на основе отбора микропопуляций к своеобразным условиям отдельных местообитаний.

3.17.3. Неоламаркизм и его разновидности

С дарвинизмом конкурировали различные концепции неоламаркизма, имевшие значительное количество сторонников.

По многим самым коренным вопросам эволюционной теории положения дарвинизма и неоламаркизма прямо противоположны. Например, наименьшей единицей (носителем) эволюционного процесса в дарвинизме считается местная популяция, способная быть полем деятельности естественного отбора, а в ламаркизме – каждая отдельная особь. Дарвинизм различает изменчивость и процесс эволюции, а ламаркизм отождествляет их. Движущей силой эволюции, согласно дарвинизму, является противоречивое взаимодействие многих тенденций, реализуемое в процессе отбора, а согласно ламаркизму – направленное действие факторов среды (эктогенез) или внутренних факторов (автогенез), непосредственно приводящее к приспособлению. Дарвинизм установил неравномерность темпов эволюции, а ламаркизм утверждал, что эволюционный процесс прямо пропорционален времени. Противоположны позиции дарвинизма и ламаркизма также и по ряду других вопросов, например, об основных направлениях и путях эволюции и т. д.

Неоламаркизм, в отличие от дарвинизма, – направление сборное; он включал самые различные течения: 1) *механоламаркизм*, сводивший весь процесс эволюционного развития к прямому приспособлению и наследованию приобретенных признаков; 2) *ортоламаркизм*, односторонне использовавший факт направленности эволюционного процесса для утверждения, будто он всегда прямолинеен и изначально запрограммирован (т. е. predetermined). Ортоламаркизм признавал движущей силой эволюции какие-то неизвестные «филетические законы роста» (Т. Эймер) или же «закон внутреннего стремления к прогрессу» (А. Годри), т. е. автогенетические и телеологические принципы; 3) *психоламаркизм*, выдвигавший в качестве ведущей или даже единственной причины эволюции активность или разумность поведения животных, психику, память или даже чисто мистические факторы вроде «клеточной души» или «жизненного порыва» (Р. Земон, А. Паули, Г. Дриш, Д. Икскуль и др.).

Механоламаркизм был основан несколькими учеными. Однако его главным зачинателем принято считать Г. Спенсера. В 1864 г. Спенсер опубликовал работу «Основания биологии», в которой он трактовал эволюционный процесс как приспособительные изменения организмов, идущие под влиянием как прямого уравнивания организма со средой («прямое приспособление»), так и косвенного – через естественный отбор, или, по очень удачному выражению автора, «переживание наиболее приспособленного». Эти два типа уравнивания в концепции Спенсера неравноценны. Главным типом он считал прямое приспособление к изменяющимся факторам внешней среды. Никакой творческой роли отбор в эволюции, по мнению Спенсера, не играет. Позднее он выразил свое понимание сущности эволюционного процесса в статье «Недостаточность естественного отбора» (1893), а также в работе «Факторы органической эволюции» (1896). Не рассматривая других сторон

эволюционных воззрений Спенсера (принципы дифференциации и интеграции и т. д.), отметим, что его доктрина о двух способах «уравновешивания» на первый взгляд кажется довольно близкой взглядам на причины эволюции не только Э. Геккеля, но даже самого Ч. Дарвина, особенно высказанным им в 70-е годы. На самом же деле это совсем не так, поскольку Спенсер отвергал ведущую роль естественного отбора и, в сущности, сводил процесс эволюции к все нарастающему значению прямого приспособления.

Основателем неоламаркизма в целом был американский палеонтолог Э. Коп. В одной из своих основных работ «Первичные факторы органической эволюции» (1896) он рассматривал эволюционный процесс как результат действия трех групп факторов: физиогенеза (прямого приспособления), кинетогенеза (приспособления путем упражнения или неупражнения органов) и батмогенеза (влияния особой филогенетической «силы роста» или «батмизма»). Движущим началом прогрессивной эволюции, по Копу, выступает «батмическая» сила, которая в конкретных эволюционных ситуациях оформляется кинетогенетически (преимущественно у животных) или физиогенетически (более характерно для растений).

Многопричинность эволюции в концепции Копы лишь кажущаяся; фактически ее основой является фактор нематериальной природы – «видовой батмизм». Естественный отбор в концепции Копы вовсе не является фактором эволюции. Он не видит в нем причину «возникновения наиболее приспособленного». Отбор только элиминирует нежизнеспособные вариации и проявляется преимущественно в процессах вымирания»

Примером другой попытки модернизации идей Ламарка могут служить взгляды К. Негели, разрабатывавшиеся им на протяжении 1865–1884 гг. Негели отрицая существования естественного отбора («принципа полезности»), Негели в ранних работах ограничивал сферу его действия только физиологическими признаками. Морфологические же признаки, составляющие основу организации, эволюируют, по его мнению, на основе внутреннего «принципа совершенствования». Основываясь на этом, Негели впервые разграничил понятия об «организационных» и «приспособительных» признаках, но он слишком сильно противопоставил эти понятия и, в конце концов, полностью оторвал их друг от друга. Выдвинув идею о двойственной природе законов эволюции, Негели по существу повторил одно из положений Ламарка. В поздней работе «Механико-физиологическая теория эволюции» (1884) дарвиновским принципам Негели отводит уже третьестепенное место, объясняя ими лишь причины вымирания. Эволюцию приспособительных признаков, которые приурочивались им к трофоплазме (т. е. к коме), он стал объяснять теперь не отбором, а врожденной способностью организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия. Так возникает система ненаследственных приспособительных признаков, названных Негели модификациями. Эволюцию же организационных признаков, связанных с идиоплазмой (зародышевая плазма, или наследственная основа), он по-прежнему продолжал объяснять действием закона «стремления к совершенствованию». Если в ранних работах

основу действия этого закона Негели считал неизвестной, то теперь, отвечая на обвинения в мистицизме, он стал сближать его с механизмом действия «физического закона инерции».

Необходимо отметить, что попытки модернизации теории Ламарка, предпринятые Копом и Негели, не привели к преодолению основных недостатков ламаркизма: они по-прежнему основывались на принятии телеологической идеи о внутреннем стремлении к совершенству, на отрыве «приспособительных» изменений от «организационных», на сведении эволюционного процесса к наследственной изменчивости отдельных организмов.

В последней трети XIX в. были предприняты попытки экспериментально проверить возможность эволюции путем прямого приспособления на основе наследования приобретенных признаков. Многие биологи получили данные, как будто свидетельствовавшие в пользу принципа наследования. Например, воспитывая куколок бабочки-крапивницы (*Araschnia levana* и *A. prorsa*) при различной температуре, Г. Дорфмейстер (1864) получал различные окраски бабочек, встречающиеся в природе, и на этом основании делал механоламаркистские выводы. Появились работы В. И. Шманкевича (1875) и К. Земпера (1880), содержавшие экспериментальные данные, которые, по мнению их авторов, говорили в пользу унаследования видовых признаков. У рачка *Artemia salina* при перемещении в более соленую воду изменилась форма хвостового членика и число щетинок на хвосте так, что он приобрел сходство с видом *A. muhlhausenii*, живущего в более соленой воде; при развитии же в пресной воде *A. salina* приобрела даже сходство с видом другого рода – *Branchipus stagnalis* (различия в размерах тела, в форме усиков и задних сегментов). Проверка этих опытов, проведенная Н. С. Гаевской, поколебала выводы Шманкевича.

Множество интересных данных по морфогенной роли факторов среды было получено экспериментальной морфологией растений, основы которой были заложены работами профессора Казанского университета Н. Ф. Леваковского (1871). Во Франции сложилась сильная школа ботаников, возглавлявшаяся Г. Боннье (Костантен, Лотелье, Массар). Широкую известность получили опыты Боннье (1895) с переносом десятков видов растений с равнин в альпийские условия. На высоте 2300 м некоторые виды сильно модифицировались, приобретая признаки, характерные для горных видов.

Так, обыкновенный можжевельник (*Juniperus communis* L.) внешне изменился в сторону горного карликового вида (*J. nana* Wild.), а хлопושка (*Silene inflata* Sm.) из окрестностей Парижа – в сторону горного вида (*S. alpina* Thomas). Положительной стороной подобных опытов было то, что они открывали возможность широкого воздействия на организм в период его индивидуального развития, но убедительного доказательства наличия прямого приспособления наследственного характера они дать не могли.

В этом же направлении велись работы по получению форм, стойких к ядам, к высоким температурам, к сухости воздуха и т. п. Для этого их воспитывали в соответствующих средах.

В 1871 г. Ф. Гальтон поставил опыты с переливанием крови от черных кроликов к белым и наоборот. Результаты опытов показали, что переливание крови не сказывается на наследственности; Гальтон сделал вывод об отсутствии наследования приобретенных свойств.

Надо сказать, что среди механоламаркистов было много ученых, не противопоставлявших идею прямого приспособления принципу отбора. Так, ботаник Р. Веттштейн объяснял происхождение сезонного диморфизма у растений то отбором рас, то прямым приспособлением. Приверженцы же другой ветви механоламаркизма активно боролись с дарвинизмом, противопоставляя прямое приспособление естественному отбору в качестве альтернативы.

3.17.4. Телеологические концепции эволюции

Значительное распространение получили телеологические концепции эволюции. Одни из них входили в состав ортоламаркизма, другие занимали самостоятельное положение. Лидером телеологического направления в эволюционизме этого периода следует считать К. Бэра, который в 70-е годы выступил с рядом работ, направленных против дарвинизма. В отличие от А. Келликера, К. Негели, С. Майварта и других биологов, развивавших телеологические принципы эволюции преимущественно на эмпирической основе, Бэр пытался дать им логическое обоснование. Бэр рассматривал Вселенную, и особенно органический мир, как результат развития, стремящегося к высшей цели, и руководимого разумом. Введя понятие о «целестремительности» эволюции, Бэр хотя и подчеркнул, что она «обусловлена материей и ее силами», но тут же добавил, что «общая закономерность в мире исходит от единого духовного начала». Целестремительность, по Бэру, является универсальным законом, действующим как в эмбриогенезе, так и в филогенезе и вызывающим весь процесс усложнения организмов и увеличения гармоничности живого. Впрочем, нельзя сказать, чтобы взгляды Бэра на эволюцию, изложенные в этих работах, отличались последовательностью. С одной стороны, Бэр признавал доказанную эволюцию только видов и родов, т. е. оставался на позициях ограниченного эволюционизма, с другой – развивал идею о всеобщности развития.

Ближних к Бэру взглядов придерживался немецкий философ-идеалист Э. Гартман в книге «Истина и заблуждение в дарвинизме» (1874), специально посвященной «опровержению» дарвинизма.

Примером антидарвиновского телеологического эволюционизма клерикального толка могут служить взгляды ученика и сотрудника К. Бэра Н. Я. Данилевского, согласно которым существуют «интеллектуального характера причины, произведшие и устроившие органический, да и весь мир». По воле творца развитие идет по плану, «имеющему в виду достижение определенной цели». Закономерный характер развития основан на предустановленных и предопределенных свыше планах. Естественно, что дарвинизм с его последовательно материалистическим содержанием, с его глубоко диа-

лектическим пониманием случайности, вскрытой в естественном отборе, Данилевский отвергал полностью. В блестящей полемической статье «Опровергнут ли дарвинизм» (1887) К. А. Тимирязев показал полную несостоятельность как критики дарвинизма Данилевским, так и его собственных воззрений на причины эволюции.

Примером финализма могут служить взгляды немецкого биолога А. Виганда, изложенные им в 1874 г. Виганд утверждал, что эволюционный процесс шел только в прошлом, но ныне уже прекратился, так как иссякла «образовательная сила». Он считал, что запас этой «силы» в начале эволюции был максимальным и что эволюция является растратой этого запаса. В итоге он пришел к выводу, что эволюционная теория столь же справедлива, как и противоположная ей теория постоянства форм, но только первая освещает прошлое, а вторая – настоящее живой природы.

3.17.5. Предтечи мутационной теории эволюции

Во втором периоде развития эволюционной теории зародился и начал распространяться неокатастрофизм – мутационизм. Это течение также сложно по своей структуре. Оно включало такие концепции, как упоминавшаяся гипотеза «гетерогенного размножения» (А. Келликер), представления С. Майварта о скачкообразном видообразовании, В. Ваагена о больших геологических мутациях, С. И. Коржинского о гетерогенезисе, а также идея геолога Э. Зюоса о «перечеканке живых существ», т. е. гигантских превращениях форм на протяжении коротких периодов. Общим для неокатастрофизма, как и для большинства неоламаркистских течений, было отрицательное отношение к теории эволюции путем естественного отбора.

Палеонтологи и геологи, защищавшие гипотезу эволюции путем больших скачков, считали, что неполнота геологической летописи и редкость переходных форм – прямое свидетельство наличия пароксизмов, которые возникают в геологически переломные эпохи и порождают новые формы. Биологи других специальностей склонялись к мутационной гипотезе по разным причинам: одни из-за трудностей при объяснении происхождения новых органов, другие из-за трудностей при объяснении причин эволюции неадаптивных признаков, по которым подчас различаются те или иные таксоны и т. п. В качестве примера рассмотрим концепции С. Майварта и С. И. Коржинского.

Вслед за Келликером, Майварт в работе «О возникновении видов» (1871) утверждал, что наличие разрывов в признаках между ныне живущими и вымершими формами свидетельствует не в пользу эволюции путем постепенного накопления мелких изменений, а о внезапном, резко скачкообразном характере. Согласно Майварту отбору недоступны начальные стадии образования новых признаков и органов, так как в эти моменты они еще не имеют адаптивного значения. Кроме того, если изменчивость происходит во всех направлениях, то отбор не может что-либо накопить, так как каждый сле-

дующий его шаг будет нейтрализовать предыдущий. Поэтому Майварт принимал автогенетическую и телеологическую доктрину причин эволюции, названную им «принципом совершенствования». Хотя взгляды Майварта и были подвергнуты обстоятельной критике еще Дарвином, мутационная гипотеза эволюции оказалась очень живучей.

В самом конце века появилась получившая широкую известность работа С. И. Коржинского «Гетерогенезис и эволюция» (1899). По его мнению, эволюция совершается путем гетерогенезиса, т. е. скачкообразного возникновения новой видовой формы, уже в достаточной мере приспособленной к окружающей среде. Естественный отбор здесь излишен, более того, он является началом, «враждебным эволюции». Причины гетерогенеза коренятся во внутренних особенностях организмов, внешняя же среда только вызывает реализацию этих predetermined особенностей. Движущей силой эволюции является борьба наследственности и изменчивости. Энергия изменчивости, накапливавшаяся веками, внезапно освобождается, давая начало новой гетерогенной расе.

В конце XIX в. идеи неокатастрофизма – мутационизма еще не получили того интенсивного развития, которое они испытали в самом начале XX в., после работ Г. де Фриза.

3.17.6. Особенности развития эволюционной теории в России

Эволюционная теория в форме учения Дарвина получила широкое распространение в России и победила еще в течение 60-х годов. Выступая на 7-м съезде русских естествоиспытателей и врачей в 1883 г., А. О. Ковалевский говорил, что дарвинизм был принят в России так быстро и без особой борьбы потому, что не встретил «твердо установившихся старых традиций», как это имело место в естествознании Западной Европы, а также из-за того, что его появление совпало с «пробуждением общества» после Крымской войны и приветствовалось ее прогрессивными слоями, т. е. революционными демократами—«шестидесятниками».

Характеризуя развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов, К. А. Тимирязев писал, что такие ученые, как Менделеев, Бутлеров, Ценковский, Ковалевский, Мечников, Сеченов, Столетов, Бабухин и другие, в каких-нибудь 10–15 лет выдвинули русскую науку в общеевропейскую семью, вошли в нее «уже не в качестве учеников, а полноправными деятелями, а порою и намечающими путь руководителями». В начале XX в. И. И. Мечников подчеркивал, что руководящей мыслью большей части биологических работ, произведенных в России в течение истекшего полувека, было учение Дарвина.

Надо сказать, что сам К. А. Тимирязев был не только наиболее последовательным пропагандистом и защитником дарвинизма в России, но и его теоретиком, сумевшим уточнить определения многих важных понятий теории Дарвина и этим самым в ряде пунктов углубить ее. Позднее выдающую-

ся роль в распространении, защите и в уточнении отдельных проблем дарвинизма сыграли такие биологи, как М. А. Мензбир, Н. А. Холодковский, В. М. Шимкевич. С позиций дарвинизма выступали многие биологи России (Н. А. Северцов, С. А. Усов, М. Н. Богданов, В. В. Заленский, В. А. Вагнер, Г. Зейдлиц, Д. Н. Анучин и др.), а также многие палеонтологи (А. П. Павлов, М. В. Павлова, С. Н. Никитин, В. П. Амалицкий и др.). Русские биологи стремились разработать еще неясные вопросы, дополнить и углубить важные разделы дарвинизма. Особенно много усилий было сделано в области учения о борьбе за существование. Впервые были предложены рациональные классификации форм борьбы за существование и отнесено различие между конкуренцией (соревнованием) и прямой борьбой, обсуждена роль перенаселения в эволюции (Тимирязевым, Бекетовым, Мечниковым), разработано представление о взаимопомощи как факторе эволюции (неосновательно противопоставленное в работах К. Ф. Кесслера и П. А. Кропоткина учению о борьбе за существование).

Конечно, как и в других странах, в России было немало и антидарвиновских выступлений. Антидарвинисты в России выступали с клерикальных, виталистических, телеологических позиций, а также с позиций механоламаркизма и мутационизма. Тем не менее влияние идей дарвинизма на умы русских биологов значительно превосходило суммарное влияние всех других концепций эволюции. И в этом заключается едва ли не самая главная особенность развития эволюционной теории в России. Если в 60-е годы расцвет дарвинизма в России прежде всего объяснялся социальными процессами и общими идейными сдвигами, то в последующие десятилетия – деятельностью плеяды великих дарвинистов и, в особенности, воздействием работ К. А. Тимирязева.

3.17.7. Гипотеза «органического», или «совпадающего», отбора

В 1896–1897 гг. зоопсихологи Дж. Болдуин, Ллойд Морган и палеозоолог Г. Осборн независимо друг от друга впервые сформулировали представление о механизме фиксации «не наследственных изменений» (т. е. адаптивных модификаций или онтогенетических и функциональных адаптаций).

Ход рассуждений авторов обсуждаемой гипотезы был следующим. Если какая-нибудь реакция поведения или же морфологическая особенность, возникшие в порядке онтогенетической или функциональной адаптации, оказывается полезной, ее берет «под охрану» естественный отбор. Если эта полезность реакции или признака сохраняется длительное время, то становится очень вероятным возникновение наследственных изменений, совпадающих по своему проявлению с такими реакциями или признаками, т. е. появляются мутации, которые впоследствии получили наименование «генокопий» той или иной адаптивной модификации. Далее, генотипы, способные производить фиксированные формы, постепенно замещают в популяции генотипы, обладающие лабильной, обратимой формой этого же приспособления. Наконец,

наступает момент, когда обратимая (модификационная) форма проявления адаптации полностью заменяется фиксированной формой, т. е. происходит как бы процесс наследования приобретенного признака. Однако ламаркистской здесь является только видимость процесса, а его сущность состоит в появлении «совпадающих» мутаций и в селективном вытеснении из популяции форм, адаптации которых основаны на адаптивных модификациях.

В прошлом веке эти гипотезы не имели успеха, так как казались какими-то промежуточными теориями между дарвинизмом и ламаркизмом. На самом же деле гипотезы органического, или совпадающего, отбора были попытками решить проблему с дарвинистских позиций. Идеи Болдуина, Ллойд Моргана и Осборна были впоследствии развиты И. И. Шмальгаузенем и другими биологами в теории стабилизирующего отбора.

3.17.8. Первые экспериментальные доказательства эффективности естественного отбора

Развитие эволюционной теории в первую очередь зависело от степени изученности главных законов эволюции, т. е. ее движущих сил. Но случилось так, что после победы эволюционизма в течение почти 40 лет, т. е. до конца XIX в. движущие силы эволюции, не исследовались глубже, чем это сделал Дарвин. Как сторонники, так и противники дарвинизма много спорили о значении борьбы за существование и естественного отбора, принимали или отвергали эти принципы для объяснения тех или иных приспособлений, но сами эти принципы не исследовали. Наука того времени еще не располагала прямыми данными как о существовании самого механизма естественного отбора в природе, так и о тех исключительных функциях, которые приписывались ему дарвинистами. Накапливались только косвенные доводы в пользу существования отбора в природе. Первые эксперименты по исследованию механизма действия естественного отбора были проведены лишь в самом конце XIX в.

Следует особо остановиться на исследованиях сильной традицией школы английских зоологов-дарвинистов, которая, начиная с работ Г. Бэтса, А. Уоллеса и Е. Паультона, в течение целого века настойчиво исследует эволюцию окрасок животных под воздействием естественного отбора. Паультон Е. и Сандерс еще в 1898 г. сообщили о первых опытах с моделированием естественного отбора на бабочке крапивнице (*Vanessa urticae*). Несколько сот ее куколок было положено на кору, изгородь, стены и листья крапивы. Регистрация их истребления птицами показала, что крапива действительно служит лучшим, наиболее защищающим фоном. Так была подтверждена возможность селекционного происхождения покровительственной окраски.

В этом же 1898 г. В. Уэлдон опубликовал результаты многолетнего исследования популяции крабов (*Carcinus maenas*) из бухты Плимута в Англии. Было замечено, что после постройки мола ширина головогруды этих крабов достоверно уменьшилась. Автор показал, что это изменение явилось следст-

вием избирательной гибели крабов из-за загрязнения жаберной полости илом, поднимаемым со дна винтами пароходов и застаивающимся в огражденной бухте. Далее в специальном аквариуме им был поставлен опыт, в котором 248 отловленных крабов жили в условиях постоянно взмученного ила. Оказалось, что у 154 погибших экземпляров жаберные полости были забиты илом. Биометрические измерения показали, что у выживших относительная ширина головогруды была меньше, чем у погибших, т. е. изменение этого признака в опыте моделировало процесс, обнаруженный в природе.

В 1898 г. после сильной снежной бури на севере США Г. Бэмпес нашел 136 окоченевших воробьев, из которых 72 ожили, а 64 погибло. Отвечая на вопрос, является ли буря агентом отбора, Бэмпес установил, что погибшие птицы в среднем были длиннее и тяжелее выживших (при сравнении одновозрастных). Уцелевшие имели более длинную грудину. Таким образом, выжили, в общем, более мелкие экземпляры с относительно мощной грудной мышцей, т. е. с лучшими полетными данными и с лучшей защитой внутренних органов.

Подведем некоторые самые общие итоги развития эволюционной теории в течение 40-летнего периода после выхода «Происхождения видов».

Во-первых, была низвергнута веками господствовавшая в биологии доктрина неизменяемости видов. Этим самым был разрушен миф о сотворении органических форм, и идеологии креационизма был нанесен непоправимый удар. Со второй половины 60-х годов эволюционная идея уже безраздельно господствует в биологии, а рецидивы креационизма становятся редким явлением и уже не рассматриваются в рамках науки.

Во-вторых, эволюционная идея воплощается в форму исторического метода исследования в биологии, проникает в важнейшие ее отрасли и буквально революционизирует их. В короткие сроки, примерно в течение двух-трех десятилетий, на основе эволюционной идеи и исторического метода в недрах уже сложившихся наук возникают, по существу, новые отрасли биологии – филогенетическая систематика, эволюционная морфология и филогенетическая сравнительная анатомия, эволюционная эмбриология, эволюционная биогеография, эволюционная палеонтология. Идея развития из общей научной абстракции становится отправным пунктом множества конкретных исследований, превратившись в новый могучий руководящий метод научной работы биологов.

В-третьих, учение Дарвина непосредственно стимулировало формирование таких новых отраслей биологии, как экология и биоценология, а также усиленный научный поиск в исследованиях явлений изменчивости и наследственности. В результате еще до возникновения генетики как самостоятельной науки это привело к созданию таких новых методик, как биометрический анализ, к большому оживлению экспериментальных работ по гибридизации, по изучению закономерностей наследования и изменчивости признаков, а также к формированию множества гипотез, в которых сущность наследственности связывалась с разными материальными образованиями в клетке, в частности с хромосомным аппаратом. В XIX в. эти работы еще рас-

сматривались в качестве раздела эволюционного учения, но уже созрели все предпосылки для выделения генетики в особую науку.

Таким образом, в течение рассматриваемой эпохи коренным образом изменилась вся структура биологии, усилились процессы ее дифференциации и выделения новых отраслей. Сложился новый комплекс биологических наук, порожденный и возглавляемый эволюционной теорией. Именно она теперь становится главной интегрирующей силой в биологии. Глубоко преобразовались старые отрасли биологии; из недр самой эволюционной теории выросли науки, изучающие отдельные факторы эволюции. В результате коренных преобразований взаимосвязь эволюционной теории с различными отраслями биологии не только усилилась, но и усложнилась, а предмет эволюционной теории постепенно изменялся. Правда, в XIX в. изучение таких факторов эволюции, как изменчивость, наследственность, динамика численности, миграции, изоляция, онтогенетические и функциональные адаптации и т. п., еще целиком входило в состав эволюционной теории.

В-четвертых, одним из центральных научных событий этого периода, которое по своему значению вышло далеко за пределы не только эволюционной теории, но и биологии в целом, было распространение дарвинизма, происходившее в напряженной борьбе между дарвинизмом и антидарвинизмом. В процессе этой дискуссии накапливались новые данные, свидетельствовавшие о том, что такие решающие биологические проблемы, как органическая целесообразность, единство прерывистости и непрерывности в структуре живой природы, неполнота геологической летописи, происхождение видов и более крупных таксонов, необратимость эволюции и повышение организаций могут быть научно решены только с позиций дарвинизма.

В-пятых, развитие эволюционной теории на основе дарвинизма позволило создать методы не только для восстановления процесса эволюции, как он осуществлялся в прошлом и обнаружения родственных связей между современными формами животных и растений (изучение филогенеза), но и для генетико-селекционных работ, а также для исследования процессов эволюции, совершающихся каждодневно (то, что в современной биологии получило название процессов микроэволюции).

В-шестых, развитие эволюционной теории на основе дарвинизма играло огромную, часто решающую роль в распространении и укреплении не только стихийного естественно-научного материализма, но и сознательного воинствующего материализма с сильными элементами диалектики. Дарвинизм позволял не просто отвергнуть телеологию (как это делали представители механистического материализма), а создать новую, «рациональную» телеологию. Представление об относительности органической целесообразности, основанное на изучении функции естественного отбора, позволило не только понять причины достигнутого уровня совершенства адаптации, но и причины существования несовершенного. Дарвинизм позволял отбросить основанную на идее подвижного равновесия грубо механистическую теорию эволюции путем прямого приспособления правильно оценить значение

функциональных приспособлений, т. е. так называемых ненаследственных изменений.

Вместе с тем нельзя забывать, что борьба вокруг проблем эволюционной теории во второй половине XIX в. в сущности только начиналась. Дальнейшее развитие эволюционной теории было бы невозможно без фундаментальной разработки закономерностей, присущих тем отдельным факторам эволюции, которые изучались только зарождающимися в те времена экологией и биоценологией, не говоря уже о генетике и популяционной биологии – детях 20-х годов.

В конце XIX в. биология обладала еще очень скудными знаниями о структуре вида, его географических, экологических и генетических подразделениях, о внутривидовых отношениях и видообразовании, о закономерностях прогрессивной эволюции. Существенное развитие знаний в этих областях произошло уже в XX в. и при том только после довольно ложных и противоречивых процессов, которыми характеризовалось развитие эволюционной теории в первые десятилетия XX в.

ГЛАВА 4. СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ (С СЕРЕДИНЫ XIX В. ДО НАЧАЛА XXI В.)

4.1. Изучение физико-химических основ жизни

Формирование биологической химии как самостоятельной дисциплины в системе биологических наук было длительным и сложным процессом. Современная биологическая химия сформировалась на рубеже XIX и XX вв. Основными факторами ее формирования было развитие химии важнейших природных соединений – жиров, углеводов и особенно белков, первые успехи энзимологии, разработка основных положений о многоступенчатости обмена веществ и роли ферментов в этих процессах. Главной целью биологической химии стало изучение методами химии не суммарных процессов обмена веществ, а превращений в организме каждого отдельного соединения и разработка представлений о деталях обменных процессов в их совокупности.

В первой половине XX в. были сделаны кардинальные открытия, позволившие построить общую схему обмена веществ, установить природу ферментов и исследовать их важнейшие свойства, значительно расширить знания о других биологически активных соединениях. В 40–50-е годы быстрыми шагами пошло развитие и усовершенствование биохимических методов исследования. В настоящее время **биохимия** определяется как «наука, изучающая состав организмов, структуру, свойства и локализацию обнаруживаемых в них соединений, пути и закономерности их образования, последовательность и механизм превращений, а также их биологическую и физиологическую роль».

Биохимические исследования охватывают очень широкий круг проблем: по существу сейчас нет ни одной отрасли теоретической или прикладной биологии и медицины, которая не была бы теснейшим образом связана с биохимией.

4.1.1. Первые попытки создать специфическую физику и химию живого

В то время как виды на протяжении их изучения постоянно подвергались классификации, наука о жизни получила новое и исключительно плодотворное направление. Химия вступила в свой революционный период, и химики начали применять технологии к живым организмам так же, как и к неживым системам. То, что эти понятия находят практическое применение, доказала *теория пищеварения*.



Переработка пищи животными организмами – процесс, относительно открытый для исследования. Он происходит не внутри самих животных тканей, а в пищеварительных каналах, выходящих во внешний мир. Этот процесс проходит непосредственно через ротовую полость. В XVII в. горячо обсуждался вопрос о том, является ли пищеварение *физическим* процессом (как полагал Борелли), при котором желудок перемалывает пищу, или *химическим*, при котором желудок изменяет ее химически посредством желудочных соков (как полагал Сильвиус).

Французский физиолог *Рене Антуан де Реомюр* (1683—1757) исследовал способы тестирования. В 1752 г. он провел эксперимент: поместил сырое мясо в малый металлический цилиндр, открытый с обоих концов, но с защитной металлической сеткой (мясо не могло вывалиться), и скормил цилиндр коршуну. Через металлическую сетку мог проникать желудочный сок. Металл цилиндра защищал мясо от любого механического воздействия. Обычно коршуны отрыгивают любое инородное тело, оказавшееся в пищеводе, аналогичным образом поступил и подопытный коршун. При анализе мясо, находившееся в цилиндре, оказалось частично разложившимся.

Реомюр не остановился на достигнутом: он скормил коршуну губку, из которой после отрыгивания были выделены пропитавшие ее желудочные соки. Их смешали с мясом. Мясо медленно, но разложилось под действием соков. Таким образом, спорный вопрос был прояснен. Пищеварение было объявлено процессом *химическим*, а значение химии в жизни сильно возросло.

В XVIII в. *ван Гельмонт* начал интенсивно изучать газы. Необходимость изучения давно назрела. Английский ботаник и химик *Стивен Хейлз* (1677–1761) стал одним из основателей физиологии растений, он первым выяснил, что большой вклад в питание растений вносит *двуокись углерода*. В 1774 г. *Джозеф Пристли* (1733–1804) открыл газ, названный *кислородом* и обнаружил экспериментально, что им приятно и легко дышится и что, в частности, подопытные мыши исключительно резвы, будучи помещены в кислород под колокол. Далее последовало открытие, что растения увеличивают содержание кислорода в воздухе. Голландский физиолог *Жан Ингенхуз* (1730–1799) дополнил его открытием, что растения производят кислород и поглощают углекислый газ только на свету.

Величайшим химиком XVIII в. стал француз *Антуан Лоран Лавуазье* (1743–1794). Он подчеркивал важность точных измерений и использовал их для разработки *теорию горения*, которой с тех пор пользуются в химии. По этой теории, горение – это процесс химического соединения горючего материала с кислородом воздуха. Он также доказал состав воздуха: кроме кислорода, в него в основном входит азот – газ, не поддерживающий горения.

«Новая химия» Лавуазье положила начало практическому приложению химии. Когда под колоколом горит свеча, потребляется кислород воздуха и возрастает содержание углекислого газа. Последнее вещество образуется посредством соединения кислорода с углеродом. Как только содержание кислорода под колоколом падает до критически низкого, свеча гаснет. Аналогична ситуация с животной жизнью. Мышь, помещенная под колпак, потреб-

ляет кислород и производит углекислый газ; последний образуется в результате соединения углерода тканей с кислородом. Поскольку содержание кислорода внутри колпака падает, мышь погибает от удушья. Если оценить эту ситуацию в целом, то растения потребляют углекислый газ и производят кислород, а животные, наоборот, потребляют кислород и производят углекислый газ.

Таким образом, вместе растения и животные поддерживают химическое равновесие, и в обозримом будущем соотношение в атмосфере кислорода (21 %) и углекислого газа (0,03 %) останется стабильным.

Поскольку свеча и животное воздействовали на суммарную атмосферу под колпаком одинаково, Лавуазье резонно предположил, что *дыхание* является *формой горения*. Таким образом, когда потребляется определенное количество кислорода, выделяется определенное количество тепла – будь то свеча или мышь. Хотя измерения были, принимая во внимание возможности XVIII в., достаточно грубыми и приблизительными, но они подтверждали теорию.

Тем самым был нанесен мощный удар по механистическому пониманию жизни: выяснилось, что в живой и неживой природе идут одни и те же химические процессы. Однако тем очевиднее становилось, что живой и неживой природой управляют одни и те же законы, на чем настаивали сторонники механистической теории.

Точка зрения Лавуазье укрепилась по мере развития физики в первой половине XIX в. В то время тепло и тепловая теория исследовались несколькими учеными, чей интерес был «подогрет» растущим значением парового генератора. Тепло можно было заставить совершать работу, с ним связаны и другие физические явления: например, падение тел, течение воды, движение воздуха, свет, электричество, магнетизм и т. д. В 1807 г. английский физик *Томас Янг* (1773–1829) предложил для представления обо всех этих явлениях термин «*энергия*» (от греч. «работа, совершаемая изнутри»).

Физики первой половины XIX в. занялись изучением того, каким образом одна форма энергии может трансформироваться в другую; производили точные измерения таких изменений. К 1840-м годам, по меньшей мере, трое ученых выдвинули концепцию «*сохранения энергии*». Это были: англичанин *Джеймс Прескотт Джоуль* (1818–1889) и немцы *Юлиус Роберт фон Мейер* (1814–1878) и *Герман Людвиг Фердинанд фон Гельмгольц* (1821–1894). В соответствии с этой концепцией, одна форма энергии свободно переходит в другую; однако общее ее количество в процессе перехода нельзя ни увеличить, ни уменьшить.

Для такого общего закона, основанного на широком разнообразии точных измерений, было бы естественным базироваться как на примерах живой природы, так и неживой. Тот простой факт, что ни одно живое существо не может поддерживать жизни, не черпая энергию из пищи, доказывал, что энергия не получается «из ничего». Растения не едят и не дышат аналогично животным, однако они черпают энергию из света.

Именно Мейер установил, что источником разных форм энергии на Земле являются радиация и тепло Солнца; аналогично растениям, потребляющим энергию Солнца непосредственно, животные организмы потребляют ее же в виде пищи. Прямым источником энергии для растений и – через растения – для животных является *энергия Солнца*.

Эти смутные догадки росли в числе и утверждались, пока во второй половине XIX в. не было доказано, что *закон сохранения энергии* так же строго приложим к живой природе, как и к неживой.

4.1.2. Создание теорий химического строения, жиров, углеводов и белков

Такие вещества, которые содержатся в почве, море, воздухе, тверды, стабильны и неизменны. Вода, будучи подогретой, закипает и испаряется, но пар вновь можно остудить и превратить в воду. И железо, и соль можно перевести в жидкое состояние, как и вновь, сделать твердыми. В то же время вещества, получаемые из живых организмов – растений, например, сахар, бумага, растительное масло, характеризуются теми же непрочностью и нежностью консистенции, которыми обладали их содержащие организмы. При нагревании они дымятся, сгорают и тем самым претерпевают необратимые изменения; дым и пепел бумаги не обратятся в бумагу вновь. Значит, можно предположить, что мы имеем дело с двумя различными вариациями материи.

Шведский химик *Берцелиус* ([рис. 4.1.1](#)) предложил в 1807 г. вещества, получаемые из живых (либо когда-то бывших живыми) организмов, называть «*органическими веществами*», а иные – «*неорганическими веществами*». Он предположил, что в то время как возможно конвертировать (и достаточно легко) органические вещества в неорганические, обратное изменение невозможно. Чтобы это изменение произошло, должна присутствовать некая живая сила, которой характеризуется лишь живая материя.



Рис. 4.1.1. Йене Якоб Берцелиус (1779 –1848)

Такая точка зрения, однако, долго не просуществовала. В 1828 г. германский химик Фридрих Веллер (1800–1882) при исследовании цианидов нагревал цианат аммония, считавшийся неорганическим компонентом, и обнаружил, к своему изумлению, в продукте реакции кристаллы мочевины. Мочевина была главным твердым составляющим человеческой мочи и определено органическим компонентом.

Это открытие воодушевило других ученых на то, чтобы синтезировать органические вещества из неорганических, и вскоре пришел успех. Французский химик *Пьер Эжен Марселей Бертло* (1827–1907) окончательно разрушил стену между органическими и неорганическими веществами. Он синтезировал некоторые хорошо известные органические вещества, например метиловый спирт, этиловый спирт, метан, бензол, ацетилен, из чисто неорганических веществ.

С развитием соответствующих аналитических методик в первых декадах XIX в. химики обнаружили, что органические вещества состоят главным образом из *углерода, водорода, кислорода и азота*. Вскоре они выявили и последовательность сочетания атомов, при котором эти вещества приобретают свойства органической субстанции.

Во второй половине XIX в. появилось уже множество синтезированных органических веществ; органическая химия не оставалась более наукой о веществах, образованных жизненными формами. Однако деление химии как науки на две части оставалось; только органическая химия стала именоваться «химией углеродных соединений». Жизнь как таковая уже не связывалась с ней.

В 1827 г. английский физиолог *Уильям Прут* (1785-1850) впервые назвал группы сложных органических соединений, содержащихся в живых организмах: *гидрокарбонаты* (углеводы), *липиды* (жиры), *протеины* (белки). Гидрокарбонаты, включающие сахара, крахмалы, целлюлозу, составлены из углерода, водорода и кислорода, как и липиды (включающие жиры и масла). Гидрокарбонаты, впрочем, относительно богаты кислородом, в то время как липиды бедны им. Гидрокарбонаты либо растворимы в воде, либо растворимы первоначально в кислотах, в то время как липиды нерастворимы в воде.

Решение проблемы строения и синтеза жиров связано с именем М. Бертло. Начав исследования глицерина и его производных, он установил в 1854 г., что глицерин является многоатомным спиртом. Бертло синтезировал его моно-, ди- и триацетаты. Синтезировав затем ряд аналогичных эфиров, он окончательно установил, что природные жиры представляют собой сложные эфиры жирных кислот ([рис. 4.1.2](#)).

Гораздо более сложным оказалось исследование строения другой группы природных веществ – сахаров. Наибольший успех в исследованиях углеводов выпал на долю немецкого химика *Эмиля Фишера* ([рис.4.1.3](#)). В 1890 г. он предложил простую номенклатуру углеводов. Используя открытый им фенилгидразин, Фишер разработал метод превращения альдогексоз в кетогексозы, например, глюкозы во фруктозу, позволивший установить различия и тождество конфигураций групп СНОН у различных гексоз.

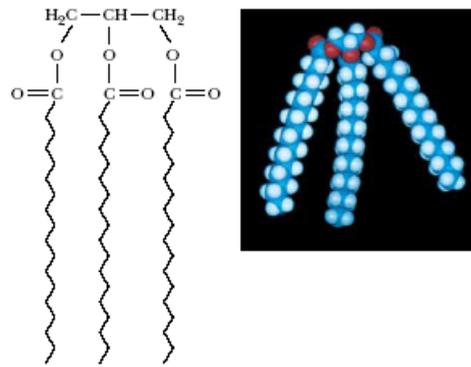


Рис. 4.1.2. Тристеарин – пример триацилглицерола (природного жира)



Рис. 4.1.3. Эмиль Херманн Фишер (1852–1919)

В продуктах конденсации, полученных по Бутлерову и Лёву, Фишер открыл D, L-фруктозу, для получения которой он разработал новый метод – синтез из формальдегида и глицеринового альдегида в присутствии щелочи. Фишер разработал также ряд других методов синтеза альдогексоз, полностью подтвердивших выдвинутые им представления о строении сахаров (Нобелевская премия, 1902).

После изучения углеводов и исследований соединений *пуриновой* группы (аденин, гуанин, мочева кислота, кофеин, теобромин, гипоксантин и др.) Фишер приступил к анализу аминокислот и белков.

Протеины, однако, наиболее сложные из этих трех групп, наиболее легко разрушаемы, а также являют собой самую характеристику жизни. Протеины содержат азот и серу, а также углерод, водород, кислород и, хотя обычно растворимы в воде, коагулируют и становятся нерастворимыми при общем нагревании. Поначалу их называли альбумино-подобными веществами, поскольку единственным общеизвестным примером был белок куриного яйца (по-латински «альбумин»).

Приступая к систематическому изучению белков, Э. Фишер исходил из представления, что белки построены только из *аминокислот*, и попытался доказать наиболее вероятное, с его точки зрения, амидное соединение аминокислотных остатков. Он разработал метод разделения смесей аминокислот (так называемый *эфирный метод*) и использовал его для выделения и идентификации отдельных аминокислот из продуктов кислотного, щелочного или ферментативного разложения белков. После этого он перешел к решению ключевого вопроса о характере связей отдельных аминокислот в молекуле белка. Фишер пошел при этом по новому пути. Вместо применявшегося ранее исключительно аналитического метода исследования он использовал метод синтеза: он добивался получения из аминокислот все более и более сложных соединений и пытался их идентифицировать с продуктами частичного распада белковой молекулы – пептонами. Разработав в течение 1902—1919 гг. несколько методов синтеза соединений аминокислот, так называемых пептидов и полипептидов различного строения, среди которых был, в частности, октадекапептид, состоящий из 18 аминокислотных остатков, Фишер доказал, что основным типом связи аминокислот в молекуле белка является амидная связь между аминогруппой одной аминокислоты и карбоксилком другой. Эту связь Фишер назвал *пептидной* (рис.4.1.4). Пептидная теория удачно объяснила многие основные свойства белковых веществ – как химические и физико-химические, так и биологические.

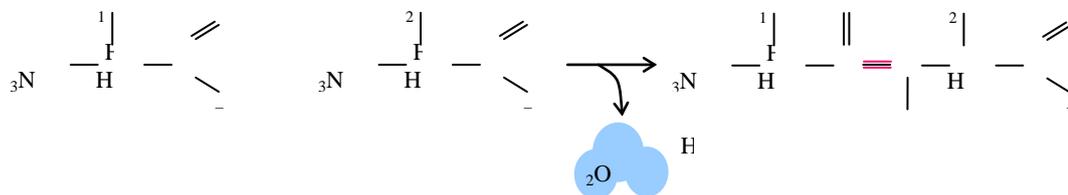


Рис. 4.1.4. Образование пептидной связи в белках

Развивающаяся органическая химия также внесла вклад в эволюционную концепцию. Все виды живых организмов состоят из тех же самых классов органических веществ: гидрокарбонатов, липидов, протеинов. Они различаются от вида к виду, но различия малы. Образно выражаясь, кокосовая пальма и корова – существа совершенно разные, но масло кокосовое и коровье отличаются лишь в некоторых деталях.

Более того, ученым в середине XIX в. стало ясно, что сложную структуру гидрокарбонатов, липидов, протеинов можно в процессе пищеварения разложить на относительно простые «кирпичики». Эти кирпичики одни и те же для всех видов, и все отличия сосредоточиваются в способе их комбинации. В процессе потребления одним организмом других (процессе пищеварения) кирпичики складываются в сложные вещества, которые и составляют суть питания.

С химической точки зрения, жизнь во всех вариациях, несмотря на разительные внешние различия, одна и та же. А если так, то эволюционные изменения одних видов в другие – дело деталей, и эта точка зрения утвердила правдоподобность *эволюционной концепции*.

4.1.3. Появление калориметрии

Ю. Либих полагал, что гидрокарбонаты и липиды – горючие вещества организма, так же как они бывают горючими, будучи брошены в огонь. Это символизировало продвижение взглядов Лавуазье, выработанных полвека ранее. Лавуазье говорил об углероде и водороде, а сейчас можно было более специфично говорить о гидрокарбонатах и липидах – и те и другие состоят из углерода и водорода (плюс присоединенные радикалы кислорода).

Взгляды Либиха воодушевили других ученых на попытки определить, соответствует ли количество тепла, полученное от такого «топлива», аналогичному, если топливо будет сожжено вне тела, в окружающем пространстве. Со временем методики стали более тонкими, эксперимент усложнялся.

Устройства, которые позволяли бы измерить количество тепла, полученного от сожженных органических компонентов, были разработаны в 1860–х годах. Бертло использовал такое устройство (*калориметр*) для измерения тепла, произведенного сотнями реакций. В обычном калориметре горючее вещество смешивается с кислородом в закрытой камере и смесь взрывается электрическим взрывателем. Камера окружена водой. Вода поглощает тепло, полученное при взрыве, и в зависимости от повышения температуры воды можно определить количество выделившегося тепла ([рис.4.1.5](#)).

Немецкий физиолог Карл фон Войт (1831–1908), ученик Либиха, совместно с химиком Максом фон Петтенкофером (1818–1901) с помощью калориметрии показали, что у живой ткани нет иного источника энергии, чем тот, что наполняет неживую природу. Макс Рубнер (1854–1932), ученик Войта, доказал, что гидрокарбонаты и липиды – не единственные виды топлива для организма. Молекулы протеина также могут служить топливом после того, как от них отняли азот. В 1894 г. он показал, что количества тепла, выделяемые при поедании пищи и при обычном ее сжигании, практически одинаковы. Закон сохранения энергии выполнялся как для живой, так и для неживой природы – значит, витализм был разгромлен.

Эти новые изыскания тут же были поставлены на службу медицине. Немецкий физиолог Адольф Магнус – Леви (1865–1955) измерил минимальный выход энергии у человека и обнаружил, что при заболевании щитовидной железы этот выход энергии значительно нарушается. Таким образом, энергетика питания была использована для медицинской диагностики.

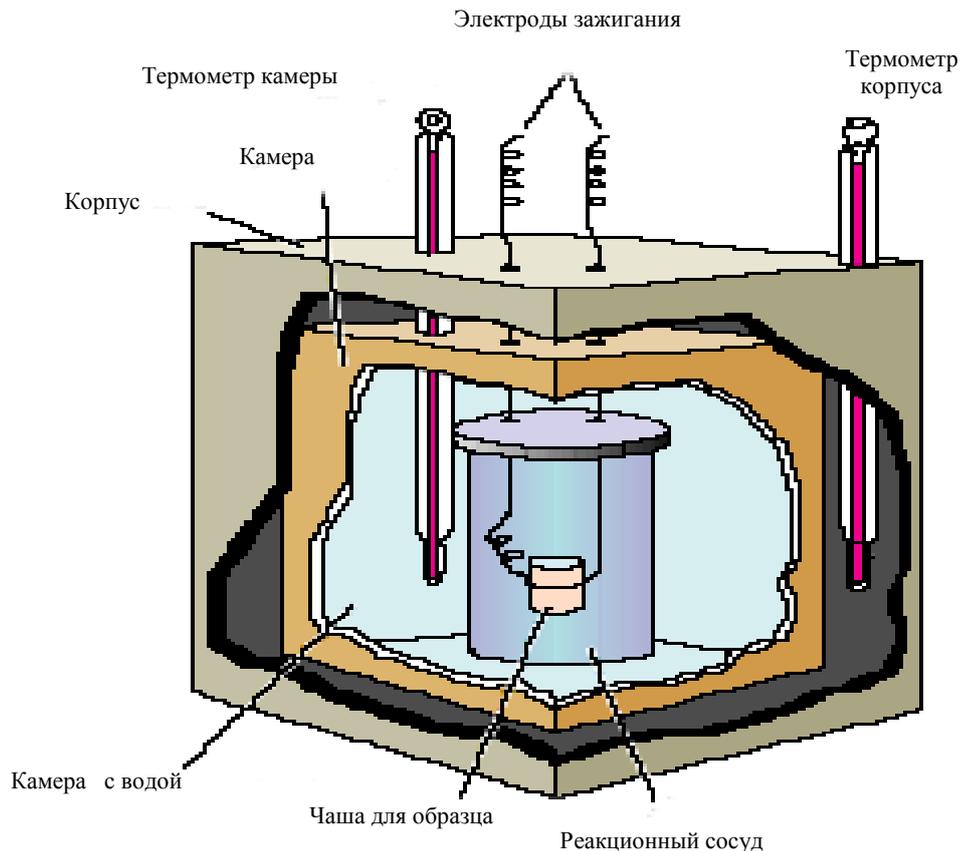


Рис. 4.1.5. Схема калориметра

4.1.4. Первые успехи в изучении природы биокаталитических реакций

Еще в XVIII в. химики осознали, что иногда реакцию можно ускорить при помощи вещества, которое само по себе в реакции участия не принимает. Наблюдения такого сорта накапливались, пока не привлекли серьезного внимания ученых в XIX в.

Русский химик *Константин Готлиб Сигизмунд Кирхгоф* (1764–1833) в 1812 г. показал, что если прокипятить крахмал вместе с разведенной кислотой, то он распадётся до глюкозы – простого сахара. Этого не случится, если кислота отсутствует, и все же кислота как таковая не принимает участия в реакции. Четырьмя годами позже английский химик Гемфри Дэви (1778–1829) обнаружил, что платиновые провода провоцировали соединение спиртов с кислородом. Сама платина в реакции не участвовала.

Эти и другие примеры привлекли внимание *Берцелиуса*, который в 1836 г. предложил для таких явлений термин «*катализ*» (от греч. «разрушение»). Обычно спирт горит в кислороде только после нагревания при высоких температурах, когда возгораются его пары. В присутствии платинового катализатора та же реакция происходит без предварительного нагревания.

В 1833 г., незадолго до Берцелиуса, французский химик Ансельм Паузн (1795–1871) экстрагировал из проросшего ячменя вещество, которое могло

разлагать крахмал до простых сахаров еще быстрее, чем любая кислота. Он дал веществу наименование «диастаз». И диастаз, и другие подобные ему вещества были впоследствии названы **ферментами** из-за преобразования крахмала в сахара: именно этот процесс является ферментацией зерна. Вскоре ферменты были экспериментально получены из животных организмов. Первые из них добывались из желудочных соков. Реамюр показал, что пищеварение – *химический* процесс, и в 1824 г. английский врач *Уильям Прут* (1785–1850) выделил из желудочного сока соляную кислоту. Она была строго неорганическим веществом. Поначалу это поразило ученых, однако в 1835 г. *Шванн*, один из основателей клеточной теории, получил экстракт желудочного сока, который не содержал соляной кислоты, но разлагал мясо быстрее, чем кислота. Это вещество Шванн назвал *пепсином* (от греч. «переваривать»); это и был истинный фермент. Постепенно были открыты и другие ферменты; стало совершенно очевидным, что **ферменты** – это и есть катализаторы процессов, идущих в живых тканях; химики не могли ранее синтезировать некоторые вещества, производимые в этих тканях, поскольку не имели в своем арсенале таких катализаторов.

Ферменты были разделены на две группы: *неорганизованные ферменты*, работающие также вне клетки, например пепсин; *организованные ферменты*, работающие только внутри клетки, которые заставляли дрожжи превращать сахар в алкоголь.

В 1876 г. немецкий физиолог *Вильгельм Кюн* (1837–1900) предложил использовать слово «фермент» только для процессов, требующих присутствия живого материала. Те ферменты, которые, будучи выделенными, могли работать вне клетки, он предложил называть **энзимами** (от греч. «дрожжи»).

В 1897 г. *Эдуард Бюхнер* (1860–1917) растер клетки дрожжей с песком до полного уничтожения, а затем профильтровал полученный материал, выделив клеточный дрожжевой сок. Ученый предполагал, что этот сок не обладает ферментирующей способностью. Он добавил сок к сахару и, к своему изумлению, обнаружил, что сахар начал медленно ферментироваться, хотя вся смесь была абсолютно неживой. Бюхнер продолжил эксперименты, убивая дрожжи спиртом, и обнаружил, что мертвые клетки дрожжей ферментируют сахар так же, как и живые.

Изучая строение сахаров, *Э. Фишер* начал в 1894 г. ряд исследований, касающихся действия на них ферментов. Он убедился, что разные субстраты по-разному атакуются ферментами, а последние, в свою очередь, обладают избирательностью при действии на различные субстраты. В итоге он пришел к открытию **специфичности действия ферментов**. Это открытие сделало возможным изучение пределов действия ферментов и внесло гораздо большую определенность в характеристики отдельных катализируемых ферментами реакций и самих ферментных систем.

Исследования Фишера развивали уже сложившуюся тенденцию химического подхода к исследованиям ферментов. Его знаменитый афоризм о том, что *фермент подходит к субстрату, как ключ к замку* ([рис.4.1.6](#)), способствовал развитию представлений о *стерическом* соответствии между фер-

ментом и субстратом. Под влиянием открытий Фишера шло быстрое проникновение достижений химии биологически важных соединений в *энзимологию*, что привело в итоге к радикальной перестройке всей системы взглядов на методы изучения реакций обмена веществ.

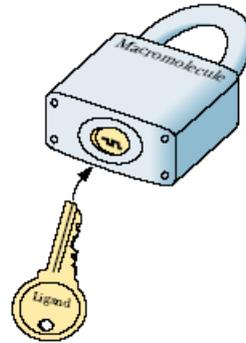


Рис. 4.1.6. Стерическое соответствие между ферментом и субстратом (как ключ к замку)

Ученик Фишера Э. Армстронг в 1904 г. установил, что специфичность проявляется и при торможении ферментативной деятельности аналогами субстрата. Его работы так же, как и исследования А. Брауна (1902), легли в основу гипотез о механизме действия ферментов и образовании *фермент-субстратных комплексов*, что, в свою очередь, позволило развить представления о кинетике и механизме действия ферментов задолго до выделения их в чистом виде. Так, В. Анри (1903) впервые вывел кинетические уравнения ферментативной реакции, а Л. Михаэлис и М. Ментен (1913) разработали первую *кинетическую теорию* действия ферментов (рис.4.1.7).

Успехи органического синтеза после создания А. М. Бутлеровым *теории химического строения*, возникновение стереохимии и совершенствование органического анализа позволили к концу XIX в. развернуть широкие исследования, в результате которых было открыто строение важнейших химических компонентов организма и заложены основы дальнейшего прогресса в изучении обменных процессов.

Но что же сам энзим? Ранее, при недостатке методического инструментария, ученым была видна только его работа. Но какова молекула энзима? Была известна хрупкость молекулы протеина, а энзимы теряют свою активность уже при осторожном нагревании. Был сделан вывод, что энзим – это *протеин*. Доказать обратное взялся авторитетный немецкий химик Ричард Вилстеер (1872–1942), и его мнение убедило многих.

В 1926 г. вновь поднялся вопрос о протеиновой природе энзимов. Американский биохимик Джеймс Батчелор Самнер (рис.4.1.8) экстрагировал энзимы из бобов и назвал энзим *уреазой*: он катализировал разложение мочи на аммиак и двуокись углерода. Выполняя экстракцию, Самнер получил на одном из этапов крошечные кристаллы. Он растворил их и получил раствор с концентрированной уреазной активностью. Эти кристаллы были энзимом и

удовлетворяли всем тестам на протеин. Уреаза оказалась первым энзимом, доступным в кристаллической форме.

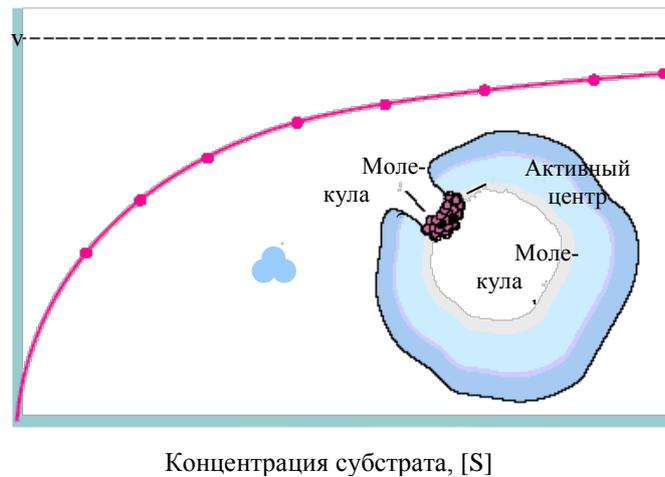


Рис. 4.1.7. Кинетика ферментативной реакции согласно теории Михаэлиса – Ментен

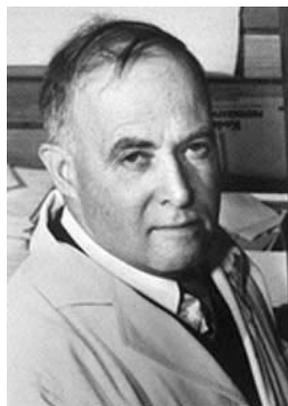


Рис. 4.1.8. Джеймс Батчелор Самнер (1904–1971)

Американский биохимик *Джон Хауарт Нортрон* (1891–1987) в 1930 г. выделил из желудочного сока кристаллический пепсин, протеин, расщепляющий энзим; в 1932 г. он кристаллизовал трипсин, а в 1935 г. – химотрипсин. Оба энзима – протеинрасщепляющие, из поджелудочной железы. Все энзимы доказали свою **протеиновую** природу.

4.1.5. Разработка биохимических основ учения о питании

Еще Гиппократ выдвигал теорию о необходимости сбалансированной и разнообразной пищи для предотвращения заболеваний. В период Великих географических открытий при длительных путешествиях это правило не соблюдалось, свирепствовала цинга. Шотландский врач *Джеймс Линд* (1714–1794) отметил тот факт, что цинга возникает на фоне однообразной пищи и не только при морских путешествиях, но и в осажденных городах и тюрьмах.

В 1747 г. Линд экспериментально подтвердил, что соки цитрусовых культур благотворно влияли на состояние больных цингой, и те удивительно быстро выздоравливали. Капитан Джеймс Кук, великий английский первооткрыватель, поил своих моряков соком цитрусовых в морских путешествиях, в результате чего от цинги у него умер всего один моряк. В 1795 г., после неудачной войны с Францией, командование английского флота приняло решение о введении сока цитрусов в рацион моряков, и цинга покинула английские корабли.

В XIX в. основные открытия в питании касались значения *протеина* и факта, что некоторые протеины полные (в то время как другие, например желатин, неполные) и могут в одиночку поддерживать жизнь. Первым заговорил о важности протеина для жизни французский физиолог *Франсуа Мажанди* (1783–1855). В 1816 г. Мажанди в опытах по кормлению собак беспротеиновой пищей, содержащей сахар, оливковое масло и воду, потерпел неудачу: собаки умерли от голода. Одних лишь калорий не хватало для полноценной работы организма. Кроме того, не все протеины равно полезны. К сожалению, и в опытах, где желатин был единственным протеином, собаки также погибали. Так начиналась тогда наука *диетология*, или изучение состава питания и его связи с жизнью и здоровьем.

Однако объяснение этому пришло лишь с более подробным изучением молекулы протеинов. В 1820 г. сложную молекулу желатина удалось расщепить обработкой кислотой и изолировать простую молекулу так называемого глицина, который относился к аминокислотам. Поначалу предполагали, что глицин – блок, из которого состоит протеин, подобно тому, как простой сахар – глюкоза – строительный материал для сложной молекулы крахмала. Но в XIX в. эта теория уже стала неадекватной. Из разных протеинов удалось выделить другие простые молекулы. Все они были из класса аминокислот, однако различались в деталях. Протеиновые молекулы оказались составленными из *разных* аминокислот.

К 1900 г. было известно уже около дюжины разных аминокислот. Некоторые аминокислоты, оказывается, насущно необходимы для жизни. Первым это показал английский биохимик *Фредерик Гоулэнд Хонкинс* (1861–1947). В 1900 г. он открыл новую аминокислоту, триптофан, и разработал химический тест на ее присутствие. Зеин, протеин, содержащийся в кукурузе, был неполным протеином, поскольку в одиночку не мог поддерживать жизнь. Если к зеину добавить некоторое количество триптофана, жизнь подопытных худо-бедно поддерживалась.

Подобные эксперименты проводили и в первые десятилетия XX в., в результате выявили, какие аминокислоты воспроизводятся материнским организмом и тот факт, что некоторые из них синтезировать невозможно. Именно отсутствие одной или более жизненно важных аминокислот делало протеины неполными, приводило к заболеваниям и смертности.

Таким образом, в число медицинских понятий вошел *фактор питания*, однако вопрос аминокислот, сколь бы важным он ни был для диеты, не стал существенным для медицины. Тайну, оказалось, разрешить легче, чем

представлялось ранее. После выработки концепции существенных аминокислот были открыты другие вещества, необходимые лишь в следовых (малых) количествах.

4.1.6. Открытие витаминов и коэнзимов

После работ Ю. Либиха господствовало убеждение, что три категории питательных веществ – *пластические* (белки), *дыхательные* (углеводы и жиры) и *минеральные* (соли) – способны полностью удовлетворить потребности организма. Были проведены многочисленные исследования рационов, предложены первые химические и биологические принципы определения питательной ценности различных веществ (в частности, опубликованы таблицы питательной ценности множества продуктов) и разработаны представления о химическом и энергетическом балансах организма. В 1898 г. Ч. Лэнгуорти сформулировал «закон питания», согласно которому пища служит двум целям: поставке энергии для поддержания температуры тела и работы и снабжению материалом для построения тела. Было подсчитано даже необходимое соотношение белков, жиров и углеводов как источников энергии (1 : 2,5 : 1).

Но уже в 80-х годах XIX в. было показано, что в отличие от животных, питавшихся естественной пищей, подопытные животные, получавшие смесь очищенных белков, жиров, углеводов и солей, погибали. Было высказано предположение, что искусственные питательные смеси неполноценны из-за отсутствия в них некоторых солей, в первую очередь солей редких элементов.

В 1886 г. голландский врач *Христиан Эйкман* (1858–1930) был командирован на Яву для изучения болезни *бери-бери* (*авитаминоза*). Были причины предположить, что болезнь могла явиться результатом несбалансированной диеты. Японские моряки неизменно страдали от этой странной болезни. В 1880-х годах, когда по приказу японского адмирала к рациону, составлявшему ранее рыбу и рис, были добавлены молоко и мясо, болезнь почти отступила.

Эйкман, будучи поклонником микробиологической теории, полагал, что возбудитель болезни – бактерия. Он привез с собой на Яву выводок цыплят и вознамерился выявить возбудителя в их организмах. Сделать это ему не удалось, но в 1896 г. подопытные цыплята начали погибать от заболевания, по симптомам очень похожего на бери-бери. Эйкман вновь не сумел выявить причин: болезнь исчезла. Восстанавливая историю своих подопытных, Эйкман выяснил, что некоторое время их кормили только рисом из госпитальных запасов, и именно в это время они заболели. Откормив оставшихся в живых коммерческим кормом, специально разработанным для цыплят, их спасли. Вскоре Эйкман убедился, что болезнь как возникает, так и излечивается при смене рациона. Поначалу он не оценил по достоинству важность своих наблюдений. Он предполагал наличие в рисе какого-либо токсина. Его дело продолжили *Хопкинс* и биохимик-поляк *Казимир Фанк*. Каждый независимо

друг от друга предположил, что не только бери-бери, но и такие болезни, как *цинга*, *пеллагра*, *рахит*, бывают вызваны дефицитом каких-то веществ в следовых количествах в рационе ([рис.4.1.9](#)).



Рис. 4.1.9. Больной, страдающей пеллагрой – заболеванием, которое является следствием длительного неполноценного питания (недостаток витамина В₃ и белков, в особенности содержащих незаменимую аминокислоту триптофан)

Под впечатлением того, что почти все пищевые продукты принадлежат к классу веществ, известных под названием амины, Фанк в 1912 г. предложил назвать эти вещества **витаминами** («вита» – жизнь).

Витаминная гипотеза Хопкинса – Фанка появилась вовремя: уже в первой трети XX в. удалось победить некоторые заболевания, просто установив разумный рацион, или *диету*. Австрийско-американский врач Джозеф Голдбергер (1874–1929) показал в 1915 г., что эндемическая болезнь пеллагра, характерная для американского Юга, вовсе не бактериального происхождения. Она была преодолена добавлением молока в рацион больных.

Поначалу о витаминах не было известно ничего, помимо их способности преодолевать и излечивать болезни. Американский биохимик *Элмер Верной Макколлам* в 1913 г. предложил именовать витамины первыми буквами латинского алфавита. Теперь науке известны витамины А, В, С, D, Е, К. Впоследствии выяснилось, что витамин В способен корректировать несколько разных симптомов, поэтому выделили витамины В₁, В₂ и т. д. Именно дефицит В₁ вызывал болезнь бери-бери, а дефицит В₃ – пеллагру. Дефицит витамина С ведет к цинге, а витамина D – к рахиту. Недостаток витамина А становится причиной ухудшения зрения и вызывает ночную слепоту. По мере накопления знаний о витаминах такие заболевания перестали быть серьезной проблемой человечества.

XX в. открывал все новые и новые детали метаболизма клетки. Каждая метаболическая реакция, как выяснилось, катализируется каким-то определенным энзимом. Для того чтобы понять природу метаболизма, нужно исследовать данный энзим. Хэрден в своих исследованиях клеточного метаболизма также приоткрыл завесу тайны над энзимами. Он и еще несколько ученых пришли к заключению, что энзим – очень большая молекула, включающая еще и маленькую молекулу, способную открепиться от большой и пройти через молекулярную мембрану. Эта малая, свободно связанная с большой, молекула была названа **коэнзим**. Структуру коэнзима исследовал в 1920-х годах немецкий химик *Ганс Карл фон Элер-Челпин*. По мере выяснения молекулярной структуры витаминов стало совершенно очевидным, что многие коэнзимы содержат *витаминоподобные* структуры.

Было установлено, что витамины представляют собой те части коэнзимов, которые организм сам не вырабатывает и поэтому должен потреблять с пищей (рис.4.1.10). Без витаминов коэнзимы не формируются; без коэнзимов, в свою очередь, энзимы бывают неэффективны, и метаболизм расстраивается. В результате возникают авитаминозы и болезнь дефицита витаминов.

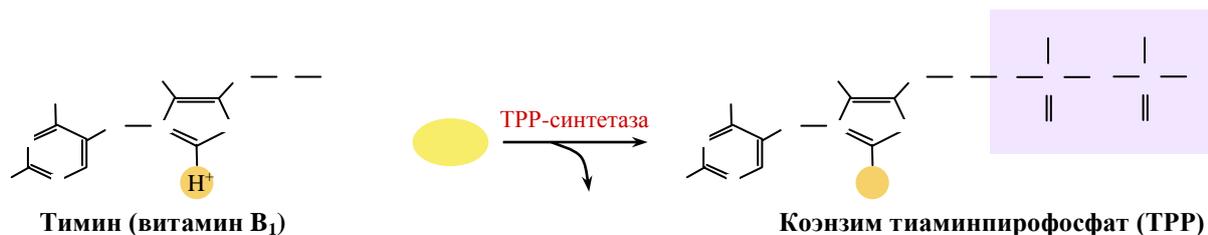


Рис. 4.1.10. Синтез коэнзима тиаминпирофосфата (ТРР) из витамина В₁

Поскольку энзимы представляют собой катализаторы, необходимые организму лишь в небольших количествах, коэнзимы (и витамины) также нужны в небольших количествах. Вот почему *следовые* количества витаминов бывают насущно необходимы. Легко было установить, что организму необходимы следовые количества таких элементов, как медь, кобальт, молибден, цинк.

4.1.7. Открытие гормонов

В 1902 г. два английских физиолога – *Эрнест Генри Старлинг* (1866–1927) и *Уильям Мэддок Бэйлисс* (1866–1924) обнаружили, что если уничтожить все нервные окончания, ведущие к поджелудочной железе, то она все равно будет выполнять свою функцию. Железа начинает производить пищеварительные соки, как только в кишечный тракт поступает кислотное содержимое желудка. Выяснилось, что внутренняя оболочка тонкого кишечника под влиянием желудочной кислоты выделяет вещество, названное Старлингом и Бэйлиссом *секретином*.

Два года спустя Старлинг предложил называть все вещества, выбрасываемые в кровоток эндокринной железой, **гормонами** (от греч. «вызывающий активность»). Гормоны служат для побуждения к деятельности того или иного органа.

Гормональная теория зарекомендовала себя исключительно полезной, поскольку вскоре было обнаружено множество гормонов, поступающих в кровоток в следовых (крайне малых) количествах, которые поддерживают жизненно важный баланс химических компонентов тела либо приносят хорошо контролируемые изменения там, где они необходимы (рис.4.1.11). Японско-американский химик *Йокихи Такамини* (1854–1922) в 1901 г. выделил из адреналиновой железы вещество, которое сейчас называется *эпинефрин* (коммерческое наименование – *адреналин*). Именно адреналин стал первым выделенным с известной структурой и применяемым гормоном.

Обмен веществ в организме является **гормоноконтролируемым**. Магнус – Леви в свое время показал взаимосвязь между изменениями в обмене веществ и заболеванием щитовидной железы. Американский биохимик Эдвард Кальвин Кендалл в 1916 г. выделил из щитовидной железы вещество, названное им *тироксин*. Выяснилось, что производство этого гормона в небольших количествах контролирует общий обмен веществ.

Наиболее показательный результат работы гормонов – взаимосвязь их содержания с заболеванием *диабетом*. Нарушения здесь касаются процесса разложения сахаров для высвобождения энергии, в результате чего происходит резкое повышение содержания сахара в крови. В результате тело освобождается от избытка сахара через мочу, и присутствие сахара в моче является симптомом приближающегося диабета. До XX в. заболевание неизменно приводило к смерти.

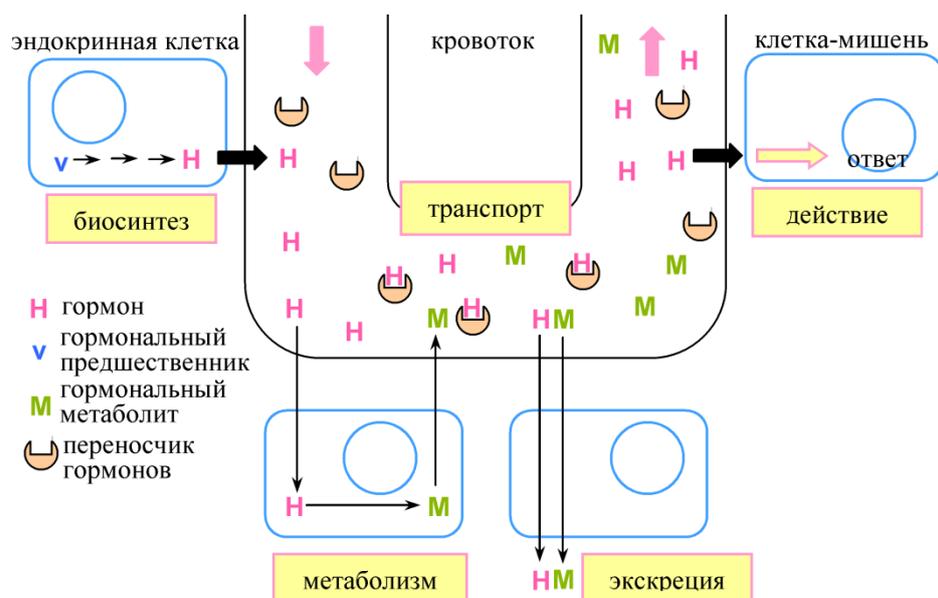


Рис. 4.1.11. Система гормональной регуляции

В 1893 г. у немецких физиологов *Йозефа фон Меринга* (1849–1908) и *Оскара Минковского* (1858–1931) возникло подозрение, что диабет каким-то образом связан с деятельностью поджелудочной железы. При удалении поджелудочной железы у подопытных животных в проведенных учеными опытах диабет развивался стремительно. На основании гормональной теории Старлинга и Бэйлисса было логичным предположить, что поджелудочная железа производит гормон, контролирующий процесс разложения сахара.

Попытки выделить гормон из поджелудочной железы, как Кендалл изолировал тироксин из щитовидной железы, провалились. Конечно, главной функцией поджелудочной железы является производство желудочных соков – таким образом, чтобы в них было большое содержание протеинрасщепляющих энзимов. Если гормон сам по себе является протеином (что было доказано позднее), он разрушится в процессе экстракции.

В 1920 г. канадский физик *Фредерик Грант Бантинг* (1891–1941) провел опыт с перевязыванием поджелудочной железы у животных. Сама железа при этом не удалялась. Аппарат пищеварительных соков при этом дегенерирует, поскольку пищеварительные соки не поставляются; однако порции, которыми гормон выбрасывается в кровь, надеялся Бантинг, останутся эффективными. В 1921 г. он со своим ассистентом Чарлзом Гербертом Вестом проверил свое предположение на практике. Ему удалось выделить гормон **инсулин**. Использование инсулина позволило контролировать развитие диабета, и хотя диабет неизлечим и больным приходится всю жизнь проходить лечение, но жизнь их удается спасти и сделать вполне нормальной.

Впоследствии были выделены и другие гормоны. Половые гормоны (контролирующие развитие вторичных половых признаков в подростковом возрасте и полового цикла у женщин) из яичников и яичек выделил немецкий химик *Адольф Фридрих Йоханнес Бутенандт* (1903–1995) в 1929 г.

Кендалл, первооткрыватель тироксина, а также польский химик Тадеуш Рейхштейн выделили целое семейство *гормонов-кортикоидов* из открытых порций (или кортекса) адреналиновых желез. В 1948 г. один из сотрудников Кендалла, Филип Шоултер Хенч (1896–1965), показал, что один из кортикоидов – кортизон дает положительное влияние на излечение ревматоидного артрита.

Гипофиз – небольшая структура у основания черепа – в 1924 г. был исследован аргентинским физиологом *Бернардо Альберто Хуссеем* (1887–1971). Он показал, что гипофиз имеет связь с процессом разложения сахаров. Позже выяснилось, что у гипофиза есть и другие крайне важные функции. Китайско-американский биохимик *Чао Хао Ли* (род. 1913) в 1930-х годах выделил из гипофиза ряд различных гормонов. Один из них – «гормон роста», контролирующий процесс роста. Когда гормон выделяется в избыточных количествах, рост получается гигантским, когда в недостаточных – наблюдается карликовость ([рис.4.1.12](#)).



Рис. 4.1.12. Гигантизм и карликовость (гипофизарная), обусловленные нарушением синтеза гормона роста (соматотропного гормона, соматотропина)

В настоящее время установлено, что существует сложная *иерархическая* система функционирования гормонов. Наука о гормонах, *эндокринология*, остается крайне сложным аспектом биологии.

4.1.8. Создание новых методов

Развитие новых химических и физических инструментов биологических исследований в первой половине XX в. сделало возможным выявление тонких деталей больших протеиновых молекул, которые являются сущностью жизни. По сути, возникла новая наука на грани физики, химии и биологии, которая исследовала механизм функционирования органических молекул. Эта наука – *молекулярная биология* – стала особо важной после Второй мировой войны.

Радиоактивные изотопы

Методы исследования метаболизма клетки облегчаются использованием *атомов-изотопов*. В первую треть XX в. физики выяснили, что большинство элементов состоит из нескольких изотопов.

Американский биохимик *Рудольф Шенхеймер* (1898–1941) первым осуществил крупномасштабные исследования в биохимии. К 1935 г. был выделен редкий изотоп водорода – *дейтерий*. Он вдвое тяжелее обычного водо-

рода и используется для синтеза молекул жира. Будучи внедрен в ткани лабораторных животных, он дает освещение метаболизму клетки.

К тому времени считалось, что запасы жира в организме в целом неизменны, но было известно, что они мобилизуются в периоды голода. Однако Шенхаймер обнаружил, что к концу четвертого дня ткани подопытных крыс, которым скармливали насыщенный дейтерием корм, содержали лишь его половину. Другими словами, потребленный жир запасался, а запасенный расходовался. Итак, составляющие тела претерпевают постоянное изменение.

Шенхаймер перешел к опытам с *азотом-15*. Им метили аминокислоты. Молекулы аминокислот в организме крыс, как выяснилось, постоянно проходили взаимообмен.

Радиоактивные изотопы позволили американскому биохимику *Мелвину Калвину* детально разработать последовательность реакций фотосинтеза, при котором зеленые растения превращают солнечный свет в химическую энергию и снабжают животный мир пищей и кислородом.

Электрофорез и рентгеновская дифракция

В 1923 г. шведский химик *Теодор Сведберг* (1884–1971) представил новый метод определения размера протеиновых молекул. Этот метод назывался *ультрацентрифугированием*. Термическое движение молекул воды поддерживает молекулы протеина в суспензии: на них не действует сила гравитации; однако при центробежных силах, создаваемых в центрифуге, молекулы протеина оседают. По скорости оседания можно определить молекулярный вес протеина. Протеин средней массы, например гемоглобин, имеет молекулярную массу 67 000. Другие протеиновые молекулы еще тяжелее.

Размеры и сложность протеиновых молекул определяют их электрический заряд. Каждый протеин имеет свой положительный или отрицательный заряд, который меняется в зависимости от изменения кислотности среды.

Если протеиновый раствор поместить в электрическое поле, индивидуальные молекулы протеина движутся либо к положительному, либо к отрицательному электроду с определенной скоростью, заданной силой тока, размерами и формой молекулы и т. д. Скорость у каждого протеина строго своя.

В 1937 г. шведский биохимик *Арне Вильгельм Каурин Тиселиус* (1902–1971) изобрел *метод электрофоретического и хроматографического анализа*. Поскольку каждый компонент раствора движется строго со своей скоростью, их можно разделить. Более того, определенные цилиндрические линзы позволяют видеть изменения дифрагируемого света при прохождении его через раствор. Изменения в рефракции раствора можно сфотографировать. По интенсивности волны света можно подсчитать количество протеина каждого вида в данной смеси. Были подвергнуты электрофорезу и сфотографированы протеины плазмы крови. Их разделили на фракции, включая альбумин, три группы глобулинов. Оказалось, что фракция гамма-глобулина содержит антитела.

Ультрацентрифугирование и электрофорез зависят от свойств протеиновой молекулы, но наиболее эффективен способ *рентгеновской дифракции*. Когда рентгеновский луч проходит через вещество, создается определенное распределение частиц. X-луч фиксируется на фотопленке, и по рассеянию луча можно идентифицировать протеин. По виду рентгеновской дифракции можно делать математические просчеты. В помощь биохимикам как раз в эти годы были разработаны компьютеры. Первой была обчислена молекула не протеина, но витамина. С использованием рентгеновской дифракции и компьютерной обработки впервые в 1960 г. английские ученые Макс Фердинанд Перутц и Джон Коудери Кендрю показали миру трехмерную молекулу миоглобина со всеми наличествующими аминокислотами в ее составе.

Хроматография

Использование физических методов исследования, например дифракции рентгеновских лучей, очень помогает в работе химикам, если предварительно исследована химическая природа составляющих молекулы и получена ее цельная картина. В таком случае физический метод будет направлен на практическое измерение и уточнение.

В случае с протеинами химический прогресс был неспешен. В XIX в. было лишь показано, что молекула протеина состоит из аминокислот.

Но какова структура гораздо более сложных молекул, встречающихся в природе? Какова точная численность каждого типа аминокислот в данной протеиновой молекуле? Прямого ответа на этот вопрос не последовало, поскольку для него предстояло разбить молекулу протеина на смесь индивидуальных аминокислот и определить относительные количества каждого компонента методами химического анализа. В начале XX в. Э. Фишер смог только определить, как именно аминокислоты соединены между собой в молекуле протеина. Для времени, в котором жил Фишер, остальные задачи были невыполнимы. Некоторые из аминокислот достаточно схожи по структуре между собой, а методы не были столь тонкими, чтобы определить их избирательно.

Ответ на проблему пришел с методикой, впервые увидевшей свет в 1906 г. и основанной на трудах русского ботаника *Михаила Цвета* (1872–1919). Он работал с растительными пигментами и нашел способ отделять один от другого нехимически. Ему пришло в голову дать смеси стекать по трубке, опудренной окисью алюминия. Разные субстанции в смеси пигментов прилипали к частицам порошка с различной силой. По мере промывания смеси свежим растворителем компоненты разделялись, осаждаясь: те, которые притягивались с меньшей силой, промылись вниз первыми; в конце концов смесь была разделена на компоненты, каждый со своим оттенком. Ответ был как бы «написан цветом», поэтому автор назвал методику греческим термином «*хроматография*» (буквально: «написано цветом»),

Работа Цвета в то время не вызвала интереса, но в 1920-х годах Вилштеер сделал методику популярной. Хроматография стала широко использо-

ваться для разделения смесей. Необходимая модификация к методике Цвета пришла в 1944 г. и совершила буквально революцию в биохимии. Английские биохимики *Арчер Джон Портер Мартин* (род. 1910) и *Ричард Лоуренс Миллингтон Синг* (1914–1994) разработали методику хроматографии на простой *фильтровальной бумаге*.

Капля смеси аминокислот стекала до конца бумажной полоски, а затем по полоске способом капилляров поднимался специальный растворитель. По мере того как растворитель смачивал высохшие следы смеси, аминокислоты по очереди «поднимались» по бумажной полоске, каждая со своей скоростью. Их положение на полоске определялось наиболее подходящим химическим или физическим методом. Количественный анализ содержания аминокислот можно было провести без особого труда.

Бумажная хроматография завоевала немедленную популярность. Без дорогостоящего оборудования, просто и быстро она позволяла точно разделять сложнейшие смеси. Методика стала приложимой к любой ветви биохимии: в частности, к фотосинтезу по Калвину. В особенности хроматография позволила определять точные количества аминокислот в молекуле данного протеина, будто то была простая молекула обычного вещества. Но этого было недостаточно. Химиков интересовало не просто число аминокислот в молекуле протеина, но их *последовательность*. Число вероятных последовательностей – астрономическое; а, например, в средней по сложности молекуле гемоглобина число разных аминокислот – 500. Число вероятностей положения здесь выражается шестизначной цифрой.

Но и тут пришла на помощь *бумажная хроматография*. Работая с инсулином, состоящим из 50 аминокислот, английский биохимик *Фредерик Сенгер* (рис.4.1.13) восемь лет разрабатывал специфичный метод. Он разбил молекулу инсулина, оставив нетронутыми короткие цепочки аминокислот. Их он разделил хроматографически и идентифицировал как их состав, так и порядок соединения. Медленно, но верно Сенгер соединял короткие цепи в более длинные. К 1953 г. был установлен точный порядок аминокислот в молекуле *инсулина*.

Ценность методики продемонстрировал американский биохимик *Винсент дю Виньо* (род. 1901). Он применил методику к простой молекуле *окситоцина*, гормону с восемью аминокислотами в составе. Это было проделано в 1954 г., и полученный синтетический окситоцин по свойствам в точности повторял натуральный.

В 1960 г. была разработана молекула *рибонуклеазы* с точной последовательностью аминокислот в этом энзиме. Молекула состояла из 124 аминокислот. Более того, фрагменты молекулы рибонуклеазы могли быть синтезированы отдельно и показали энзиматическую активность. К 1963 г. было обнаружено, что аминокислоты под номерами 12 и 13 (гистидин и метионин) были существенны для энзиматической активности. Это был шаг навстречу точному анализу функций компонентов сложных молекул.

Так была «приручена» молекула протеина.



Рис. 4.1.13. Фредерик Сенгер (род. 1918)

4.1.9. Структура и функции белков

Эти исследования со всей очевидностью показали, что структура белка представляет собой строго определенную аминокислотную последовательность, которая закодирована в геноме. К настоящему времени детально изучен механизм действия большого числа ферментов и определена структура многих белков.

Как известно, окончательным доказательством правильности определения той или иной структуры является ее синтез. В 1969 г. *Р. Мерифилд* (США) впервые осуществил химический синтез *панкреатической рибонуклеазы*. При помощи разработанного им метода синтеза на твердофазовом носителе Мерифилд присоединял к цепочке одну аминокислоту за другой в соответствии с той последовательностью, которая была описана Стейном и Муром. В результате он получил белок, который по своим качествам был идентичен панкреатической рибонуклеазе А. Этот синтез природного белка открывает грандиозные перспективы, указывая на возможность создания любых белков в соответствии с заранее запланированной последовательностью.

Из рентгеноструктурных исследований *У. Астбери* (1933) следовало, что пептидные цепи белковых молекул скручены или уложены каким-то строго определенным образом. Начиная с этого времени многие авторы высказывали различные гипотезы о способах укладки белковых цепей, но до 1951 г. все модели оставались умозрительными построениями, не отвечавшими экспериментальным данным. В 1951 г. *Л. Полинг* и *Р. Кори* опубликовали серию блестящих работ, в которых окончательно была сформулирована *теория вторичной структуры* белков – *теория α -спирали* (рис.4.1.14). Наряду с этим стало также известно, что белки обладают еще *третичной структурой*: α -спираль пептидной цепи может быть определенным образом сложена, образуя довольно компактную структуру.

В 1957 г. Дж. Кендрю и его сотрудники впервые предложили трехмерную модель структуры *миоглобина*. Эта модель затем уточнялась в течение нескольких лет, пока в 1961 г. не появилась итоговая работа с характеристикой пространственной структуры этого белка. В 1959 г. М. Перутц и сотрудники установили трехмерную структуру *гемоглобина* (рис.4.1.15). На эту работу исследователи затратили более 20 лет (первые рентгенограммы гемоглобина были получены Перутцем в 1937 г.). Поскольку молекула гемоглобина состоит из четырех субъединиц, то, расшифровав его организацию, Перутц тем самым впервые описал *четвертичную структуру* белка.

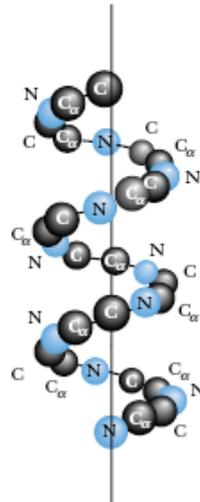


Рис. 4.1.14. Схематичное изображение α -спиральной структуры пептидной цепи

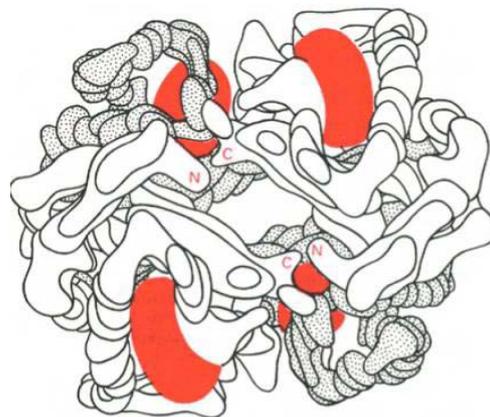


Рис. 4.1.15. Модель гемоглобина (по Перутцу)

Знание первичной структуры и макромолекулярной организации давало возможность не только установить природу активных центров многих ферментов, но и полностью раскрыть механизм функционирования этих макромолекул. Использование *методов электронной микроскопии* помогло раскрыть принципы макромолекулярной организации таких сложных белковых

образований, как нити коллагена, фибриногена, сократительных фибрилл мышц и др.

4.1.10. Изучение структуры нуклеиновых кислот

Нуклеиновые кислоты были открыты в 1869 г., швейцарским биохимиком **Фридрихом Майшером** (1844–1895). Впервые эти кислоты были обнаружены в ядре клетки. Позже, когда их обнаружили и вовне ядра, было поздно переименовывать, и они сохранили свое название.

Нуклеиновые кислоты были впервые в деталях исследованы германским биохимиком **Альбрехтом Кесселем** (1853–1927), который в 1880-х годах и позже выделил из нуклеиновых кислот составляющие их блоки. Блоки включали в себя фосфорную кислоту и сахара, которые Кесселю не удалось идентифицировать. Два идентифицированных вещества с молекулами, состоящими из двойных спиралей атомов, Кессель назвал *аденином* и *гуанином* (сокращенно А и Г). Еще их называют *пуринами*. Кессель также открыл три разновидности *пиримидинов* (с одиночным кольцом атомов, включая два атома азота), которые называются *цитозин*, *тимин*, *урацил* (Ц, Т и У).

Русский ученый, работавший в Америке, **Фабус Арон Теодор Левин** (1869–1940) продолжил разработки в 1920–1930-х годах. Он показал, что в молекуле нуклеиновой кислоты молекула фосфорной кислоты, молекула сахара и один из пуринов или пиримидинов формируют трехчленный блок, названный им **нуклеотидом**. Молекула нуклеиновой кислоты состоит из цепочек этих нуклеотидов, как протеины состоят из цепочек аминокислот. Нуклеотидная цепочка составлена из фосфорной кислоты одного из нуклеотидов, присоединенной к сахарной группе другого нуклеотида. Таким образом, строится «сахарофосфатный позвоночник», от которого отходят индивидуальные группы пуринов и пиримидинов.

Далее Левин показал, что молекулы сахаров, находящиеся в нуклеиновых кислотах, бывают двух типов: *рибоза* (содержащие только пять атомов углерода вместо шести, как у общеизвестных сахаров) и *дезоксирибоза* (как рибоза, только в молекуле на один атом кислорода меньше). Каждая молекула нуклеиновой кислоты содержит только один тип сахаров – но не оба вместе. Таким образом, различаются два типа нуклеиновых кислот: **рибонуклеиновая кислота (РНК)** и **дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)**. Каждая содержит пурины и пиримидины только четырех разновидностей. У ДНК в составе нет урацила и имеется А, Г, С и Т. У РНК в составе нет тимина, но есть А, Г, У ([рис.4.1.16](#)). Шотландский химик **Александр Робертус Тодд** (1907–1997) подтвердил сделанные Левиным выводы в 1940-х годах синтезом различных нуклеотидов.

Поначалу биохимики не придали должного значения нуклеиновым кислотам. В каждом отдельном случае открытия ассоциаций протеина с непотеиновыми составляющими именно протеин считался основной частью молекулы, а непотеиновая составляющая – подчиненной. **Нуклеопротеины** на-

ходили в хромосомах и вирусах, однако считалось само собой разумеющимся, что нуклеино-кислотная часть является подчиненной, а протеин – самостоятельная составляющая.

Поворотный момент наступил в 1944 г., когда группа ученых под руководством американского бактериолога **Освальда Теодора Звери** (1877–1955) вела исследования со штаммами пневмококков (бактерий, вызывающих пневмонию). Некоторые из штаммов были «гладкими» (вокруг клетки у них наличествовала капсула) – с индексом S, некоторые – «шероховатыми» (без капсулы), им присваивался индекс R. Далее эксперимент пошел по следующему пути: к штамму без капсул прибавляли экстракт штамма S. Бескапсульные бактерии (R), которые, предположительно, не могли сами ранее вырабатывать капсулу, начинали самостоятельно выполнять эту задачу. Самый ошеломляющий вывод последовал при анализе ориентирующей на изменение физических свойств вытяжки (S): она содержала только нуклеиновые кислоты. Протеин не присутствовал в ней вообще. В данном случае именно нуклеиновая кислота, а не протеин была генетической субстанцией. С этого момента признано, что нуклеиновая кислота является *первоочередным* и *ключевым* веществом жизни.

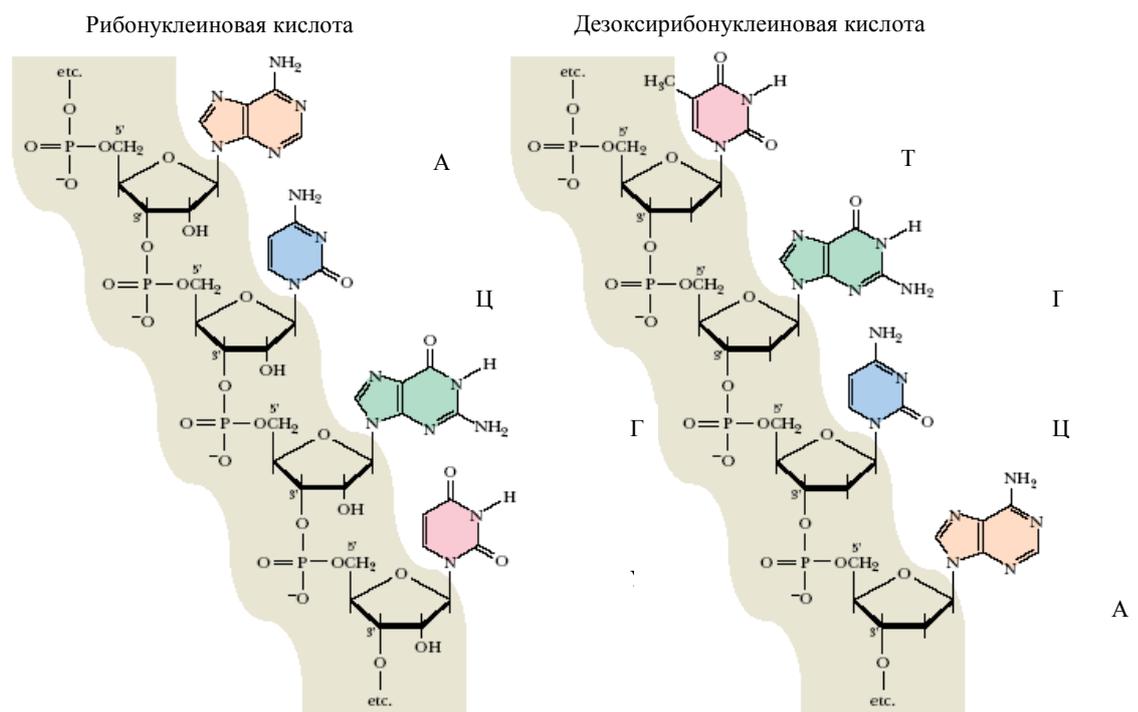


Рис. 4.1.16. Структура РНК и ДНК

Начиная с 1944 г. полностью подтвержден новый взгляд на природу нуклеиновых кислот, и ярчайшим подтверждением явилось исследование природы вирусов. Было установлено, что наружной оболочкой вируса служит протеин, а внутренним содержимым – молекула нуклеиновой кислоты. Биохимику Хайнцу Франкел-Конрату удалось расчленить эти две составляющие. При этом оказалось, что протеиновая составляющая абсолютно не-

инфекционна – она мертва. Нуклеиновая составляющая проявила небольшую инфекционность, однако ей не хватало для проявления своих свойств протеиновой составляющей. В дальнейшем не было сомнений, что именно молекула нуклеиновой кислоты, а не протеина несет *генетическую информацию*.

Молекулы вирусов содержат либо только ДНК, либо только РНК, либо и то и другое. Внутри клетки ДНК находится только в генах. Поскольку гены – это блоки, несущие наследственность, значение нуклеиновых кислот сводится к значению ДНК.

После работы Звери нуклеиновые кислоты начали пристально изучать. Обнаружилось, что они представляют собой огромные молекулы. После того как выяснилось, что предыдущие методы экстракции оказались грубыми для расщепления молекул на фрагменты, были разработаны более тонкие методики. Они показали, что молекулы нуклеиновых кислот так же велики или даже больше, чем протеиновые молекулы.

Биохимик *Эрвин Чаргафф* расчленил молекулы нуклеиновых кислот и подверг фрагменты сепарации методом хроматографии. Он доказал, что в молекуле ДНК число пуриновых групп равно числу пиримидиновых групп. Число же адениновых групп (пурин) обычно равно числу тимининовых групп (пиримидин), в то время как число гуаниновых групп (пурин) равно числу цитозининовых (пиримидин). Графически можно это выразить как $A = T$ и $G = C$.

Британский физиолог *Морис Хью Фредерик Уилкинс* применил методику рентгеновской дифракции к структуре ДНК еще в 1950-х годах, и его коллеги биохимики *Фрэнсис Комpton Крик* и *Джеймс Деви Уотсон* разработали молекулярную структуру, полученную экспериментально Уилкинсом ([рис.4.1.17](#)).

Поллинг как раз разработал теорию спиральной структуры протеинов, и Крик с Уотсоном взяли ее на вооружение в отношении данных, полученных Уилкинсом. Однако в данном случае *спираль* должна была получиться *двойная* ([рис.4.1.18](#)). Ученые предположили, что «остов» спирали составляют двойные сахаро-фосфатные цепочки, закручивающиеся вокруг общей оси и формирующие цилиндрическую молекулу. Пурины и пиримидины направлены внутрь, приближаясь к центру цилиндра. Чтобы сохранить диаметр цилиндра однородным, пурин (крупная составляющая) должен прилегать к пиримидину (малая составляющая) специфически: А прилегает к Т, а Г прилегает к Ц. Именно таким образом объясняются наблюдения и выводы Шаргаффа. Более того, в качестве ключевого шага в митозе можно теперь было взять удвоение хромосом (в качестве следствия этого факта – воспроизведение молекулы вируса внутри клетки).

Каждая молекула ДНК производит собственный репликат: две сахаро-фосфатные нити раскручиваются и каждая служит моделью для нового «комплекта». Где бы ни находился аденин на данной нити, молекула тимина избирается из запаса, всегда наличествующего в клетке, и наоборот. Где бы ни находилась молекула гуанина, молекула цитозина избирается в пару ей, и наоборот. Вскоре после этих перестроений там, где была недавно двойная

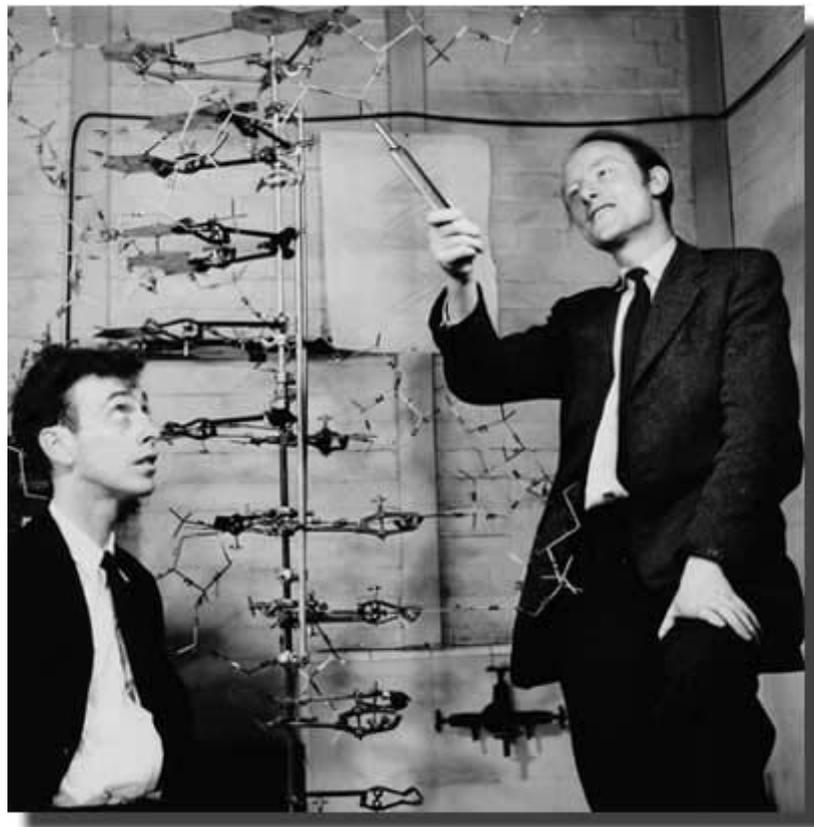


Рис. 4.1.17. Крик указывает Джеймсу Уотсону на металлическую модель ДНК, которую они собрали 7 марта 1953 года в комнате 103 в Кавендишской лаборатории, Кембридж

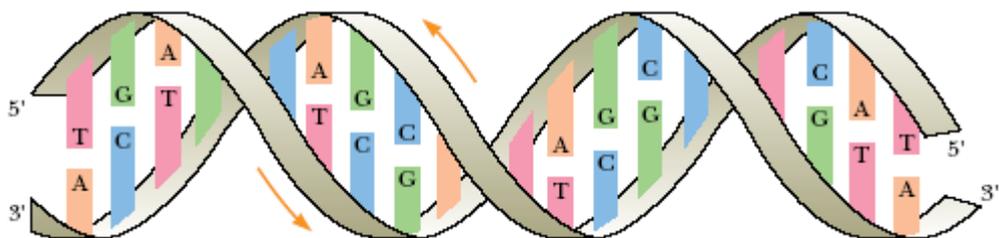


Рис. 4.1.18. Две правозакрученные вокруг общей оси спиральные полинуклеотидные цепи. А – аденин; G – гуанин; Т – тимин; С – цитозин

спираль, находятся уже две подобные ей двойные спирали ([рис.4.1.19](#)).

Если молекулы ДНК производили это вдоль линии хромосомы (или вируса), то образуются две идентичные хромосомы (или два вируса). Процесс не всегда, однако, идет гладко. Новая молекула ДНК слегка отличается от своего «предка», являясь *мутацией*, если в ходе удвоения произошли какие-то изменения. Эту модель представили научному миру Уотсон и Крик в 1953 г. Правила Чаргаффа резко ограничили число возможных упорядоченных сочетаний оснований в предлагаемой модели ДНК; они подсказали Уотсону и Крику, что в молекуле ДНК должно быть специфическое спаривание оснований – аденина с тимином, а гуанина с цитозином. Иными словами, аденину в одной цепи ДНК всегда строго соответствует тимин в другой цепи, а гуанину в

одной цепи обязательно соответствует цитозин в другой. Тем самым Уотсон и Крик впервые сформулировали исключительной важности **принцип комплементарного строения ДНК**, согласно которому одна цепь ДНК дополняет другую, т. е. последовательность оснований одной цепи однозначно определяет последовательность оснований в другой (комплементарной) цепи (рис. 4.1.20). Стало очевидно, что уже в самой структуре ДНК заложена потенциальная возможность ее точного воспроизведения. Эта модель строения ДНК в настоящее время является общепризнанной. За расшифровку структуры ДНК Крику, Уотсону и Уилкинсу в 1962 г. была присуждена Нобелевская премия.

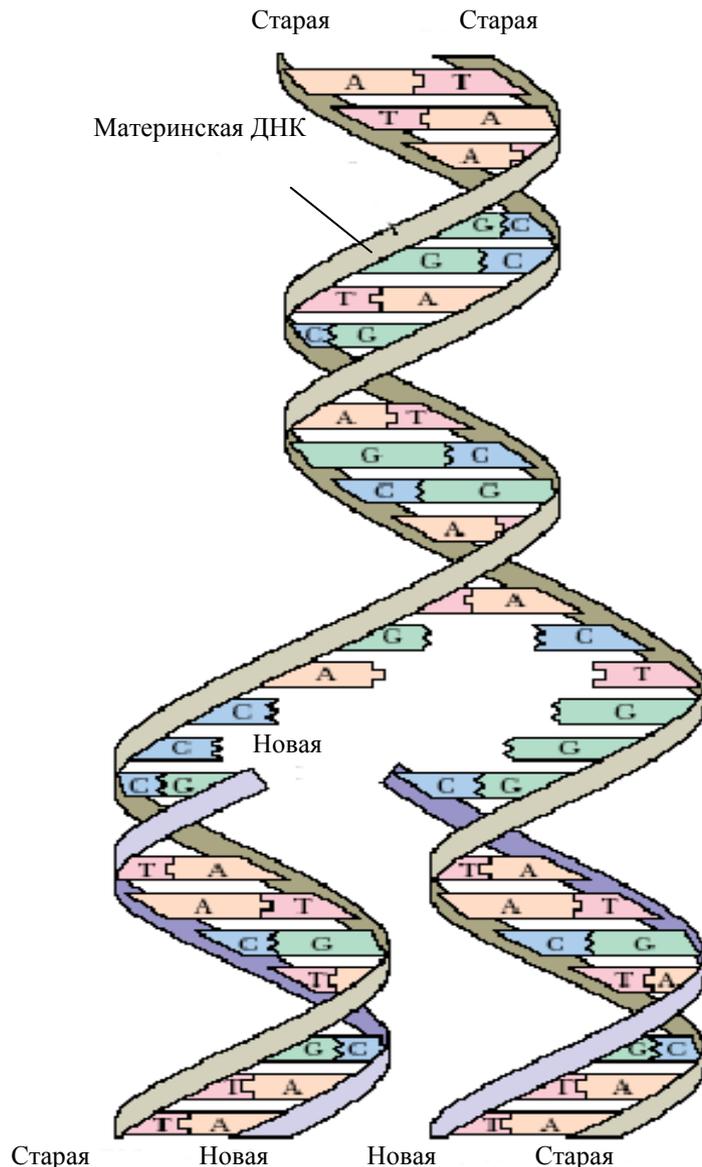


Рис. 4.1.19. Процесс репликации молекул ДНК

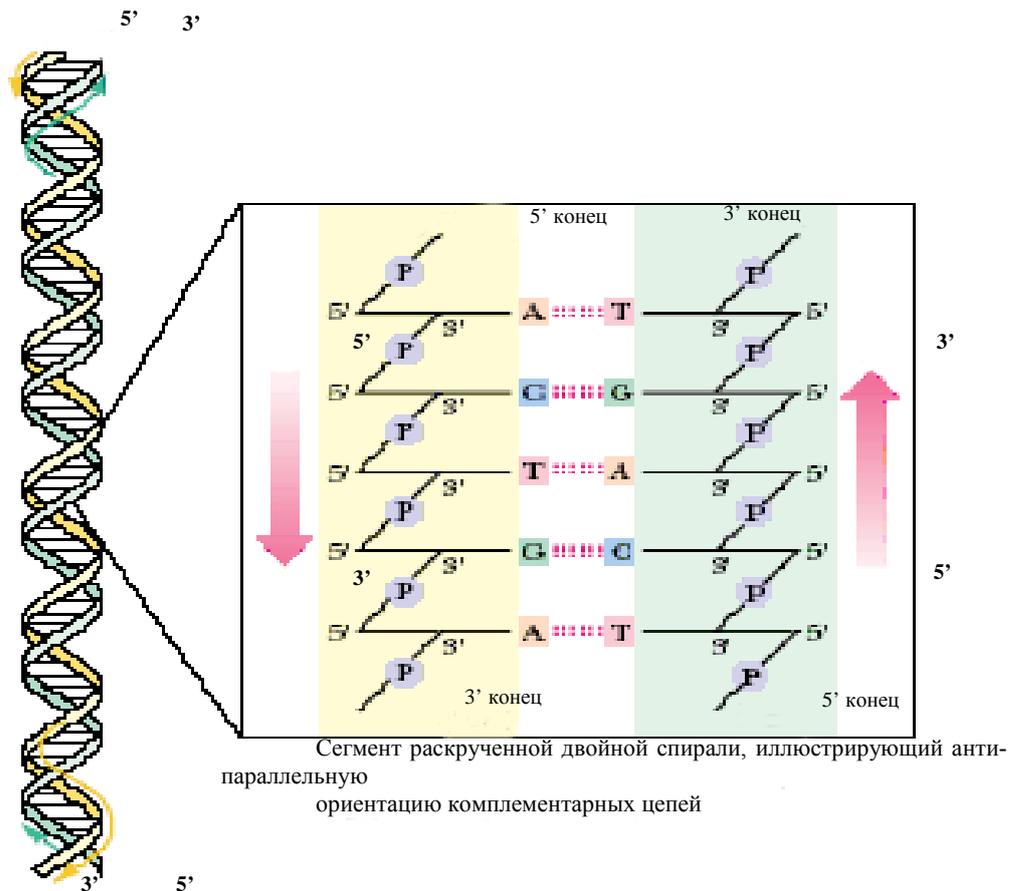


Рис. 4.1.20. Комплементарные цепи в молекуле ДНК

Практически в то же время началось выделение и интенсивное изучение *ДНК-метиляз* и *рестрицирующих эндонуклеаз*; в 1969–1975 гг. установлены нуклеотидные последовательности, узнаваемые в ДНК некоторыми из этих ферментов (Х. Бойер, Х. Смит, С. Линн, К. Муррей). При гидролизе разных ДНК рестрицирующим ферментом выщепляются довольно крупные фрагменты с одинаковыми «липкими» концами. Это дает возможность не только анализировать структуру генов, как это сделано у небольших вирусов (Д. Натане, С. Адлер, 1973–1975), но и конструировать различные геномы. С открытием этих специфических ферментов рестрикции *генетическая инженерия* стала ощутимой реальностью. Встроенные в небольшие плазмидные ДНК гены различного происхождения уже легко вводят в различные клетки. Так, получен новый тип биологически активных плазмид, дающих устойчивость к некоторым антибиотикам (С. Коэн, 1973), введены рибосомальные гены лягушки и дрозофилы в плазмиды кишечной палочки (Дж. Морроу, 1974; Х. Бойер, Д. Хогнесс, Р. Девис, 1974–1975). Таким образом, открыты реальные пути для получения принципиально новых организмов введением и встраиванием в их генофонд разнообразных генов. Это открытие может быть направлено на благо всего человечества.

В конце 50-х годов американский ученый П. Доти установил, что при нагревании происходит **денатурация ДНК**, сопровождающаяся разрывом водородных связей между парами оснований и расхождением комплементарных цепей. Этот процесс носит характер фазового перехода по типу «спираль-клубок» и напоминает плавление кристаллов. Поэтому процесс тепловой денатурации ДНК Доти назвал **плавлением ДНК**. При медленном охлаждении происходит **ренатурация молекул**, т. е. воссоединение комплементарных половинок.

Принцип ренатурации в 1960 г. был использован Дж. Мармуром и К. Шильдкраутом для определения степени «гибридируемости» ДНК разных микроорганизмов. Впоследствии Е. Болтон и Б. Мак-Карти усовершенствовали этот прием, предложив *метод* так называемых **ДНК-агаровых колонок**. Этот метод оказался незаменимым в изучении степени гомологии нуклеотидной последовательности разных ДНК и выяснении генетического родства разных организмов. Открытая Доти денатурация ДНК в сочетании с описанной Дж. Манделем и А. Херши (1960) хроматографией на метилированном альбумине и центрифугированием в градиенте плотности (метод разработан в 1957 г. М. Мезельсоном, Ф. Сталем и Д. Виноградом) широко используется для разделения, выделения и анализа отдельных комплементарных цепей ДНК.

А. В. Благовещенский и С. Л. Иванов еще в 20-х годах предприняли первые в нашей стране шаги по выяснению некоторых вопросов эволюции и систематики организмов на основе сравнительного анализа их биохимического состава. Сравнительный анализ структуры белков и нуклеиновых кислот в настоящее время становится все более ощутимым подспорьем для систематиков. Этот метод позволяет не только уточнить положение отдельных видов в системе, но и заставляет по-новому взглянуть на сами принципы классификации организмов, а иногда и пересмотреть всю систему в целом, как это случилось, например, с систематикой микроорганизмов. Несомненно, и в будущем анализ структуры генома будет занимать центральное место в хемосистематике организмов.

4.1.11. Биосинтез белка

Важный сдвиг в решении проблемы биосинтеза белка связан с успехами в изучении нуклеиновых кислот. В 1941 г. Т. Касперсон (Швеция) и в 1942 г. Ж. Браше (Бельгия) обратили внимание на то, что в тканях с активным белковым синтезом содержится повышенное количество РНК. Они пришли к выводу, что **рибонуклеиновые кислоты** играют определяющую роль в синтезе белка. В 1953 г. Е. Гейл и Д. Фокс, как будто, получили прямые доказательства непосредственного участия РНК в биосинтезе белка.

В 1954 г. П. Замечник, Д. Литлфилд, Р. Б. Хесин – Лурье и другие обнаружили, что наиболее активное включение аминокислот происходит в богатых РНК фракциях субклеточных частиц – **микросомах**. П. Замечник и

Э. Келлер (1953–1954) обнаружили, что включение аминокислот заметно усиливалось в присутствии надосадочной фракции в условиях регенерации АТФ. П. Сикевич (1952) и М. Хогланд (1956) выделили из надосадочной жидкости белковую фракцию (рН 5 фракция), которая была ответственной за резкое стимулирование включения аминокислот в микросомах. Наряду с белками в надосадочной жидкости был обнаружен особый класс низкомолекулярных РНК, которые теперь называют *транспортными РНК (тРНК)*. В 1958 г. Хогланд и Замечник, а также П. Берг, Р. Свит и Ф. Аллен и многие другие исследователи обнаружили, что для активации каждой аминокислоты необходим свой особый фермент, АТФ и специфическая тРНК. Стало ясно, что тРНК выполняют исключительно функцию *адаптеров*, т. е. приспособлений, которые находят на нуклеиновой матрице (*иРНК*) место соответствующей аминокислоте в формирующейся белковой молекуле. Эти исследования полностью подтвердили адапторную гипотезу **Ф. Крика** (1957), предусматривавшую существование в клетке полинуклеотидных адаптеров, необходимых для правильного расположения аминокислотных остатков синтезирующегося белка на нуклеиновой матрице. Уже много позднее французский ученый Ф. Шапвиль (1962) в лаборатории Ф. Липмана (Нобелевская премия, 1953) в США однозначно показал, что местоположение аминокислоты в синтезирующейся белковой молекуле полностью определяется той специфической тРНК, к которой она присоединена.

К 1958 г. стали известны следующие основные этапы белкового синтеза: 1) активация аминокислоты специфическим ферментом из «рН 5 фракции» в присутствии АТФ с образованием аминоациладенилата; 2) присоединение активированной аминокислоты к специфической тРНК с высвобождением аденозинмонофосфата (АМФ); 3) связывание аминоацил-тРНК (тРНК, нагруженная аминокислотой) с микросомами и включение аминокислот в белок с высвобождением тРНК. Хогланд (1958) отметил, что на последнем этапе белкового синтеза необходим гуанозинтрифосфат (ГТФ).

4.1.12. Решение проблемы аэробного дыхания

Успехи химии жиров, белков и углеводов, разработка новых специальных методов анализа, привлечение методов органической и физической химии для изучения биологических объектов резко усилили интерес исследователей к проблеме метаболических процессов. В распоряжении биологии оказались методы, позволившие перейти к количественным исследованиям процессов, протекающих как в целом организме и его органах, так и в тканях и отдельных клетках. В 20-х годах XX в. на первом плане были проблемы энергетики живого организма и превращения веществ в процессе их обмена.

Английский биохимик *Артур Хэрден* (1865 – 1940) был первооткрывателем процессов метаболизма. Он изучал ферменты дрожжевой вытяжки и в 1905 г. отметил, что эта вытяжка разлагала сахар и быстро вырабатывала двуокись углерода, однако со временем скорость процесса замедлялась. Уче-

ный предположил, что содержание ферментов падает, однако опыт показал, что это не так. При добавлении простого неорганического вещества – фосфата натрия – ферменты начинали свою работу вновь. По мере работы ферментов содержание фосфата натрия падало. Хэрден выяснял, не образуется ли при этом какой-либо органический фосфат. Он обнаружил фосфат в виде молекулы сахара, к которой присоединились две фосфатных группы. Это положило начало химии *промежуточных продуктов* метаболизма.

В течение долгого времени считали, что *брожение* и *дыхание* представляют собой совершенно независимые процессы. Однако уже Э. Пфлюгер во второй половине XIX в. высказывал предположение о тесной взаимосвязи этих процессов. Окончательно представления о единстве брожения и дыхания были разработаны **С.П. Костычевым** (1910), согласно взглядам которого взаимосвязь между ними могла быть представлена следующей схемой (рис. 4.1.21).

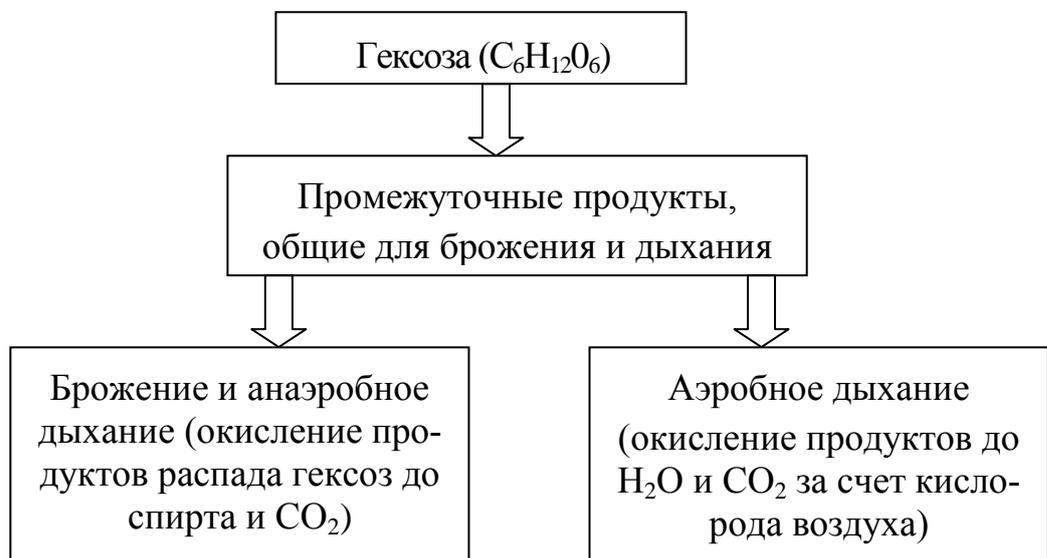


Рис. 4.1.21

Работы Костычева (1907, 1911) показали, что начальные фазы *аэробного* дыхания должны быть сопряжены с конечными фазами *анаэробного* распада углеводов.

Немецкий биохимик *Отто Фритц Мейергоф* (1884–1951) показал, что при мускульном сокращении исчезает *гликоген* (*крахмал*), а в соответствующих количествах появляется молочная кислота, а энергия реакции без участия кислорода. Когда же мышца отдыхала, некоторое количество молочной кислоты окислялось. Энергия, развивающаяся таким образом, позволяла большей части молочной кислоты реконвертироваться в гликоген. Английский физиолог *Арчибалд Вивиен Хилл* (1886–1977) пришел к тому же заключению путем измерения количества тела, выделяемого сокращающейся мышцей.

Детали превращения гликогена в молочную кислоту были разработаны в 1930-х годах американскими биохимиками *Карлом Фердинандом Кори* (1896–1984) и *Герти Терезой Кори* (1896–1957). Ученые выделили из мы-

печной ткани неизвестный компонент и показали, что это – первый продукт распада гликогена в мышцах. Они профильтровали каждый компонент на каждом этапе. Супругам Кори удалось не только расчлнить процесс превращения гликогена в глюкозу па отдельные этапы, но и воспроизвести синтез гликогена из глюкозы *in vitro*. Глюкоза была последовательно превращена с помощью соответствующих ферментов в глюкозо-6-фосфат, глюкозо-1-фосфат и гликоген. Самым важным в этих исследованиях было выяснение роли **АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты)** как донора фосфатных групп, а также открытие процесса восстановления АТФ и АДФ (аденозиндифосфата) на последней ступени (Нобелевская премия, 1947).

Итак, в XX в. было выяснено, что фосфатная группа играет важную роль в биохимии. Американский биохимик **Фриц Альберт Липман** (1899 – 1986) показал, что фосфатная группа встречается в молекулах в одном-двух типах размещения: низкоэнергетическом и высокоэнергетическом. Когда молекулы крахмала либо жира разлагаются, высвобождаемая энергия используется для конвертации низкоэнергетических фосфатов в высокоэнергетические. Таким образом, энергия запасается в организме в удобной химической форме. Разложение одного высокоэнергетического фосфата освобождает столько энергии, чтобы привести различные энергопотребляющие химические изменения в организме ([рис.4.1.22](#)).

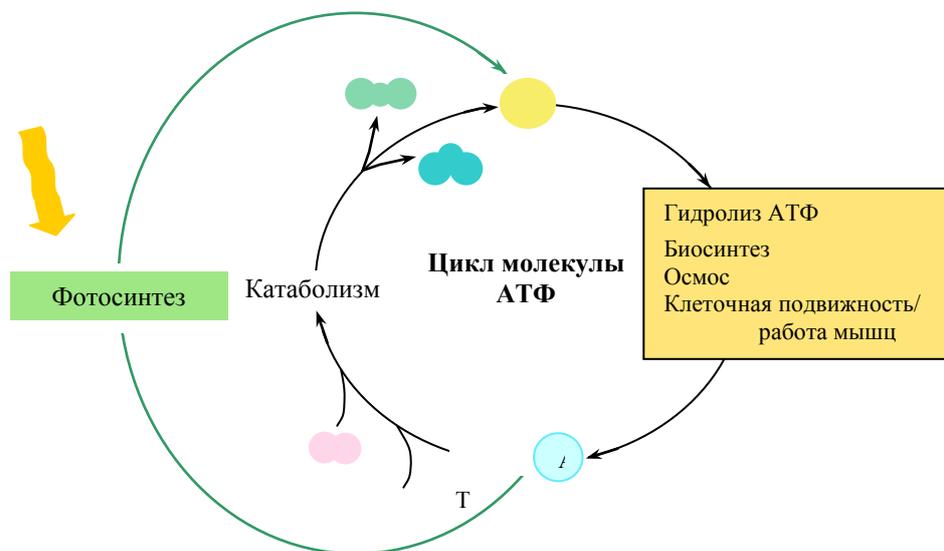


Рис. 4.1.22. Цикл молекулы АТФ в клетке, предложенный Липманом

Этапы в разложении гликогена, требующие присутствия кислорода, стало возможно изучить при помощи новой методики, разработанной немецким биохимиком Отто Генрихом Варбургом (1883–1970). В 1923 г. он изобрел метод изготовления тонких срезов тканей (живых, абсорбирующих кислород) и сумел измерить расход ими кислорода. В малой колбе с тонкостенной U-образной трубкой он наливал на дно трубки окрашенный раствор. Углекислый газ, выработанный тканью, абсорбировался спиртовым раствором в

колбе. Кислород не замещался углекислым газом, и поэтому в колбе образовывался частичный вакуум и окрашенная жидкость в трубке поднималась в колбу. По изменению уровня окрашенной жидкости, тщательно измеренному, можно было подсчитать расход кислорода.

Влияние различных компонентов по расходу ими кислорода оценивалось как участие в промежуточных продуктах метаболизма. После того как было выяснено, что фосфорные эфиры являются промежуточными продуктами распада углеводов, английский биохимик **Ханс Адольф Кребс** (рис.4.1.23) предложил в 1937 г. схему довольно сложного цикла превращений органических кислот, объясняющую все основные моменты их постепенного окисления и образования АТФ на узловых этапах этого процесса (Нобелевская премия, 1953).



Рис. 4.1.23. Ханс Адольф Кребс (1900–1981)

Таким образом, этот цикл, получивший название **цикла трикарбоновых кислот** (или **цикла Кребса**), связал процессы поэтапного окисления органических веществ и постепенного выделения энергии в организме. Наиболее важным в цикле Кребса был этап, связывающий процессы аэробного и анаэробного распада углеводов – декарбоксилирование пировиноградной кислоты и перенос ацетильной группы на щавелево-уксусную кислоту, являющуюся конечным продуктом окисления первого компонента цикла – лимонной кислоты (рис.4.1.24). Разработанный Кребсом цикл в дальнейшем был уточнен и подвергся гораздо большей детализации, но его основные звенья сохранили свое значение. Кребс также установил этапы образования мочи из аминокислот.

На период 30–40-х годов приходится формирование основных представлений о **дыхательной цепи** (рис.4.1.24). После открытия Д. Кейлиным цитохромов (1925) возникла реальная возможность построения единой схемы включения кислорода в окислительные процессы. Эта схема предусматривала как **активирование водорода**, идею которого отстаивали еще В. И. Палладии и Г. Виланд, так и **активирование кислорода**, после работ А. Н. Баха развиваемое О. Варбургом. Изучение ферментов дыхательной цепи и введение

понятия о переносе электронов и окислительно-восстановительном потенциале закончилось в 40-х годах построением схемы дыхательной цепи, лежащей в основе современных представлений.

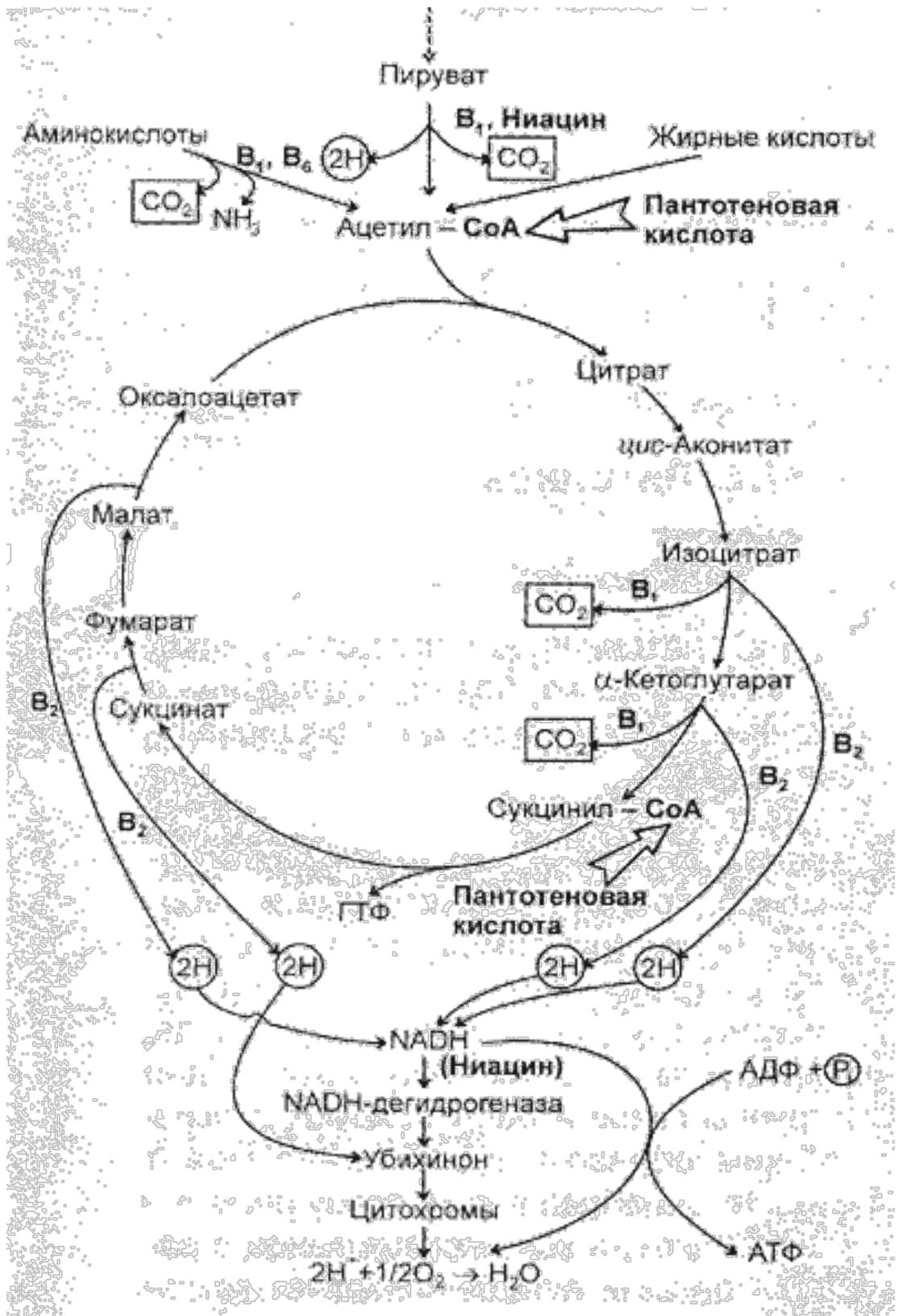


Рис. 4.1.24. Схема цикла Кребса и дыхательной цепи

В передаче водорода (электрона) от молекулы дыхательного субстрата к кислороду воздуха и в активации обоих элементов основную роль играют отдельные ферменты и ферментативные системы. В изучении дегидрогеназ и оксидаз получено много новых данных. Например, использование тяжелого изотопа кислорода ^{18}O позволило Х. Хайами и его сотрудникам в 50-х годах подтвердить опытным путем достоверность гипотезы А. Н. Баха о возможности в процессе дыхания прямого присоединения кислорода к дыхательному субстрату. При этом было доказано и существование *оксидаз*, активирующих молекулярный кислород и делающих его способным реагировать с органическими соединениями. Хайами назвал их фенольными оксидазами, а Г. Мезон предложил эту группу ферментов называть *трансферазами* кислорода.

Не менее успешно шла в последние годы также разработка проблемы энергетики дыхания. В 50-х годах были получены данные, позволившие разработать основы современных представлений по данному вопросу, согласно которым процесс окисления или восстановления можно трактовать как отнятие от дыхательного субстрата и присоединение к нему электрона.

Наравне с этими знаниями по метаболизму клетки накапливались знания о тонкой структуре клетки. Были разработаны новые методики исследований. В 1930-х годах был сконструирован первый электронный микроскоп. Он давал несравнимо большую разрешающую способность, чем самые мощные обычные микроскопы.

Американский ученый *Владимир Зворыкин* (1888–1982) приспособил электронный микроскоп к исследованиям цитологии. Можно было рассматривать частицы размером с большую молекулу; в протоплазме клетки был найден комплекс малых, но высокоорганизованных структур, названных органеллами. В 1940-х годах были разработаны методики выделения органелл разного размера. Среди крупных – митохондрии. Типичная клетка печени содержит около тысячи митохондрий, каждая около пятидесяти микрометра длиной. Их детально исследовал американский биохимик Дэвид Эзра Грин. Он выяснил, что именно в них идут реакции цикла Кребса. Итак, крошечные митохондрии и есть «*электрические станции клетки*».

4.1.13. Создание представлений о системе биохимических обменных процессов

Одним из важных следствий открытия цикла трикарбоновых кислот был поворот от представления о биохимических процессах в клетке как изолированных реакциях к представлениям о *системе обменных процессов*, связанных между собой во времени и пространстве. Этому переходу содействовали успехи в изучении промежуточного обмена азотистых соединений и обмена липидов.

Кардинальным открытием в области промежуточного обмена азотистых соединений была расшифровка реакций *переаминирования* L-амино- и α -кетокислот в организме. Переаминирование и осуществляющие его фер-

ментные системы были открыты в 1937 г. советским биохимиком *А.Е. Браунштейном*, что позволило связать воедино систему превращений отдельных аминокислот с циклом трикарбоновых кислот. Американский химик *Р. Шенхеймер* с использованием изотопа азота ^{15}N показал, что цикл трикарбоновых кислот является связующим звеном между обменом углеводов и азотных соединений.

Созданию представления о целостной и одновременно динамической обменной системе клетки содействовали и исследования обмена липидов, в первую очередь представления о «*метаболическом котле*» *Р. Шенхеймера*, с работ которого началось широкое использование изотопов в биохимических исследованиях. В начале XX в. немецкий физиолог *Ф. Кнооп* заложил основу теории распада липидов в организме, получившую название теории ***β-окисления***. В дальнейшем теория β-окисления была развита в работах *Г. Эмбдена* и *А. Маркса* (1908). Подтверждение ее было получено также при исследовании образования так называемых «*ацетоновых тел*» у диабетиков

β-оксимасляной и ацетоуксусной кислот и ацетона. Гипотеза о синтезе жирных кислот, как и теория их распада, была основана на представлении, что главным строительным материалом для них служат двухуглеродные фрагменты. Благодаря исследованиям Шенхеймера с мечеными углеводородами и аминокислотами установлено, что все компоненты тела находятся в весьма активном динамическом состоянии, образуя так называемый «*метаболический котел*». Если при первых опытах Шенхеймера принципы работы этого котла были еще не ясны, то обнаружение тесной связи между обменом липидов и аминокислот, с одной стороны, и углеводов (циклом трикарбоновых кислот) – с другой, позволили впервые – сначала лишь гипотетически – наметить контуры сложной динамической системы обратимых и необратимых процессов взаимопревращения промежуточных продуктов обмена веществ и использования энергии в организме.

Таким образом, исследования обмена веществ и его энергетики, т. е. динамическое направление в биологической химии, к 40-м годам XX в. стало главной линией развития этой отрасли биологии.

4.1.14. Исследования в области молекулярной биоэнергетики

Понятие «*биоэнергетика*» ввел в науку *А. Сцент-Дьёрдьи*, выпустивший в 1957 г. монографию под тем же названием. Спустя 11 лет термин «*биоэнергетика*» признан наилучшим группой ведущих специалистов по биохимии дыхания и фотосинтеза, собравшихся в Полиньяно (Италия), чтобы определить новую область биологии, связанную с изучением молекулярных механизмов энергетического обмена клетки.

Проникновение на молекулярный уровень организации отличает биоэнергетиков от физиологов и биохимиков, изучавших внешние суммарные показатели и спецификацию химических реакций энергетического обмена

организма. Биоэнергетика ставит перед собой два вопроса: какие именно молекулы среди всего разнообразия природных соединений ответственны за превращение энергии в клетке и каким образом они выполняют свою функцию.

Первая из упомянутых проблем уже решена применительно к большинству биологических процессов трансформации энергии. Начало этому направлению было положено в середине 40-х годов, когда *В.А. Энгельгардт* и *М.Н. Любимова* обнаружили АТФазную активность нерастворимого мышечного белка *миозина*. Авторы сделали вывод о том, что именно миозин ответствен за трансформацию химической энергии АТФ в механическую работу мышц. Впоследствии эта мысль получила полное подтверждение в работах многих исследователей, показавших, что гидролиз АТФ вызывает *конформационное* изменение актомиозинового комплекса, что, в свою очередь, вызывает сокращение мышечного волокна. В дальнейшем выяснилось, что и многие другие типы трансформации энергии в клетке осуществляются посредством нерастворимых белковых комплексов, которые обычно встроены в те или иные мембранные образования. Последнее обстоятельство определяет тесную взаимосвязь и взаимопроникновение биоэнергетики и биологии мембран как новой отрасли современной биологии.

В 1949 г. *А. Ленинджер* в США показал, что важнейший процесс аккумуляции энергии – *окислительное фосфорилирование*, открытое в 1930 г. В. А. Энгельгардтом, локализован в митохондриях, имеющих две мембраны – внешнюю и внутреннюю ([рис. 4.1.25](#)). В начале 60-х годов выяснилось, что *внутренняя* мембрана митохондрий служит носителем ферментов окислительного фосфорилирования. Вслед за этим было показано, что *фотофосфорилирование*, обнаруженное в середине 50-х годов Д. Арноном (США), также локализовано в структурных мембранах, а именно в *тилакоидах хлоропластов*. Мембранная локализация ферментов окислительного фосфорилирования и фотофосфорилирования оказалась характерной для микроорганизмов.

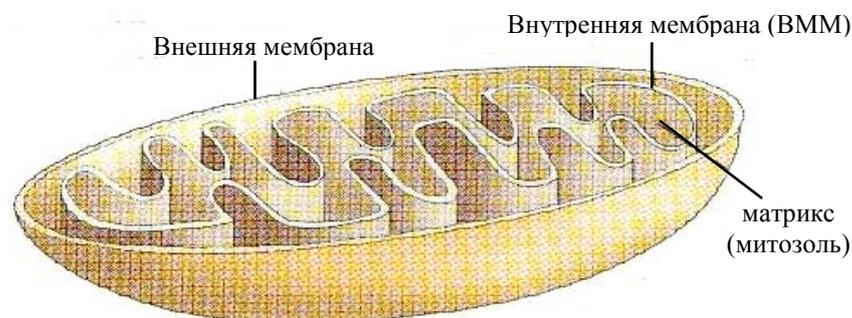


Рис. 4.1.25. Строение митохондрий

Роль мембран в окислительном фосфорилировании представлялась неясной в рамках традиционных «химических» гипотез энергетического сопряжения, постулировавших, что процессы переноса электронов и образова-

ния АТФ связаны между собой через промежуточный продукт неизвестной химической природы. Подобные взгляды развивались в 40-е годы Ф. Липманом (Нобелевская премия, 1953), а затем Э. Слейтером и Б. Чансом (США) и др. Дальнейший прогресс в разработке проблемы окислительного фосфорилирования связан с именем английского биохимика *Питера Митчелла* (рис. 4.1.26), разработавшего в 1961–1966 гг. так называемую *хемиосмотическую теорию* окислительного фосфорилирования (рис. 4.1.27). По Митчеллу, химическая энергия процесса окисления в митохондриях превращается сначала в электрическую (мембранный потенциал), а затем вновь переходит в химическую форму и используется для фосфорилирования АТФ неорганическим фосфатом. В самые последние годы эта гипотеза была подтверждена работами советских и американских лабораторий. Оказалось, что цепь окислительных ферментов – переносчиков электронов располагается поперек внутренней мембраны митохондрий, в результате чего окислительная реакция приводит к переносу электронов от одной стороны мембраны к другой ее стороне и к появлению разности электрических потенциалов между вне- и внутримитохондриальными участками. Мембранный потенциал может быть образован также за счет гидролиза АТФ митохондриальной АТФазой, локализованной во внутренней мембране. Этот процесс обратим, что обеспечивает возможность использования энергии окисления, превращенной в мембранный потенциал, для синтеза АТФ.



Рис. 4.1.26. Питер Деннис Митчелл (1920–1992)

В 1971 г. Э. Ракеру (США) удалось продемонстрировать самосборку мембранных пузырьков, способных к окислительному фосфорилированию. Пузырьки, образованные из фосфолипидов и очищенных ферментов дыхания и фосфорилирования, генерировали мембранный потенциал и синтезировали АТФ за счет энергии, освобождающейся при окислении аскорбиновой кислоты кислородом.

Изучение функций мембранного потенциала в митохондриях привело к выяснению природы осмотической работы целого ряда биомембран. Оказалось, что катионы, проникающие через мембрану митохондрий, накапливаются внутри этих органелл под действием электрического поля, которое ге-

нерируется дыханием или расщеплением АТФ. Обнаружилось также, что проникающие слабые кислоты аккумулируются митохондриями, двигаясь по градиенту рН, возникающему в результате работы тех же ферментативных систем, которые образуют мембранный потенциал.

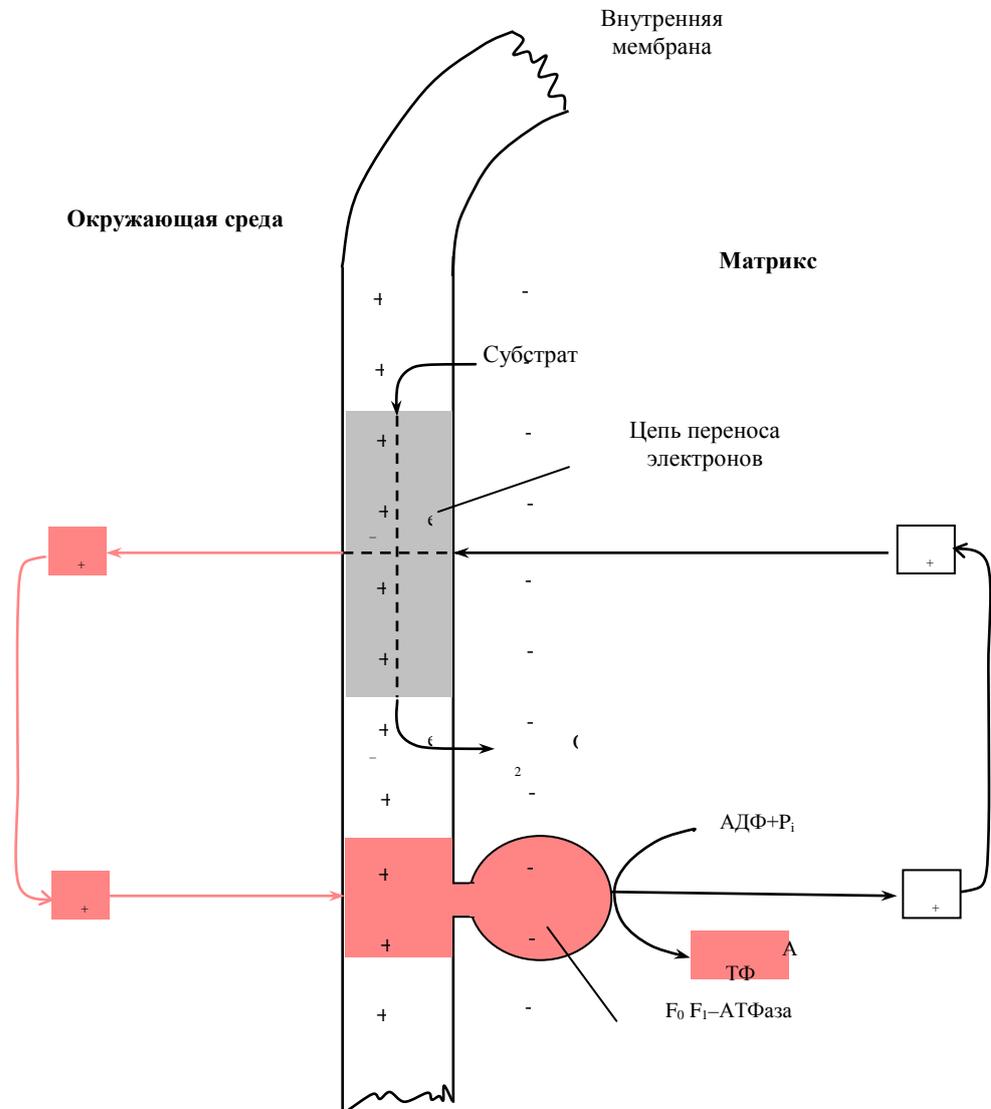


Рис. 4.1.27. Сопряжение переноса электронов с синтезом АТФ согласно хемиосмотической теории

Выяснение природы движущих сил ионного транспорта в митохондриях позволило продвинуться в понимании механизма *осмотической работы* мембраны хлоропластов и бактерий. Оказалось, что и в этих случаях химическая энергия субстратов окисления или АТФ, а также энергия света сначала превращается в электрическую и лишь затем используется для переноса целого ряда соединений против концентрационных градиентов.

Иной механизм обнаружился при изучении осмотической работы клеточной мембраны животных организмов. Оказалось, что в этом случае первичным процессом является, как правило, выход из клетки ионов Na^+ в обмен на внешние ионы K^+ . Источником энергии служит гидролиз АТФ, который

катализируется специальным мембранным ферментом – АТФазой, активизируемой ионами Na^+ и K^+ (Na, K-АТФазой). Перенос веществ в клетку против концентрационных градиентов происходит вместе с ионами Na^+ , которые движутся внутрь клетки по градиенту своей концентрации.

Подобное положение характерно также для многих других явлений трансформации энергии в клетке, таких, как *механическая работа* актомиозина, сократительных белков сперматозоидов, бактерий и фагов, *механическая работа* рибосом, энергообеспечение процесса нервного возбуждения и т. д. Во всех этих случаях выяснена природа ферментов (или комплексов ферментов с небелковыми компонентами), осуществляющих акт трансформации энергии, но каким образом происходит этот акт, пока остается неизвестным. Сказанное относится даже к такому сравнительно простому случаю, как рассеяние энергии дыхания в виде тепла. Доказано, что этот процесс у теплокровных животных может оказываться биологически полезным в условиях внешнего охлаждения организма.

4.1.15. Попытки реконструировать предбиологическую эволюцию

Исходным материалом для синтеза органических веществ служили широко распространенные во Вселенной химические элементы: углерод, водород, кислород, азот, сера и фосфор. Однако синтез биологически важных молекул из этих элементов мог происходить только при условии обеспечения реакций свободной *энергией*, источником которой на первобытной Земле (как и на современной) были солнечное излучение, электрические разряды, тепловая энергия земных недр и радиоактивное излучение. Наиболее мощный из них – *солнечное излучение*. Поскольку молекулярный кислород в первобытной атмосфере Земли практически отсутствовал, не было и озонового экрана, существующего в современной атмосфере на высоте примерно 25 км от поверхности Земли и сильно поглощающего коротковолновую часть УФ-излучения. Можно представить, что значительная часть коротковолнового УФ проникала через атмосферу первобытной Земли и достигала ее поверхности, поэтому в условиях древней Земли длинноволновая часть солнечного излучения играла небольшую роль.

Последовательность процессов возникновения органических веществ разной степени сложности можно представить следующим образом. В результате действия всех видов энергии из химических элементов синтезировались *первичные соединения*: углеводороды (в первую очередь метан), аммиак, цианистый водород, окись углерода, сероводород, простейшие альдегиды (и прежде всего формальдегид) и т. д. Эти соединения сами по себе не имели биохимического значения. Основным их свойством была высокая реакционная способность. Первичные соединения служили исходными веществами для образования биохимически важных *органических соединений* – мономеров. Из мономеров путем конденсации возникали *полимеры* – основные составные компоненты всех живых организмов.

В свое время *А.И. Опарин* и *Дж. Холдейн* высказали предположение о возможности моделирования процессов, происходивших на древней Земле. Это можно делать созданием в лаборатории условий, имитирующих таковые, существовавшие на первобытной Земле. Выдвинутое положение стимулировало разработку экспериментальных подходов к изучаемой проблеме и оказалось весьма плодотворным. В настоящее время ряд процессов абиогенного синтеза сложных органических молекул, входящих в состав клеточных организмов, осуществлен в лабораторных условиях.

Одним из первых в 1953 г. провел опыты по *абиогенному* синтезу биохимически важных соединений *С. Миллер*. Через газовую смесь, содержащую метан, аммиак, молекулярный водород и пары воды, т. е. имитирующую атмосферный состав первобытной Земли, он пропускал электрические разряды, а затем анализировал образующиеся продукты реакции (рис. 4.1.28). В реакционную колбу, содержащую смесь газов, были вмонтированы вольфрамовые электроды. В течение недели пропускали искровые разряды напряжением 60 000 В. Содержащуюся в другой малой колбе воду поддерживали в состоянии кипения. Пары воды проходили через реакционную колбу и конденсировались в холодильнике. В процессе циркуляции они захватывали из реакционной колбы продукты реакции и переносили их в ловушку, где и осуществлялось их концентрирование. При идентификации продуктов реакции были обнаружены аминокислоты (глицин, а- и в-аланин, глутаминовая, аспарагиновая кислоты и др.) и органические кислоты (муравьиная, уксусная, пропионовая, гликолевая, молочная). По данным С. Миллера, основными первичными продуктами реакции в зоне разряда являются альдегиды и цианистый водород. Вторичные реакции, происходящие в водной фазе, приводят к образованию из них аминокислот и органических кислот.

В настоящее время в разных лабораториях осуществлен абиогенный синтез многих биологически важных мономеров. Большая информация получена относительно *абиогенного синтеза аминокислот* (табл. 4. 1). Перечисленные в таблице аминокислоты образуются в простых по составу газовых или водных смесях в результате воздействия на них разными источниками энергии. При некотором усложнении реакционной смеси введением в нее C_2 -, C_3 -углеводородов, уксусного альдегида, гидросиламина, гидразина и других соединений, образование которых легко происходит в условиях первобытной Земли, синтезируется значительно большее число аминокислот, в том числе и таких, которые не были обнаружены в качестве продуктов реакции в газообразных и водных смесях простого состава. Экспериментально доказано, что почти все аминокислоты, входящие в состав природных белков, можно получить в лаборатории при имитации условий первобытной Земли.

В разных условиях и при воздействии разными источниками энергии из формальдегида абиогенным путем удалось синтезировать приблизительно 30 видов моносахаров (гексоз, пентоз, тетроз, триоз). Абиогенный синтез низших жирных кислот был обнаружен уже в опытах С. Миллера. *Синтез жирных кислот*, содержащих до 12 углеродных атомов, продемонстрирован после воздействия электрическими разрядами на смесь метана и воды. Абио-

генное образование пуриновых оснований из-за относительной сложности строения их молекулы представлялось весьма сомнительным. Однако испанский исследователь Дж. Оро показал возможность синтеза аденина при нагревании водного раствора смеси HCN и NH₃. Позднее были получены абиогенным путем и другие пуриновые основания. Удалось также синтезировать урацил из простых органических молекул.

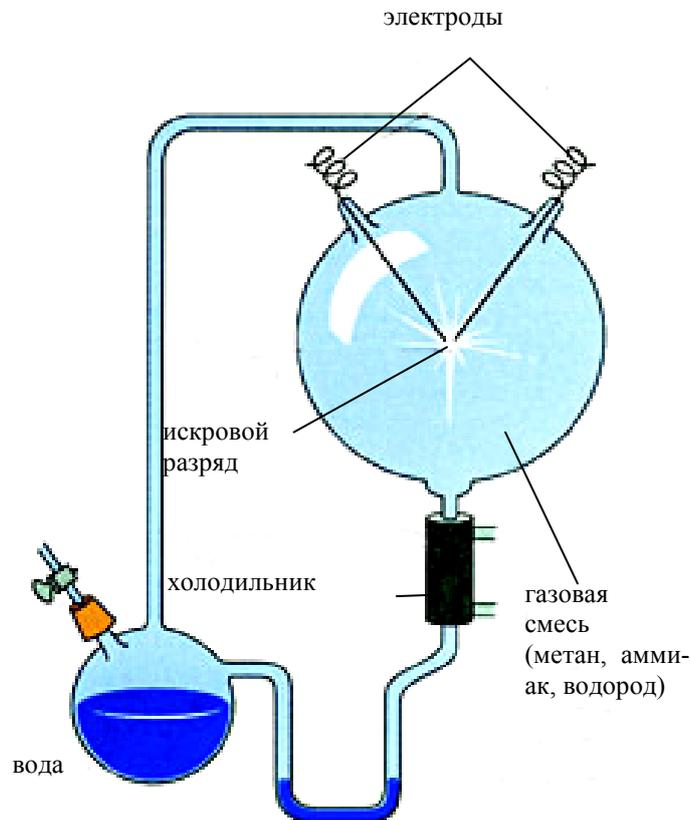


Рис. 4.1.28. Схема прибора С. Миллера

Важный шаг на пути химической эволюции – *синтез нуклеозидов и нуклеотидов*, в первую очередь адениновых. Американскому биохимику К. Поннамперума удалось показать, что при УФ-облучении смеси водных растворов аденина и рибозы при температуре 40 °С в присутствии фосфорной кислоты происходит реакция конденсации, приводящая к образованию аденозина. Если реакцию проводить при добавлении к реакционной смеси этилметафосфата, образуются также и нуклеотиды: АМФ, АДФ, АТФ. Функция фосфорных соединений в этих химических синтезах двоякая: они играют каталитическую роль и могут непосредственно включаться в продукты реакции. Абиогенный синтез АТФ, представляющий собой результат нескольких относительно простых химических реакций, говорит о возможном раннем появлении этого соединения. Первые живые структуры могли получать АТФ из окружающей среды.

Таблица 4.1

Абиогенный синтез аминокислот

Реагирующие вещества	Фаза	Источник энергии	Обнаруженные аминокислоты
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ , H ₂ O	Газовая	Электрические разряды	Аспарагиновая, аланин, глицин, диаминоянтарная, валин, гистидин, пролин, лизин, серин, аспарагин, аргинин, орнитин, глутаминовая, цистеин, таурин, цистамин
CO ₂ , NH ₃ , H ₂ , H ₂ O	Газовая	Электрические разряды	
CH ₄ , CO ₂ , NH ₃ , H ₂ , H ₂ O, CO, N ₂	Газовая	Рентгеновские лучи	
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Газовая	Ультрафиолет	
NH ₃ , HCN, H ₂ O	Водная	Тепло (70°)	
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	Газовая	<i>b</i> -лучи	
CH ₂ O, N ₂ , H ₂ O	Водная	Солнечный свет	
H ₂ S, NH ₃ , H ₂ O	Водная	Быстрые электроны	

Следующий этап предбиологической эволюции – дальнейшее усложнение органических соединений, связанное с *полимеризацией мономеров*. Все живые клетки состоят из четырех основных типов макромолекул: белков, нуклеиновых кислот, липидов и полисахаридов. Из них белки и нуклеиновые кислоты являются самыми сложными веществами клетки.

С. Фокс (S. Fox) осуществил *абиогенный синтез полипептидов*, состоящих из 18 природных аминокислот, с молекулярной массой от 3000 до 10 000 Да. Особенностью первичной структуры этих полимеров была обнаруженная у них определенная последовательность аминокислотных остатков в цепи, обусловленная, вероятно, структурными особенностями самих аминокислот. Полученные полимеры обладали многими свойствами, сближающими их с природными белками: служили источником питания для микроорганизмов; гидролизовались протеиназами; при кислотном гидролизе давали смесь аминокислот; обладали каталитической активностью и способностью к образованию микросистем, отграниченных от окружающей среды мембраноподобными поверхностными слоями. Из-за большого сходства с природными белками полипептиды, синтезированные С. Фоксом, были названы протеиноидами (белковоподобными веществами).

Принципиальная возможность образования *полинуклеотидов* без участия ферментов была показана Г. Шраммом. Образующиеся полимеры содержали от 60 до 200 нуклеотидов в цепи и имели молекулярную массу 15 000 – 50 000 Да. Так были получены полиадениловая, полиуридиловая, полицитидиловая кислоты и их сополимеры. Таким образом, экспериментально показано, что в условиях первобытной Земли был возможен химиче-

ский синтез биологически важных соединений (мономеров и полимеров), послуживших исходным материалом для построения всех организмов.

Химический синтез соединений углерода разной степени сложности мог привести только к накоплению органического вещества в гидросфере древней Земли. Для клеточной жизни характерно, что она всегда представлена в виде определенных структур, пространственно обособленных от внешней среды, но постоянно взаимодействующих с ней по типу открытых систем. Поэтому можно предполагать, что следующим этапом эволюции на пути возникновения жизни было формирование определенной *структурной организации* абиогенно синтезированных органических соединений. Этот этап эволюции также не является в настоящее время плодом умозрительных построений. Пространственно обособленные открытые системы можно получить экспериментальным путем из различных исходных компонентов.

С. Фокс, охлаждая растворенные в воде протеиноиды, получил микроскопические частицы, названные им *микросферами*, которые обладали определенной внутренней организацией и рядом интересных, с биологической точки зрения, свойств. Смешивание раствора гуммиарабика и желатины приводит к формированию другого вида микроскопических структур, названных *коацерватными каплями*. Позднее было показано, что коацерваты возникают в результате объединения различных полимеров, например полипептидов и полинуклеотидов, при этом для получения коацерватов основное значение имеет не специфичность внутримолекулярного строения образующих их компонентов, а степень их полимеризации. Такие пространственно обособленные открытые системы, построенные из полимеров, были названы *протоклетками*.

Протеиноидные микросферы имеют сферическую форму, диаметр их в зависимости от условий получения колеблется от 0,5 до 7 мкм ([рис. 4.1.29](#)). По величине и форме они напоминают кокковые формы бактерий, иногда образуют цепочки, похожие на цепочки стрептококков. Каждая микросфера содержит около 10^{10} молекул протеиноида. Протеиноидные микросферы обладают определенной стабильностью: не разрушаются при центрифугировании, в солевых растворах устойчивее многих препаратов коацерватных капель. Их стабильность позволила приготовить препараты для электронной микроскопии, на которых удалось рассмотреть некоторые детали ультраструктуры. При изменении условий внешней среды наблюдали движение материала внутри частицы от центра к периферии, деление микрочастицы и образование двойного пограничного слоя. Окрашивание, по Граму, обнаружило, что микросферы, образованные из кислых протеиноидов, грамотрицательны; микросферы, в состав которых входят в достаточном количестве основные протеиноиды, грамположительны. Из других свойств, присущих микросферам и представляющих интерес с эволюционной точки зрения, можно указать на существование у них барьеров с избирательной проницаемостью; способность к делению и почкованию: подвижность, возрастающую после добавления к суспензии микросфер АТФ; способность к наращиванию массы микрочастицы; тенденцию к контактированию друг с другом. В про-

теиноидных микросферах найдена ферментоподобная активность, которой обладали образующие их протеиноиды.

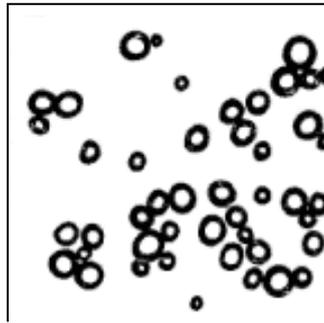


Рис. 4.1.29. Протеиноидные микросферы С. Фокса (по Fox, 1965)

Интенсивные исследования по изучению коацерватных капель как модели доклеточной организации были проведены А. И. Опариным с сотрудниками. Коацерватные капли оказались хорошей моделью *открытой системы*. Они способны поглощать из окружающей среды вещества и энергию, преобразовывать их в продукты синтеза или распада; продукты синтеза входят в состав капли, обеспечивая наращивание ее массы, а продукты распада выделяются в среду. Скорости ферментативных реакций в коацерватных каплях существенно выше, чем в гомогенных растворах. Особенно четко различие в скоростях проявляется при сочетании действия двух ферментов. Опыты с коацерватами показали важность *надмолекулярной* структурной организации и, в частности, ее значение для функционирования клеточных катализаторов.

Пространственно обособленные системы с определенным уровнем структурной организации приобрели новые свойства, отсутствующие у образующих их органических соединений. Эти свойства (зачатки метаболизма, способность к самоподдержанию структуры и наращиванию массы) присущи более высокому уровню организации материи, поэтому их можно рассматривать как зачатки тех свойств, дальнейшее развитие которых в совокупности привело к возникновению живых клеток.

Как из гипотетической протоклетки возникла первичная клетка, способная к самовоспроизведению, до сих пор не известно. В лабораторных условиях не удалось получить самореплицирующуюся систему из простых предшественников. Несомненно, определенную важность для зарождения первичной клетки имели следующие процессы: появление *асимметрии* живых организмов, возникновение и эволюция *каталитической активности* и *матричного синтеза*.

Возникновение оптической активности

Асимметричный синтез клеткой органических веществ происходит на базе уже существующей в них асимметрии. Таким образом, вопрос сводится к тому, как впервые возник асимметричный синтез. В современной литерату-

ре можно найти значительное количество гипотез, объясняющих происхождение оптической активности. Согласно одной из них возникновению жизни должно было предшествовать сильное нарушение зеркальной симметрии в виде скачкообразного перехода (как это имеет место при кристаллизации). По проведенным расчетам, в условиях первобытной Земли скачкообразный переход существовавших органических молекул из симметрического состояния в асимметрическое – событие весьма вероятное. Основные этапы процесса, по этим представлениям, следующие: первый этап – абиогенное образование и накопление органических молекул в виде рацемических смесей; следующий этап – нарушение зеркальной симметрии в рацемическом "бульоне" и формирование только одного типа асимметрических молекул: *L*-аминокислот и *D*-сахаров, из которых образуются короткие цепочки молекул – блоков будущих ДНК, РНК и белков. Принципиальное значение стереоизомерии в возникновении жизни заключается в том, что способностью к точной репликации (самовоспроизведению) и, следовательно, к передаче точной информации обладают только полимерные молекулы, построенные из асимметрических мономеров одного типа, т. е. только *L*-типа для аминокислот и *D*-типа для сахаров. Полинуклеотиды, синтезированные из мономеров разного типа, способностью к точной репликации не обладают.

Возникновение и эволюция каталитической активности

Первыми катализаторами, доступными для протоклеток, были относительно простые органические и неорганические соединения внешней среды. Хорошо известна способность солей ряда металлов ускорять реакции переноса водорода. Каталитическая активность этих неорганических соединений очень невысока. Оказалось, что ее можно существенно повысить при сочетании неорганических соединений с некоторыми органическими молекулами. Например, ионы железа могут в незначительной степени ускорять реакции переноса водорода. Если железо ввести в порфириновое кольцо, каталитическая активность этого комплекса будет в 1000 раз выше, чем ионов железа. Можно представить, что аналогичный путь усовершенствования простых катализаторов имел место в процессе эволюции протоклеток.

Примером комплексов, возникших в результате сочетания различных молекул (органических и неорганических), могут быть современные коферменты. Число известных коферментов невелико, но они являются универсальными, присущими всем живым организмам катализаторами. Универсальность современных коферментов говорит об их раннем возникновении в процессе формирования метаболического аппарата, а их стабильность на протяжении столь длительного процесса эволюции – о наилучшем из всех возможных вариантов соответствия выполняемым функциям. Протоклетки, будучи предельно гетеротрофными, вначале, вероятно, просто заимствовали сложные коферменты из внешней среды, и только значительно позднее у них (или у более совершенных клеток) развилась способность к самостоятельному синтезу коферментов.

Дальнейшее усложнение метаболизма потребовало более четкого согласования последовательностей составляющих его биохимических реакций. Коферменты, обладающие каталитической активностью, значительно более низкой, чем современные ферменты, и не обладающие свойством субстратной специфичности, на определенном уровне развития клеточного метаболизма не могли отвечать необходимым требованиям. Поэтому они были заменены или дополнены более мощными и совершенными катализаторами – ферментами. Скорости реакций, катализируемых ферментами, примерно в 10^{10} раз выше, чем скорости неферментативных реакций.

Вероятно, первым в процессе эволюции у предшественников современных ферментов появилось свойство каталитической активности, а свойство субстратной специфичности возникло значительно позднее. В качестве предшественников современных ферментов можно рассматривать простые пептиды, для которых показана способность ускорять определенные реакции, в частности, реакции гидролиза, аминирования различных соединений, а также реакции карбоксилирования α -кетокислот. Эволюция ферментных белков из предшественников – простых пептидов – прошла длительный путь в направлении наилучшего приспособления их первичной, вторичной и третичной структур к выполняемым функциям.

Возникновение матричного синтеза

Как известно, в современных клетках функции ДНК заключаются в получении, хранении и передаче информации последующим поколениям. Без ДНК и РНК невозможно точное воспроизведение всех свойств клетки, в основе которых лежит функционирование специфических белков. В модельных опытах были показаны относительная простота и легкость возникновения пространственно обособленных систем, построенных из протеиноидов, характеризовавшихся определенным постоянством аминокислотных последовательностей. Это могло служить указанием на то, что информация о полипептидах типа протеиноидов была заключена в них самих, а следовательно, подводило к следующему выводу: на начальном этапе эволюции протоклетки могли воспроизводиться и передавать информацию потомству без участия нуклеиновых кислот.

Дальнейшее усложнение структуры и совершенствование функции полипептидов приводило к появлению в них определенных аминокислотных группировок, которым в какой-то степени была присуща полезная для протоклетки каталитическая активность. Однако возникновение более "совершенного" полипептида создавало преимущество для породившей его протоклетки только в том случае, если появившееся определенное сочетание аминокислотных остатков в полипептиде могло быть передано дочерним протоклеткам. При отсутствии такой способности возникшее "удачное" сочетание аминокислотных остатков в полипептиде терялось при последующем разрастании протоклеток. Таким образом, для дальнейшей эволюции протоклеток необходимо было создание специального аппарата, который обеспечивал бы в ряду их поколений точное воспроизведение полипептидов с опреде-

ленно закрепленным расположением аминокислотных остатков. Это привело к формированию принципиально нового механизма синтеза – *матричного синтеза*, в основе которого лежит использование свойств нового класса органических соединений – *полинуклеотидов*.

Свойством полинуклеотидов, сформированных из одного типа асимметрических молекул, является способность к точному воспроизведению, основанная на принципе структурной комплементарности. В модельных опытах было показано, что полинуклеотидная цепь может служить матрицей, связывающей свободные нуклеотиды. При смешивании АМФ с полиуридиловой кислотой свободные молекулы АМФ связываются с остатками полиуридиловой кислоты при помощи водородных связей между комплементарными основаниями. В результате возникала спиральная структура. Точно так же наблюдали формирование устойчивой комплементарной спирали при смешивании полицитидиловой кислоты с гуанозинмонофосфатом. Для синтеза комплементарных полинуклеотидов необходимо было, чтобы между связанными с матрицей мононуклеотидами образовались межнуклеотидные связи. Экспериментально была показана принципиальная возможность возникновения таких связей без какого-либо участия ферментов. Таким образом, полинуклеотиды могли служить матрицей для неферментативного синтеза комплементарных полинуклеотидов.

До сих пор дискуссионным остается вопрос о том, на каком этапе эволюционного процесса нуклеиновые кислоты сформировались как *информационные* молекулы. Согласно одним представлениям на начальном этапе эволюции роль последних выполняли белковоподобные молекулы, и первые примитивные клетки функционировали без нуклеиновых кислот. Другая гипотеза исходит из того, что первыми возникли нуклеиновые кислоты, а позднее, на базе содержащейся в них информации, возникли белки (*гипотеза "генной жизни"*).

Эта гипотеза принадлежит американскому генетику Г. Мёллеру, высказавшему предположение, что "жизнь" началась с абиогенного образования гена или группы генов. Появление мембран и белков, обладающих каталитическими свойствами, имело место на более поздних этапах. В пользу этой гипотезы приводятся соображения, первое из которых основано на современном представлении о молекулярной структуре и самовоспроизведении вирусов, а второе – на полифункциональных свойствах мононуклеотидов. Хорошо известно, что нуклеотиды, помимо того, что составляют генетический аппарат клетки, принимают участие в разнообразных метаболических реакциях: служат переносчиками энергии (АДФ, АТФ), электронов и атомов водорода (НАД, НАДФ, ФМН, ФАД), сахаров, ацильных групп и др.

Формы жизни, возникшие на "белковой основе", были неустойчивыми из-за отсутствия системы передачи информации, использующей свойства нуклеиновых кислот, а "генная жизнь" не могла прогрессивно эволюционировать без участия белков, обладающих каталитическими свойствами. Как произошло возникновение формы жизни, в основе которой лежат белки и нуклеиновые кислоты, пока не известно. Ясно только, что "встреча" обоих

типов соединений положила начало пути эволюции, на котором произошло формирование механизмов синтеза белка и нуклеиновых кислот и кодовых взаимодействий между обоими механизмами.

Совершенствование способов получения энергии

Предположение, что в основе эволюции прокариот лежит совершенствование способов получения энергии, достаточно четко прослеживается на современном материале у эубактерий. Имеющиеся данные можно интерпретировать в эволюционном плане, если допустить, что существующие группы эубактерий дошли до нас в основном неизменными с того времени, когда они впервые были сформированы.

Представление о том, что первыми формами жизни были *анаэробы*, получающие энергию в процессе *брожения* за счет *субстратного фосфорилирования*, согласуется с общей теорией происхождения жизни, выдвинутой А.И. Опариным и Дж. Холдейном. Наиболее древними из существующих *эубактерий*, вероятно, являются группы организмов, получающие энергию в результате функционирования гликолитического пути сбраживания углеводов. Можно предполагать, что *гликолиз* – первый сформированный механизм получения клеточной энергии. (Вероятно, гликолизу – сложной системе последовательных ферментативных реакций – предшествовали более простые пути получения энергии. Однако нет четких доказательств существования среди современных эубактерий форм с энергетическим метаболизмом догликолитического типа). Основная проблема на этом этапе сводилась к тому, чтобы создать "ловушки" для возникающего при окислительных преобразованиях субстрата водорода.

Источником энергии и всех органических соединений, необходимых для построения веществ клетки, первоначально служили органические субстраты абиогенного происхождения. Поскольку извлечение энергии из органического субстрата (преимущественно углеводов) при его метаболизировании по гликолитическому пути было весьма незначительным, это привело к довольно быстрой переработке доступных органических субстратов и обеднению ими окружающей среды.

Поиск новых источников энергии и углерода привел к созданию метаболических систем, осуществляющих использование *света* и *углекислоты*. Важными моментами в формировании механизма использования световой энергии были: создание фоторецепторов, формирование фотосинтетической цепи переноса электронов и нового механизма фосфорилирования, сопряженного с переносом электронов, – *фотосинтетического фосфорилирования*. Использование углекислоты в качестве основного или единственного источника углерода привело к созданию эффективного циклического механизма ее фиксации – восстановительного *пентозофосфатного цикла*, расширившего конструктивные возможности живых организмов.

Таким образом, на этом этапе эволюции прослеживается четкая тенденция создания энергетических и конструктивных систем, обеспечивающих наибольшую независимость существующих эубактериальных форм от внеш-

ней среды. Вершина эволюции в этом направлении – *цианобактерии*, у которых такая независимость достигается максимально, в первую очередь за счет создания механизма, позволяющего использовать воду в качестве донора электронов. С цианобактериями связаны два момента, оказавшие решающее влияние на дальнейший ход эволюции эубактерий. Первый обусловлен появлением *молекулярного кислорода*, второй – тем, что цианобактерии явились на Земле первыми интенсивными *продуцентами органического вещества*.

Появление O_2 открыло новые возможности для совершенствования системы получения живой клеткой энергии из химических соединений. Формируется способ получения энергии, основанный на глубоком окислении неорганических и органических соединений окружающей среды. (Органические соединения – теперь соединения, имеющие биогенное происхождение.) Этот способ связан с созданием новой системы электронного транспорта, в принципе сходной, но не идентичной фотосинтетической системе переноса электронов, и сопряженного с ней механизма фосфорилирования – *окислительного фосфорилирования*. Последний, по современным представлениям, аналогичен механизму фотофосфорилирования. В группах эубактерий обнаружено огромное разнообразие типов жизни, у которых основным источником энергии служит окислительное фосфорилирование. Различия заключаются в природе доноров и акцепторов электронов. Таким образом, все современные способы получения энергии живыми организмами сформировались на уровне прокариотной клеточной организации, и их становление может быть прослежено в эубактериальной ветви. В процессе дальнейшей эволюции развитие получили только наиболее совершенные варианты.

В мире эукариот развились два полярных способа существования: *хемотрофия* и *фотолитоавтотрофия*. Первый лег в основу метаболизма представителей царств Animalia и Fungi, второй – Plantae. Все животные и грибы получают энергию в результате функционирования механизмов *субстратного* и *окислительного фосфорилирования*. Высшие растения сочетают оба типа метаболизма и получают энергию за счет функционирования всех механизмов фосфорилирования: фотосинтетического, субстратного и окислительного. Доминирующим у них является фотолитоавтотрофный тип метаболизма и сопряженный с ним механизм фотосинтетического фосфорилирования.

Уже к концу 50-х годов XX в. биологическая химия приобрела черты сложной комплексной науки, выводы которой имеют первостепенное значение для обширного круга вопросов. Для изучения закономерностей биохимических процессов и проникновения в сущность жизненных явлений биохимики используют достижения физики, общей, органической и физической химии, фармакологии, патофизиологии и других отраслей медицины, развитие которых теперь, в свою очередь, зависит от успехов биологической химии.

В рамках этой дисциплины началась дифференциация. Уточнение данных о деталях превращений химических веществ и о различиях в химическом составе организмов привели к возникновению сравнительной и эволюцион-

ной биохимии. Биохимия изучает также важнейшие формы организации материи – пограничную область между живой и неживой природой. В 1924 г. А. И. Опарин выдвинул теорию возникновения жизни на Земле, заложив основы нового направления биохимии.

Данные биохимии широко используются в сельском хозяйстве и медицине. Успехи в изучении последовательности процессов основного обмена веществ, прежде всего у микроорганизмов, позволили начиная с 40-х годов приступить к созданию микробиологической промышленности и выпуску антибиотиков, витаминов, органических кислот и аминокислот, некоторых органических полупродуктов и, наконец, кормовых белков.

Всем этим были заложены основы перехода биологической химии на новый, современный этап, характеризующийся комплексным подходом к изучению процессов, которые протекают в организме, в первую очередь биосинтетических и энергетических, и дальнейшим внедрением в эту науку методов и представлений физики и физической химии.

4.2. Микробиология и ее преобразующее воздействие на биологию

До конца XIX в. микробиология имела другое название – «*бактериология*». Только в 1897 г. Э. Дюкло, ученик и сотрудник Л. Пастера, предложил новое название – «*микробиология*», пользуясь при этом термином «микроб», впервые введенным в употребление в 1878 г. французским хирургом Шю Седийо. Рождению бактериологии как самостоятельной научной дисциплины предшествовал длительный период умозрительных, а затем эмпирических представлений о природе явлений, связанных с деятельностью микроорганизмов. В основе поисков, приведших к возникновению бактериологии, издавна лежали три главные проблемы: причины возникновения различных заболеваний, природа процессов брожения и гниения, источник появления мельчайших живых существ. Результаты исследований этих проблем и составили тот фундамент, на котором возникла бактериология.

Выдающиеся открытия в области микробиологии произошли во второй половине XIX в. На смену *описательному морфолого-систематическому* изучению микроорганизмов, господствовавшему в первой половине XIX в., пришло *физиологическое* изучение микроорганизмов, основанное на точном эксперименте. Оценивая успехи, достигнутые микробиологией во второй половине XIX в., французский исследователь П. Таннери (P. Tannery) в работе «Исторический очерк развития естествознания в Европе (1300–1900)» писал, что перед лицом бактериологических открытий история других естественных наук за последние десятилетия XIX столетия кажется несколько бледной. Успехи микробиологии в этот период непосредственно связаны с новыми идеями и методическими подходами, внесенными в микробиологические исследования Л. Пастером. К концу XIX в. намечается *дифференциация микробиологии* на ряд направлений: общая, медицинская, почвенная.

С начала XX в. продолжается дальнейшая дифференциация микробиологии. От нее отпочковываются новые научные дисциплины (вирусология, микология) со своими объектами исследования, выделяются направления, различающиеся задачами исследования: *общая микробиология, техническая, сельскохозяйственная, экологическая, медицинская, генетика микроорганизмов*. Рассмотрим основные вехи в развитии микробиологии.

4.2.1. Открытие микроорганизмов

Первым человеком, увидевшим микроорганизмы, был голландец *Антоний ван Левенгук* (*Antony van Leeuwenhoek*), мануфактурщик из Дельфта ([рис. 4. 2.1](#)).

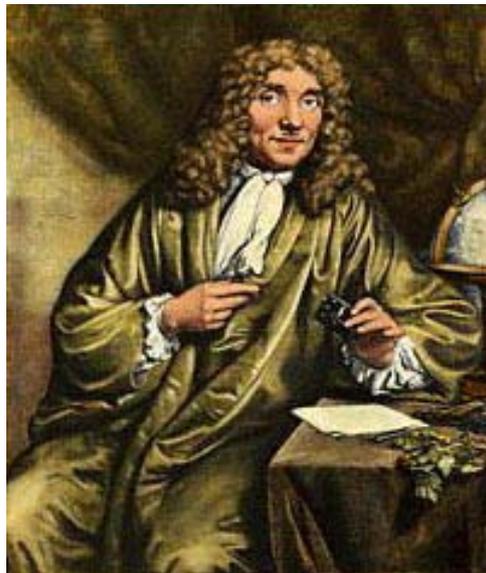


Рис. 4.2.1. Антоний ван Левенгук (*Antony van Leeuwenhoek*, 1632–1723)

Заинтересовавшись строением льняного волокна, он отшлифовал для себя несколько грубых линз. Позднее А. ван Левенгук увлекся этой тонкой и кропотливой работой и достиг большого совершенства в деле изготовления линз, названных им «микроскопиями». По внешней форме это были одинарные двояковыпуклые стекла, оправленные в серебро или латунь (то, что мы теперь называем «лупы»), однако по своим оптическим свойствам линзы А. ван Левенгука, дававшие увеличение в 200—270 раз, не знали себе равных, так как даже теоретический предел увеличения двояковыпуклой линзы – 250–300 раз ([рис. 4. 2.2](#)).

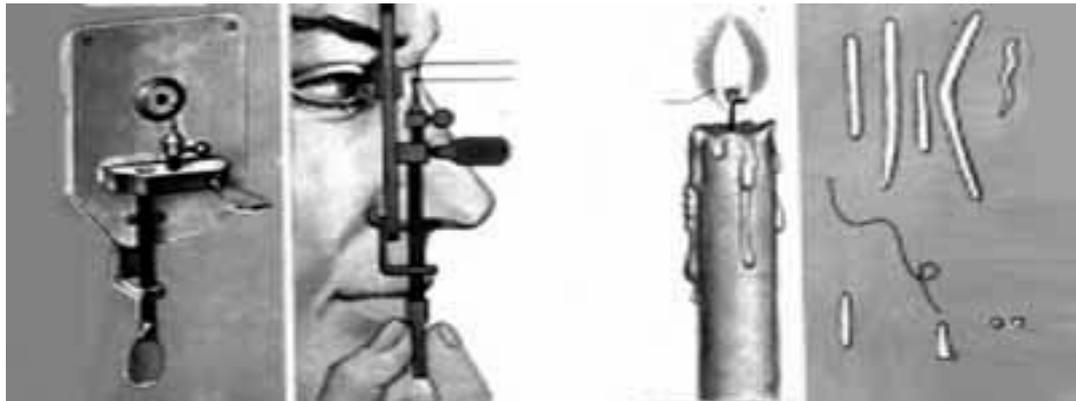


Рис. 4.2.2. Микроскоп Левенгука (а) и способ его использования (б). Изображения бактерий, которые Левенгук увидел под микроскопом (в). Этот маленький микроскоп – подлинный оптический шедевр XVII в. Металлическая пластина, миниатюрная сферическая линза диаметром до 2–3 мм, закрепленная в центре этой пластины, и маленькая игло- лочка – вот и все его устройство. Но этот микроскоп позволил получить увеличение до 300 раз и открыть микромир на кончике иглы. Тайну создания линзы с таким большим увеличением Левенгук унес с собой. Только спустя почти три столетия ученые раскрыли ее, рассмотрев микроскоп Левенгука через другой микроскоп

Обладая природной любознательностью, А. ван Левенгук с интересом рассматривал все, что попадалось под руку: воду из пруда, зубной налет, настоей перца, слюну, кровь и многое другое. Результаты своих наблюдений он начал посылать в Лондонское Королевское общество, членом которого впоследствии был избран. Всего А. ван Левенгук написал в это общество свыше 170 писем, а позднее завещал ему 26 своих знаменитых «микроскопий». Вот выдержка из одного письма: «24 апреля 1676 г. я посмотрел на... воду под микроскопом и с большим удивлением увидел в ней огромное количество мельчайших живых существ. Некоторые из них в длину были раза в 3–4 больше, чем в ширину, хотя они и не были толще волосков, покрывающих тело вши... Другие имели правильную овальную форму. Был там еще и третий тип организмов – наиболее многочисленный – мельчайшие существа с хвостиками». Сопоставив описание, приведенное в этом отрывке, и оптические возможности имевшихся в распоряжении А. ван Левенгука линз можно сделать заключение, что в 1676 г. ему впервые удалось увидеть *бактерии* (рис. 4.2.3).

А. ван Левенгук повсюду обнаруживал микроорганизмы и пришел к выводу, что окружающий мир густо заселен микроскопическими обитателями. Все виденные им микроорганизмы, в том числе и бактерии, А. ван Левенгук считал маленькими животными, названными им «анималькулями», и был убежден, что они устроены так же, как и крупные организмы, т. е. имеют органы пищеварения, ножки, хвостики и т. д.

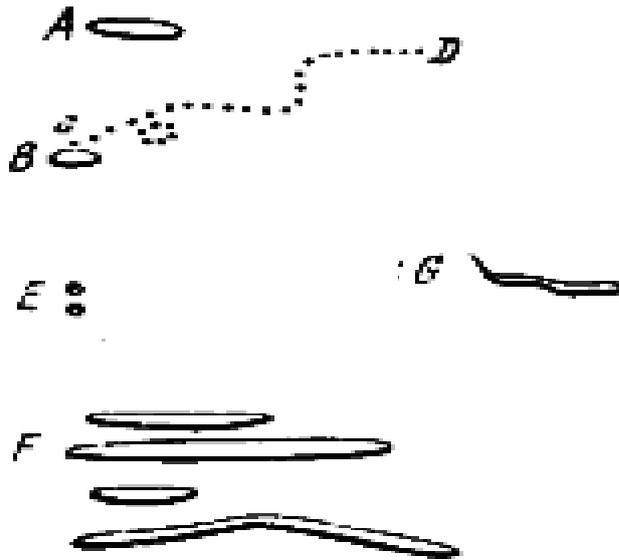


Рис. 4.2.3. Рисунок бактерий А. ван Левенгука

Открытия А. ван Левенгука были настолько неожиданными и даже фантастическими, что на протяжении почти 50 последующих лет вызывали всеобщее изумление. Дальнейшее систематическое изучение окружающей природы с помощью совершенствовавшихся микроскопов подтверждало обнаруженное А. ван Левенгуком повсеместное распространение микроорганизмов.

4.2.2. Учения о брожениях, открытие анаэробноза

Явления *брожения* и *гниения* привлекали к себе внимание исследователей с древних времен. Первые попытки выяснить природу процессов брожения были сделаны в Средние века алхимиками. Термин «брожение» (*fermentatio*) для обозначения всех процессов, идущих с выделением газа, впервые употребил голландский алхимик **Я.Б. ван Гельмонт** (рис. 4.2.4). Позднее брожения стали выделять из группы химических процессов, сопровождающихся газовыделением. Для обозначения материальной движущей силы брожения, его активного начала использовали термин «фермент». Взгляд на брожение и гниение как на чисто *химические* процессы был сформулирован в 1697 г. немецким врачом и химиком **Г.Э. Шталем** (рис. 4.2.5). По представлениям Г. Шталя, брожение и гниение – это химические превращения, идущие под влиянием молекул «*фермента*», которые передают присущее им внутреннее активное движение молекулам сбраживаемого субстрата, т. е. выступают в качестве своеобразных катализаторов реакции. Однако эта точка зрения принималась не всеми исследователями.



Рис. 4.2.4. Ян Баптист ван Гельмонт (*J. B. van Helmont*, 1577–1644).



Рис. 4.2.5. Георг Эрнест Шталь (*G.E.Stahl*, 1660–1734).

Одна из первых догадок о связи описанных А. ван Левенгуком «глобул» (дрожжей) с явлениями брожения и гниения принадлежит французскому натуралисту **Ж.Л.Л. Бюффону** (рис. 4.2.6). Весьма близко подошел к пониманию роли дрожжей в процессе брожения французский химик **А.Л. Лавуазье**, изучавший количественно химические превращения сахара при спиртовом брожении (рис. 4.2.7). В 1793 г. он писал: «Достаточно немного пивных дрожжей, чтобы... дать первый толчок к брожению: оно потом продолжается само собой. Я доложу в другом месте о действии фермента в целом». Однако сделать это ему не удалось: А. Лавуазье стал жертвой террора французской буржуазной революции.

С 30-х годов XIX в. начинается период интенсивных микроскопических наблюдений. В 1827 г. французский химик Ж. Б. Демазьер (*J.B. Demazier*, 1783–1862) описал строение организмов (дрожжей), формирующих пленку на поверхности пива. Однако в работе Ж.Б. Демазьера нет никаких указаний на возможную связь процесса брожения с развивающейся на поверхности бродящей жидкости пленкой.



Рис. 4.2.6. Жорж Луи Леклерк Бюффон (*G.L.L. Buffon*, 1707–1788).



Рис. 4.2.7. Антуан Лоран Лавуазье (*A. L. Lavoisier*, 1743–1794).

Спустя 10 лет французский ботаник Ш. Каньяр де Латур (*Ch. Cagniard de Latour*, 1777–1859) предпринял тщательное микроскопическое изучение осадка, образующегося при спиртовом брожении, и пришел к выводу, что он состоит из живых существ, жизнедеятельность которых и является причиной брожения. Почти одновременно немецкий естествоиспытатель Ф. Кютцинг (*F. Kützing*, 1807–1893), исследуя образование уксуса из спирта, обратил внимание на слизистую массу, имеющую вид пленки на поверхности жидкости. Изучая эту массу, Ф. Кютцинг установил, что она состоит из микроскопических живых организмов и имеет непосредственное отношение к накоплению уксуса в среде. К аналогичным выводам пришел другой немецкий естествоиспытатель Т. Шванн (*Th. Schwann*, 1810–1882). Таким образом, Ш. Каньяр де Латур, Ф. Кютцинг и Т. Шванн независимо друг от друга и почти одновременно пришли к заключению о связи процессов брожения с жизнедеятельностью микроскопических живых существ.

Однако идеи о биологической природе «фермента» брожения, высказанные тремя исследователями, не получили признания. Более того, они бы-

ли подвергнуты суровой критике со стороны приверженцев теории физико-химической природы брожения, обвинивших своих научных противников в «легкомыслии в выводах» и отсутствии каких-либо доказательств, подтверждающих эту «странную гипотезу». Господствовавшей оставалась теория физико-химической природы процессов брожения.

Человеком, который своими работами положил начало современной микробиологии, был выдающийся французский ученый *Луи Пастер* (рис. 4.2.8). Научная деятельность Л. Пастера многогранна и охватывала все основные проблемы того времени, связанные с жизнедеятельностью микроорганизмов.



Рис. 4.2.8. Луи Пастер (*Louis Pasteur*, 1822–1895)

Изучая молочнокислое, спиртовое, маслянокислое брожение, Л. Пастер выяснил, что эти процессы вызываются определенными видами *микроорганизмов* и непосредственно связаны с их жизнедеятельностью. Позднее, изучая «болезни» вина, болезни животных и человека, он экспериментально установил, что их «виновниками» также являются микроорганизмы. Таким образом, Л. Пастер впервые показал, что микроорганизмы – это *активные формы*, полезные или вредные, энергично воздействующие на окружающую природу, в том числе и на человека.

Принципиально важным не только для микробиологии, но и для более глубокого понимания сущности живого в его разнообразных проявлениях было открытие Л. Пастером у микроорганизмов новых типов жизни, не похожих на те, которые имеют место в мире растений и животных. В 1857 г. Л. Пастер при изучении спиртового брожения установил, что оно – результат жизнедеятельности дрожжей без доступа кислорода. Позднее при изучении маслянокислого брожения он обнаружил, что возбудители брожения вообще отрицательно относятся к кислороду и могут размножаться только в условиях, исключающих его свободный доступ. Таким образом, Л. Пастер обнаружил существование «жизни без кислорода», т. е. *анаэробный способ существования*. Он же ввел термины «аэробный» и «анаэробный» для обозначения жизни в присутствии или в отсутствие молекулярного кислорода.



Рис. 4.2.9. Фердинанд Юлиус Кон (1828–1898)

Теория Пастера и его эксперименты вызвали интенсивный интерес к бактериологии. Немецкий ботаник **Фердинанд Юлиус Кон** (*Ferdinand-Julius Cohn*) (рис. 4.2.9) в юности интересовался микроскопированием растительных клеток. Он, в частности, показал, что протоплазмы растительной и животной клеток идентичны. В 1860-х годах он обратился к бактериям и в 1872 г. опубликовал трехтомные наблюдения над микроорганизмами, которые пытался классифицировать на роды и виды. По этой причине Кона можно считать основоположником науки бактериологии.

4.2.3. Опровержение Л. Пастером теории самопроизвольного зарождения микроорганизмов

В 1859–1860 гг. Французская академия назначила премию за экспериментальное разрешение вопроса о возможности самозарождения жизни в наши дни. Эту премию в 1862 г. получил Л. Пастер. Ученому удалось показать, что в случаях, когда исследователи считали самозарождение доказанным, в действительности имело место несовершенство методики. Появление микробов в прокипяченном бульоне объяснялось тем, что сосуды с бульоном или не были защищены от проникновения микроорганизмов из воздуха, или не были достаточно обеззаражены.

Л. Пастер провел эксперимент, соперничающий по своей простоте со знаменитым опытом Ф. Реди, опровергшим самозарождение представителей макромира. Л. Пастер кипятил в колбе различные питательные среды. Предвидя возражение виталистов, что «жизненная сила», превращающая неживое в живое, не может проникнуть в запаянную колбу, он соединил колбу с наружным воздухом длинной S-образно изогнутой трубкой. Микроорганизмы и

их споры оседали на стенках трубки и не проникали в питательную среду. Несмотря на доступ воздуха самозарождения не наблюдалось ([рис. 4.2.10](#)).

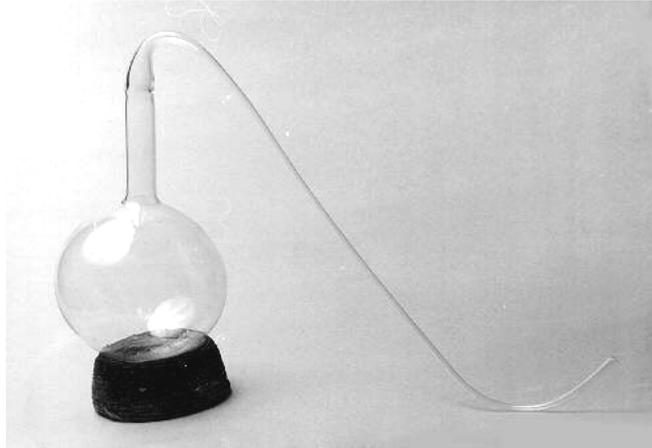


Рис. 4.2.10. Пастеровская колба с S-образным горлом, предохраняющим прокипяченный бульон от попадания микроорганизмов из воздуха

Предположение Дж. Нидхэма, что прокипяченный бульон теряет способность поддерживать жизнь, Л. Пастер опроверг тем, что в подобный бульон он бросал ватку, через которую перед тем пропускал воздух, после чего легко можно было наблюдать развитие микробов в этом бульоне.

Итак, опытами Л. Пастера было показано, что даже самые крошечные живые существа не могут самопроизвольно зарождаться. Вместе с тем ученый не затрагивал вопроса о происхождении жизни на Земле – он никоим образом не касался проблемы, могли ли живые организмы возникать из неживой материи в отдаленные геологические времена, в других условиях.

4.2.4. Формирование представлений о микробной природе инфекционных заболеваний. Подтверждение Л. Пастером микробной теории инфекционных заболеваний

Еще древнегреческий врач *Гиппократ* (ок. 460–377 до н. э.) высказывал предположение о том, что заразные болезни вызываются невидимыми живыми существами. *Авиценна* (ок. 980–1037) в «Каноне медицины» писал о «невидимых» возбудителях чумы, оспы и других заболеваний. Подобные мысли можно обнаружить и в трудах итальянского врача, астронома и поэта *Дж. Фракастро* (*J. Fracastro*, 1478–1553). В том, что инфекционные болезни вызываются живыми микроскопическими существами, был глубоко убежден русский врач-эпидемиолог *Д.С. Самойлович* (1744–1805), пытавшийся под микроскопом обнаружить возбудителя чумы, однако возможности существовавших тогда микроскопов не позволили ему этого сделать. В 1827 г. итальянский естествоиспытатель *А. Басси* (*A. Bassi*, 1773–1856), изучая заболевание шелковичных червей, обнаружил передачу болезни при переносе микроскопического грибка от больной особи к здоровой. Таким образом, А. Басси

впервые удалось экспериментально установить *микробную* природу этого заболевания.

Несмотря на блестящие догадки отдельных ученых и опыты А. Басси в целом представление о микробной природе инфекционных болезней в течение долгого времени не получало признания. Подавляющее большинство исследователей были убеждены в том, что причинами всех заболеваний являются нарушения течения химических процессов в организме. Однако острый интерес к изучению инфекционных заболеваний и совершенствование микроскопической техники приводили к быстрому накоплению данных, говорящих об участии микробов в инфекционных заболеваниях.

Теория, необходимость которой давно назрела, родилась у Пастера. В 1865 г. шелковая индустрия на юге Франции понесла большие потери: некая болезнь убивала шелкопряда. Разобраться с проблемой пригласили Пастера. При помощи микроскопа он обнаружил, что на черве живет крошечный паразит, заражавший непосредственно листья шелковицы, которыми питались черви. Решение Пастера было хотя и ужасающим для шелководов, но рациональным: уничтожить больные колонии червя. Шелковичная индустрия была спасена.

Пастер предположил, что если одна инфекционная болезнь может быть вызвана микроорганизмами, то это, вполне вероятно, относится и к другим. Заболевание может распространяться через кашель, насморк, поцелуи, испражнения; могут быть заражены вода и пища. В каждом случае микроорганизмы, вызывающие заболевание, переходят от больного организма к здоровому. И сам врач, контактируя с больными, может быть первым разносчиком заболевания.

Последнее заключение сделал венгерский врач *Игнац Филипп Земмельвейс* (Ignaz Philipp Semmelweis, 1818–1865). Не зная об открытиях Пастера, он отметил, что заболеваемость и смертность среди рожениц в больницах Вены была гораздо выше, чем среди женщин, рожавших дома при помощи неграмотных, как правило, повивальных бабок. Значит, разносчиками заболевания являлись сами врачи. Он настоял на том, чтобы врачи, приближаясь к роженице, дезинфицировали руки. Смертность упала, однако оскорбленные врачи-акушеры «выжили» его из сферы своей деятельности, и смертность рожениц вновь поднялась. Земмельвейс умер побежденным и не увидел торжества своей правоты (примерно в это же время в США врач и поэт *Оливер Уэнделл Холмс* (Oliver Wendell Holmes, 1809–1894) вел такую же кампанию против грязных рук врачей – и тоже вызвал целый поток оскорблений и выпадов против себя).

Однако наука шла вперед, и условия работы врачей и ученых постепенно менялись. Консервативно настроенные постепенно также сменили позиции. Во время русско-французской войны Пастеру удалось убедить военных врачей в необходимости кипячения инструментов и стерилизации бинтов. В числе первых, кто оценил значение открытий Л. Пастера, был английский хирург *Дж. Листер* (J. Lister, 1827–1912). Он понял, что причина

большого процента смертных случаев после операций – заражение ран бактериями из-за незнания, во-первых, и несоблюдения, во-вторых, элементарных правил антисептики. Так как Листер считал, что большинство бактерий патогенно, то у него возникла идея введения так называемого «спрея», который должен был создавать вокруг раны *антисептический* слой воздуха. Для этой цели Листером был создан особый распылитель, который разбрызгивал вокруг мелкие капельки карболовой кислоты. Пульверизатор для карболовой кислоты сначала имел очень простую конструкцию, а затем все более и более усложнялся (рис. 4.2.11). Работа с ним требовала большого напряжения от хирурга и делала невозможной работу без ассистентов. При операциях приходилось перетаскивать спрей из помещения в помещение. Это вызывало насмешки со стороны противников антисептического метода, которые прозвали спрей «ослиной машиной». Дж. Листер впервые ввел в медицинскую практику методы предупреждения подобного заражения ран, заключавшиеся в обработке всех хирургических инструментов карболовой кислотой и разбрызгивании ее в операционной во время операции. Таким путем он добился существенного снижения числа смертельных исходов после операций.

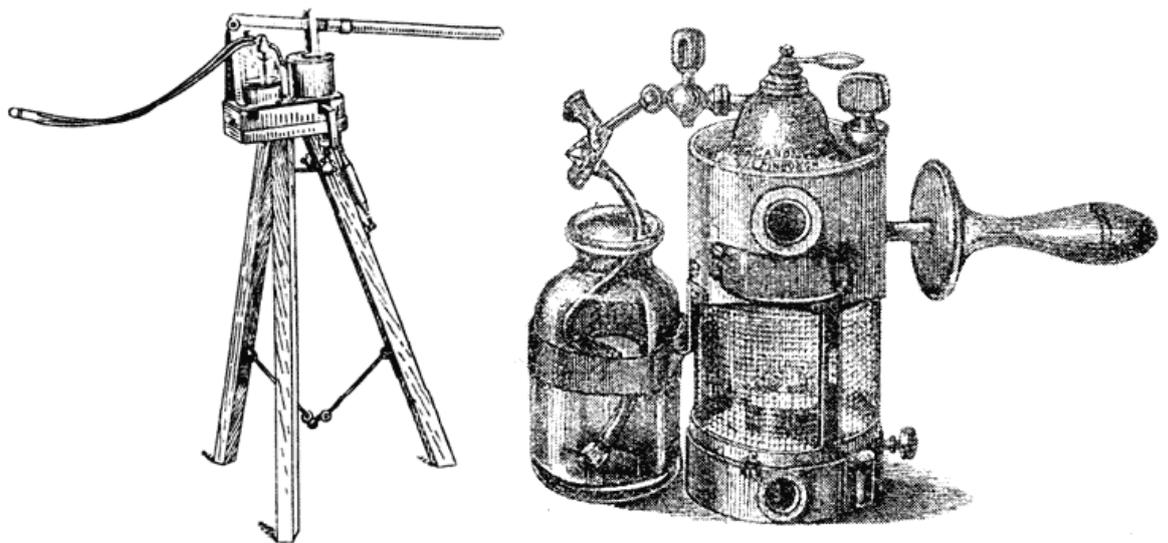


Рис. 4.2.11. Листеровские пульверизаторы – «спрей» и «ослиная машина»

Таким образом, работы Л. Пастера в области изучения инфекционных болезней животных и человека (болезнь шелковичных червей, сибирская язва, куриная холера, бешенство) позволили ему не только выяснить природу этих заболеваний, но и найти способ борьбы с ними. Поэтому мы с полным правом можем считать, что своими классическими работами по изучению инфекционных болезней и мер борьбы с ними Л. Пастер положил начало развитию *медицинской микробиологии*.

Работы Л. Пастера были по достоинству оценены его современниками и получили международное признание. В 1888 г. для ученого на средства, со-

бренные по международной подписке, был построен в Париже научно-исследовательский институт, носящий в настоящее время его имя. Л. Пастер был первым директором этого института. Открытия Л. Пастера показали, как разнообразен, необычен, активен невидимый простым глазом микромир и какое огромное поле деятельности представляет его изучение.

4.2.5. Золотой век медицинской микробиологии

Одним из основоположников медицинской микробиологии наряду с Л. Пастером явился немецкий микробиолог **Р. Кох** (рис. 4.2.12), занимавшийся изучением возбудителей инфекционных заболеваний. Свои исследования Р. Кох начал, будучи сельским врачом, с изучения сибирской язвы и в 1877 г. опубликовал работу, посвященную возбудителю этого заболевания – *Bacillus anthracis*. Вслед за этим внимание Р. Коха привлекла другая тяжелая и широко распространенная болезнь того времени – *туберкулез*. Кох выращивал бактерию на твердом геле наподобие желатина (для которого позднее стали использовать агар-агар – вещество, выделяемое из водорослей). Это дало эффект: в жидкости бактерии разных видов интенсивно смешиваются, поэтому затруднительно определить, какой именно вид дает заболевание.

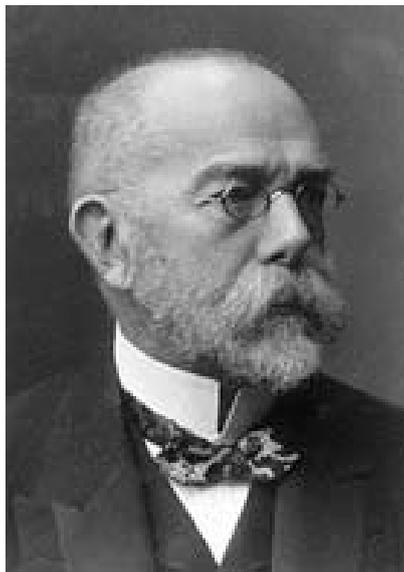


Рис. 4.2.12. Роберт Кох (*R. Koch*, 1843–1910)

Если распределить (размазать) культуру бактерий по твердой поверхности, изолированная культура будет многократно делиться, производя многочисленные новые клетки, которые уже образуют четкие колонии. Хотя культура может быть смесью многих видов бактерий, одна колония будет образовывать чистый штамм. Если именно эта разновидность бактерий в эксперименте даст заболевание, то уже не останется сомнений, что именно она ответственна за него.

Первоначально Кох поместил гель на гладкое стекло, однако его помощник **Юлиус Ричард Петри** (1852–1921) предложил плоскую, круглую в сечении чашку со стеклянной крышкой. С тех пор в бактериологии пользуются этими чашками Петри ([рис. 4.2.13](#)).



Рис. 4.2.13. Обильный рост на чашке Петри бактерий из биоптата стенки тонкого кишечника

Работая с чистыми штаммами, Кох вывел ряд правил для выявления микроорганизмов, вызывающих конкретное заболевание, вошедших в науку под названием *«правил Коха»* (1882): 1) подозреваемый микроорганизм должен регулярно обнаруживаться в случае болезни; 2) он должен быть изолирован в чистую культуру; 3) эта чистая культура, введенная в восприимчивый организм, должна вызывать у него ту же болезнь; 4) тот же микроорганизм должен быть вновь изолирован из зараженного животного.

Кох с помощниками выявил множество возбудителей, и наивысшей точкой в профессиональной деятельности Коха было выделение в 1882 г. возбудителя туберкулеза, который в его честь был назван *«палочкой Коха»* ([рис. 4.2.14](#)). В 1905 г. за исследование туберкулеза Р. Коху была присуждена Нобелевская премия. Ему принадлежит также открытие возбудителя холеры.

Родоначальником русской микробиологии является **Л.С. Ценковский** (1822–1887). Объектом его исследований были микроскопические простейшие, водоросли, грибы. Л.С. Ценковский открыл и описал большое число простейших, изучал их морфологию и циклы развития. Это позволило ему сделать вывод об отсутствии резкой границы между миром растений и животных. Л.С. Ценковский интересовался проблемами медицинской микробиологии. Им была организована одна из первых Пастеровских станций в

России и предложена вакцина против *сибирской язвы* (так называемая «*живая вакцина Ценковского*»).



Рис. 4.2.14. Морфология колонии *Mycobacterium tuberculosis*. До сих пор колонии микобактерии туберкулеза отличают от других микроорганизмов по бесцветной неровной поверхности. Иллюстрация: Олег Сендюрев/«Вокруг света» по микрофотографии *Mycobacterium tuberculosis* Dr. George Kubica/CDC и иллюстрации Земли F. Espenak/GSFC/NASA

4.2.6. Фагоцитарная концепция И.И. Мечникова

Основоположником медицинской микробиологии справедливо считают также **И.И. Мечникова** ([рис. 4.2.15](#)). И.И. Мечников был разносторонним исследователем, но основные свои научные интересы он сосредоточил на проблеме изучения взаимоотношений хозяина и микроорганизма-паразита. В 1883 г. И. И. Мечников создал **фагоцитарную теорию иммунитета**. И. И. Мечников показал, что защита организма от болезнетворных микроорганизмов – сложная биологическая реакция, в основе которой лежит способность белых кровяных телец (**фагоцитов**) захватывать и разрушать посторонние тела, попавшие в организм.



Рис. 4.2.15. Мечников Илья Ильич (1845–1916).

Фундаментом для создания теории фагоцитоза послужила сравнительно-эволюционная трактовка явлений внутриклеточного пищеварения у одноклеточных и воспаления и иммунитета у высших животных. Исследуя в 1865 г. низших червей – земляных планарий, И. И. Мечников обратил внимание на то, что у них пищеварение осуществляется всегда внутриклеточно, поскольку они не обладают пищеварительной полостью. Спустя 10 лет, изучая в 1875 г. различные виды губок, он убедился в том, что процессы внутриклеточного пищеварения происходят с помощью особых подвижных клеток. Накапливая все больше и больше таких фактов, И. И. Мечников установил, что внутриклеточное пищеварение имеется у низших червей, кишечнополостных, иглокожих, у некоторых других видов животных. Он сделал вывод о том, что подвижные клетки, осуществляющие внутриклеточное пищеварение, могут играть и роль *защиты* организма от вредных микробов.

Для решения вопроса, могут ли подвижные клетки защищать сложные многоклеточные организмы от различных вредных воздействий, он поставил следующий опыт: ввел в прозрачное тело личинки морской звезды шип розы и проследил, будет ли шип окружен подвижными клетками и сколь скоро они способны противодействовать вредным влияниям внешней среды. Шип розы, погруженный в тело морской звезды, вскоре оказался облепленным подвижными клетками, стремящимися преодолеть его вредное воздействие на тело морской звезды. Продолжая наблюдения, И.И. Мечников сделал вывод, что в многоклеточных организмах подвижные клетки сложных организмов поглощают и переваривают вредные для организма частицы и вещества, которые получили название фагоцитов, или «клеток-пожирателей».

Обращаясь впоследствии к вопросам патологии человека, И. И. Мечников убедился в том, что заноза, введенная под кожу, вызывает воспалительную реакцию, а нередко и нагноение, причем к очагу воспаления устремляется огромное количество подвижных клеток, преимущественно лейкоцитов. Поскольку воспаление связано с проникновением в организм патогенных микробов, а сама воспалительная реакция протекает при обязательном участии лейкоцитов и других подвижных клеток, из этого следует вывод, что воспаление – это своего рода защитная фагоцитарная реакция организма.

Фагоцитарные клетки выполняют роль защитников организма от патогенных микробов, благодаря чему *воспаление* носит характер *защитной реакции*. Эти данные, полученные И.И. Мечниковым, имели огромное значение для общей патологии. Течение инфекционной болезни, ее исход зависят от того, насколько энергично и успешно фагоциты преодолевают деятельность патогенных микробов, проникших в организм. С помощью многочисленных, тщательно продуманных экспериментов И. И. Мечников обосновал положение, что степенью фагоцитарной активности лейкоцитов и неподвижных клеток организма, находящихся в костном мозгу, печени, селезенке и в соединительной ткани, определяется состояние невосприимчивости (*иммунитет*) организма к инфекциям.

Первые основы фагоцитарной теории иммунитета были представлены И. И. Мечниковым в его докладе «О целебных силах организма», с которым он выступил на съезде русских врачей и естествоиспытателей, состоявшемся в 1883 г. в Одессе. Мечников провел огромное количество экспериментов, чтобы выяснить роль фагоцитов в борьбе организма с инфекцией. Он установил, что фагоцитарной активностью у высших позвоночных животных обладают не только *микрофаги*, т. е. подвижные белые кровяные клетки (*лейкоциты*), но и *макрофаги* – большие неподвижные клетки, фиксированные в костном мозгу, печени, селезенке и в соединительной ткани (рис. 4.2.16).

Факты, характеризующие защитную природу воспаления и роль фагоцитоза в процессах невосприимчивости организма к инфекциям, были описаны И.И. Мечниковым во множестве научных работ, важнейшие из которых «Лекции о сравнительной патологии воспаления» (1892) и «Невосприимчивость к инфекционным болезням» (1901).

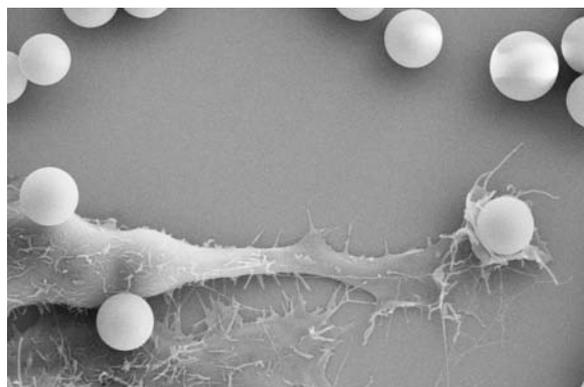


Рис. 4.2.16. Электронная фотография макрофага

Приступая к исследованию невосприимчивости организма к патогенным микробам, И. И. Мечников был уверен в том, что чем сильнее развита фагоцитарная активность лейкоцитов к возбудителю сибирской язвы у мышей и морских свинок, тем меньше они восприимчивы к этой инфекции. В другой серии опытов Мечников показал, что если кролику привить ослабленную культуру сибиреязвенных бактерий, то у него развивается сильнейший фагоцитоз, способный предохранить животное от заражения высокой вирулентной дозой тех же микробов. Важнейшие положения фагоцитарной теории подтверждали все новые и новые факты. Однако, наряду с признанием, эта теория вызывала и ряд протестов. Особенно ожесточенным нападкам фагоцитарная теория Мечникова подверглась со стороны немецкой школы микробиологов, крупнейшими представителями которой были Кох, Баумgarten, Бухнер, Циглер. Эти ученые считали, что организм освобождается от инфекции при помощи собственных жидкостей и соков, т. е. тех защитных гуморальных веществ, которые могут содержаться у невосприимчивых животных и людей в сыворотке крови, спинномозговой жидкости, лимфе, тканевой жидкости. Эти ученые утверждали, что фагоцитарные клетки лишены всякой защитной роли. С помощью тщательно проведенных экспериментов И. И. Мечников разбил все доводы своих противников и нашел новые убедительные доказательства в пользу роли фагоцитарных клеток (микрофагов и макрофагов) в преодолении инфекционного процесса и предупреждении инфекции. Бурная полемика по поводу фагоцитарной теории развернулась на международных гигиенических и медицинских конгрессах (Берлин, 1890; Лондон, 1891; Будапешт, 1894; Париж, 1900).

На протяжении многих лет И. И. Мечников и его многочисленные ученики (А. М. Безредка, Я. Ю. Бардах, В. К. Высокович, Л. А. Тарасевич, Г. Н. Габричевский, Н. Я. Чистович, Д. К. Заболотный и др.) вели борьбу в защиту теории фагоцитоза. Ими было показано, что каждый из известных в то время видов иммунитета – *бактерицидный, антитоксинный, бактериолитический* – носят лишь частный характер, а защитное действие фагоцитов имеет универсальное значение для борьбы организма с большинством инфекционных заболеваний.

Вклад И. И. Мечникова в науку был оценен его современниками. В 1909 г. за исследования по фагоцитозу И. И. Мечникову была присуждена Нобелевская премия.

4.2.7. Развитие гуморальной теории иммунитета

Одновременно с фагоцитарной теорией иммунитета значительной поддержкой пользовалась *гуморальная теория иммунитета*, сущность которой сводилась к признанию защитного действия бактерицидных веществ *плазмы крови и лимфы*. Разновидностями гуморальной теории иммунитета являются теории бактерицидного, антитоксинного и бактериолитического

иммунитета. Гуморальная теория иммунитета долгое время находилась в противоречии с клеточной теорией Мечникова.

Бактерицидные свойства сыворотки крови особенно подробно изучал немецкий микробиолог и гигиенист **Г. Бухнер** (*Hans Buchner*, 1850–1902), который утверждал, что нет различия в бактерицидной активности сыворотки и свежей крови. Вещество, за счет которого создается бактерицидность сыворотки, он назвал алексином.

В последующем это направление активно развивалось в трудах сотрудников Р.Коха – А. Френкеля, Э. Беринга, Ш. Китазато, показавших, что сыворотка крови иммунизированных животных обладает свойствами предохранять их от токсического действия некоторых патогенных микробов, т. е. обладает антитоксическими свойствами. Активное использование крови против микроорганизмов началось после опубликования работ двух ассистентов Коха – немецких бактериологов **Эмиля Адольфа фон Беринга** (*Emil Adolf von Behring*, 1854–1917) и **Пауля Эрлиха** (*Paul Ehrlich*, 1854–1915). Фон Беринг обнаружил, что можно делать инъекции животным определенной бактерией, заставив организм вырабатывать против нее антитела, которые будут концентрироваться в жидкой составляющей крови (кровяной сыворотке). Если сыворотку затем взять от подопытного животного, то можно сделать «прививку» другому животному, у которого появится иммунитет к данной болезни. В 1890 г. Э. Беринг продемонстрировал разрушение патогенных бактерий в изолированных кровеносных сосудах, лишенных крови, но заполненных плазмой.

Фон Берингу также пришла идея попытаться делать прививку сывороткой детям, больным дифтерией – смертельной болезнью, свирепствовавшей в те годы. Давно было установлено на практике, что если ребенок выживал в борьбе с заболеванием, то он получал на всю жизнь иммунитет. Но зачем было подвергать детей риску и выжидать, когда организм сам выработает антитела? Почему не взять антитела, выработанные организмом животного, и не сделать инъекцию этой сывороткой ребенку? Такие прививки хорошо себя зарекомендовали во время эпидемии дифтерии 1892 г.

Эрлих, работая вместе с фон Берингом, выработал точные дозы и методику прививки. После успешного дуэта между ними произошла размолвка, и впоследствии Эрлих работал один, продолжая активно развивать теорию антитоксической природы иммунитета. Именно его можно назвать основателем **серологии** – науки о методике применения сыворотки крови.

В 1895 г. немецкий бактериолог **Р. Пфейффер** (*Richard Pfeiffer*, 1858–1945) совместно с русским врачом **В.И. Исаевым** (1854–1911) показали, что свежая культура холерного вибриона, введенная в брюшную полость иммунизированного животного, растворяется в ней. Это явление, получившее название «феномен Исаева–Пфейффера», оказалось сугубо специфичным по отношению к различным видам возбудителей и составило сущность бактериолитического иммунитета.

4.2.8. Практическое применение иммунизации и химиотерапии

До начала XIX в. врачи оставались бессильны перед лицом инфекционных болезней и эпидемий. Одной из опаснейших болезней была *оспа* (рис. 4.2.17). Однако переболевшие оспой получали устойчивость к заражению ею на всю жизнь. По этой причине любая атака оспы была благоприятной для подвергшихся ей, но оставшихся в живых. В таких странах, как Турция и Китай, были сделаны попытки «уловить» болезнь и даже сделать прививки материалом, добытым из оспин. Риск был страшно велик, поскольку иногда привитые умирали.



Рис. 4.2.17. Гравюра конца XV в. Врачи оказывают помощь больным оспой

В первой половине XVIII в. прививки были впервые введены в Англии, однако не были приняты. Английский врач *Эдуард Дженнер* (рис. 4.2.18) пересмотрел вопрос о прививках и взял на вооружение народное поверье о том, что переболевший в результате заражения от рогатого скота коровьей оспой (мягкой болезнью, по симптомам напоминающей человеческую оспу) на всю жизнь получает иммунитет. Дженнер решил проверить это утверждение. В 1796 г., взяв жидкий материал из оспины на руке молочницы, больной коровьей оспой, он привил его некоему мальчику. Два месяца спустя он повторил прививку мальчику, однако уже вакциной человеческой оспы. Мальчик не заболел. В 1798 г. врач опубликовал результаты своих экспериментов. Именно Дженнер ввел термин «*вакцинация*», который происходит от латинского «*вакка*» – «корова».



Рис. 4.2.18. Эдвард Дженнер (*Edward Jenner*, 1749–1823) – основоположник научного метода оспопрививания

Вакцинация распространилась по Европе моментально, и болезнь была побеждена. Оспа стала первой серьезной болезнью человечества, над которой до сих пор сохраняется строгий контроль ([рис. 4.2.19](#)).



Рис. 4.2.19. Али Маалин из Мерки (Сомали) – последняя в мире зарегистрированная жертва эпидемической оспы

Несмотря на то, что невосприимчивость человека к повторному заражению после перенесенного инфекционного заболевания была доказана и активно использовалась, однако природа этого явления оставалась непонятной и после того, как были разработаны и широко применялись прививки против ряда инфекционных заболеваний. Только гораздо позже стало известно, что объясняется эффект вакцинации наличием такого утонченного антибактериального оружия, как **иммунитет**, когда организм сам вырабатывает некоторые молекулы (**антитела**), которые можно использовать для уничтожения болезнетворных микроорганизмов либо их нейтрализации. Например, когда организм вырабатывает антитела против коровьей оспы и использует их в борьбе против оспы человеческой.

Теперь эта победа могла быть утверждена не только через атаку против болезни, но против микроорганизмов, которые вызывали заболевания. Пастер доказал наличие иммунитета на примере вакцинации скота против *сибирской язвы* – смертельной болезни, уносившей ежегодно большое поголовье. Пастер выявил возбудителя сибирской язвы ([рис. 4.2.20](#)). Он достаточно дол-

го нагревал штамм этой бактерии, чтобы убить ее способность заражать. Такие неопасные, уже «мертвые» вакцины просто самим фактом присутствия в организме побудят его вырабатывать антитела, которые могут быть использованы против активных и смертельно опасных бактерий.

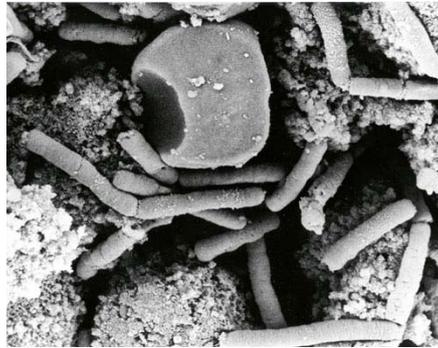


Рис. 4.2.20. Бактерии сибирской язвы

В 1881 г. Пастер провел драматический эксперимент. Он инокулировал части поголовья овец «мертвую», неактивную сыворотку язвы, другую же часть поголовья оставил непривитой. Все овцы, которым была сделана вакцинация, выжили, невакцинированные — заболели и погибли. Такие же результаты были получены Пастером относительно куриной холеры и страшного заболевания бешенства — болезни «бешеных собак».

В дальнейшем оказалось, что борьба с бактериальными заболеваниями во многом проще, чем с вирусными. Во-первых, бактерии проще размножаются в культуре, они более уязвимы. Живя вне клетки, они производят ущерб организму, отнимая у него питание либо высвобождая токсины. Однако их метаболизм (химический механизм) отличается от метаболизма клеток хозяина в нескольких аспектах. Поэтому всегда есть шанс, что они будут уязвимы к фармацевтическим средствам, разрушающим их метаболизм без серьезного повреждения клеток хозяина.

Начало использования *химических средств* против заболевания относится к далеким временам в истории человечества. С давних времен были известны лекари-травники. Их искусство передавалось из поколения в поколение. Использование *хинина* против малярии — самый известный пример «народного средства», которое со временем было принято на вооружение официальной медициной. С приходом синтетических химических средств возможность их использования расширилась: теперь против каждой болезни можно было использовать свое лекарство.

Например, немецкий бактериолог *Пауль Эрлих* (рис. 4.2.21) работал в свое время над красками, окрашивающими бактерии, и поскольку эти краски смешивались с некоторыми компонентами бактериальной клетки, они повреждали рабочий механизм клетки. Эрлих, понимая это, надеялся выявить краситель, достаточно сильно повреждающий клетки бактерий. И он его открыл: это был *трипановый красный*, уничтожающий трипаносом (простейших, вызывавших многие болезни, в том числе сонную болезнь).



Рис. 4.2.21. Пауль Эрлих (*Paul Ehrlich*, 1854–1915)

Эрлих продолжал свои исследования, предположив, что способность повреждать клетки возбудителя связана с атомом азота в составе молекулы химиката. По химическим свойствам атомы мышьяка схожи с атомами азота, однако дают более сильный токсический эффект. Он экспериментировал с мышьяксодержащими органическими веществами, опробуя их один за другим. В 1909 г. один из его помощников обнаружил, что вещество с номером 606 очень эффективно против сифилиса. Это вещество было названо *сальварсаном* (в наши дни чаще именуется арсфенамином) ([рис. 4.2.22 – 4.2.23](#)).

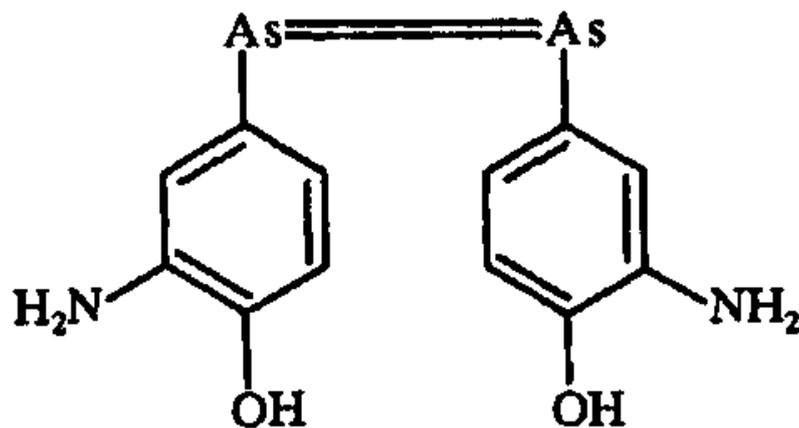


Рис. 4.2.22. Химическая структура сальварсана (по П. Эрлиху)

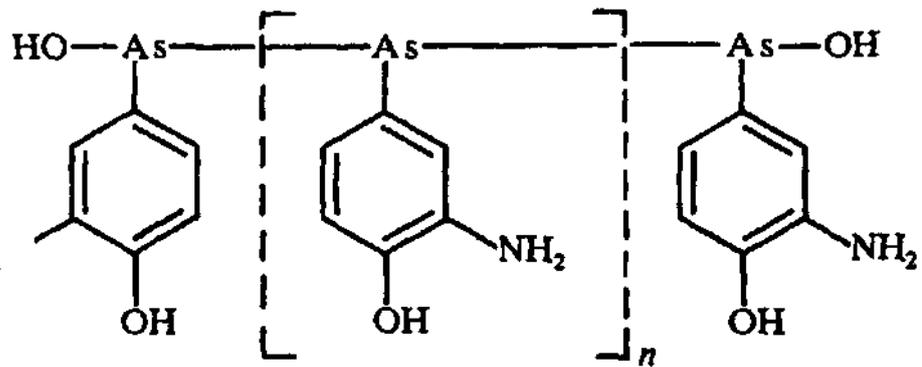


Рис. 4.2.23. Реальная структура сальварсана. В 1949 г. советский химик М. Крафт показал, что арсеносоединения не содержат и не могут содержать связи $As=As$. Он установил, что сальварсан представляет собой смесь полимергомологических соединений.

Трипановый красный и сальварсан положили начало *химиотерапии* (излечению при помощи химических средств). Появилась надежда, что вскоре после этого будут обнаружены аналогичные средства практически против всех болезней. К сожалению, по прошествии нескольких десятилетий список применяемых в химиотерапии средств не пополнился.

Лишь в 1932 г. немецкий врач и биохимик *Герхард Домагк* (*Gerhard Domagk*, 1895–1964), работая над красителями, обнаружил, что инъекции красителя с коммерческим названием пронтозил убивают стрептококки. Он попытался поставить опыт с использованием пронтозила для людей. Его собственная дочь вскоре заразилась стрептококком после неудачной инъекции. Не помогало ничего, пока Домагк в отчаянии не опробовал свое средство на ребенке. Дочь быстро выздоровела. К 1935 г. мир узнал о новом лекарстве.

Вскоре группа французских бактериологов обнаружила, что действующее вещество в пронтозиле – сульфаниламид. Лекарство было названо чудом. Оно побеждало ряд смертельно опасных заболеваний, в частности пневмонию.

4.2.9. Открытие антибиотиков

Наибольший успех ждал химиотерапию не в отношении синтетических веществ вроде арсфенамина и сульфаниламида, но в отношении натуральных продуктов. Американский микробиолог *Рене-Жюль Дюбо* (*Dubos, René Jules*, 1901–1982) работал над почвенными микроорганизмами. Почва принимала на себя сотни и тысячи трупов естественно умерших животных со всеми заболеваниями – и все же не была резервуаром инфекции. Очевидно, она обладает некими антибактериальными агентами. (Такие агенты позже были названы *антибиотиками*.)

В 1939 г. Дюбо выделил первый антибиотик – *тиротрицин* – из почвенной бактерии. Антибиотик не был очень эффективен, однако вызвал жи-

вой интерес ученых. Десятилетие до того шотландский бактериолог **Александр Флеминг** (рис. 4.2.24) написал интересный обзор, который теперь был вновь актуален. В 1928 г. Флеминг на некоторое время оставил непокрытой крышкой культуру стафилококка. Вернувшись к работе, он уже готов был выбросить чашку с культурой, когда заметил, что на колонии бактерий попала плесень и что в этих местах пятна колоний растворились. Флеминг выделил плесень и идентифицировал ее: это был грибок *Penicillium notatum*, обычная плесень, часто встречающаяся на хлебе (рис. 4.2.25). Флеминг решил, что плесневым грибком выделяется какой-либо компонент, останавливающий рост бактерий. Он назвал это вещество **пенициллином**. Он доказал, что вещество не вредит белым кровяным тельцам и другим клеткам человеческого организма.

В 1939 г., благодаря работам Дюбо, интерес к пенициллину вновь возродился. Разразившаяся Вторая мировая война подстегнула разработку лекарства против бактериологического инфицирования ран. Австралийский патолог **Хувард Уолтер Флори** (Howard Walter Florey, 1898–1968) вместе с биохимиком **Эрнстом Борисом Чейном** (Ernst Boris Chain, 1906–1979) выделили пенициллин, определили его структуру и поставили его производство на промышленную основу. К концу войны они работали во главе большой англо-американской совместной лаборатории. Успех пришел незамедлительно. Пенициллин был и остается основным оружием против инфекции.



Рис. 4.2.24. Александр Флеминг (*Alexander Fleming*, 1881–1955)

После войны были обнаружены и разработаны для производства другие антибиотики. Американский бактериолог **Зельман Абрахам Ваксман** (Selman Abraham Waksman, 1888–1973) систематизировал *почвенные* микроорганизмы. В 1943 г. он выделил эффективный антибиотик против бактерий, не повреждаемых пенициллином. В 1945 г. он вышел на мировой рынок под названием **стрептомицин**.

В 1950-х годах были обнаружены так называемые антибиотики широкого спектра действия. Это – **тетрациклины**, выступавшие под торговыми марками «ахромицин» и «ареомицин».

Рис. 4.2.25. Плесневый грибок *Penicillium notatu*

Бактериальные инфекции были взяты под контроль, причем в таком масштабе, о котором люди и не мечтали поколение назад. Тем не менее будущее не представлялось в розовом цвете. Естественный отбор работает таким образом, что выживают штаммы бактерий, устойчивые к антибиотикам. Поэтому со временем антибиотики становятся менее устойчивыми. Конечно, разрабатываются новые эффективные антибиотики. Однако эта битва с бактериями и не проиграна – но не будет выиграна, вероятно, никогда.

Различные химиотерапевтические агенты не поражают вирусы. Вирусы размножаются внутри живых клеток и могут быть уничтожены химической атакой только при уничтожении самой клетки. Однако можно направить атаку против многоклеточного существа – носителя вируса. Например, вирус тифа переносит человеческая вошь, избавиться от которой тяжелее, чем от москита. Поэтому в Первую мировую войну тиф унес больше жизней, чем артиллерия с обеих сторон.

4.2.10. Разработка методов микробиологических исследований

Развитие научных представлений о микроорганизмах сопровождалось созданием новых принципов и методов микробиологических исследований.

Первые практические указания о способах культивирования микробов и защиты от внесения посторонней микрофлоры появились в ходе изучения проблемы самозарождения. Это – *стерилизация питательных сред* путем кипячения, применение асбестовых и ватных пробок для закупоривания сосудов, способы *химической* и *термической очистки* вводимого в сосуды воздуха и т.д. Наиболее значительными в этом отношении были работы английского физика **Д. Тиндаля** ([рис. 4.2.26](#)), предложившего метод определения степени насыщенности воздуха микроорганизмами. Разрабатывая этот метод, Тиндаль опирался на работы Пастера.



Рис. 4.2.26. Джон Тиндаль (John Tyndall, 1820–1893)

В основе методов Тиндаля лежала способность мельчайших частиц и пылинок рассеивать луч света, который благодаря этому становится видимым – явление, получившее название «*эффект Тиндаля*» (рис. 4.2.27). В 1869 г. он показал, что воздух становится «оптически пустым», т. е. стерильным, при его фильтровании через плотную ватную пробку. Он не вызывает загнивания питательных сред. В 1877 г. Тиндаль обнаружил, что терморезистентность одного и того же вида микробов изменяется в зависимости от стадии его развития. Исходя из этого положения Тиндаль разработал метод фракционной стерилизации сред, заключающийся в их периодическом прогревании. Этот метод, названный *тиндализацией*, нашел затем широкое применение в микробиологии.

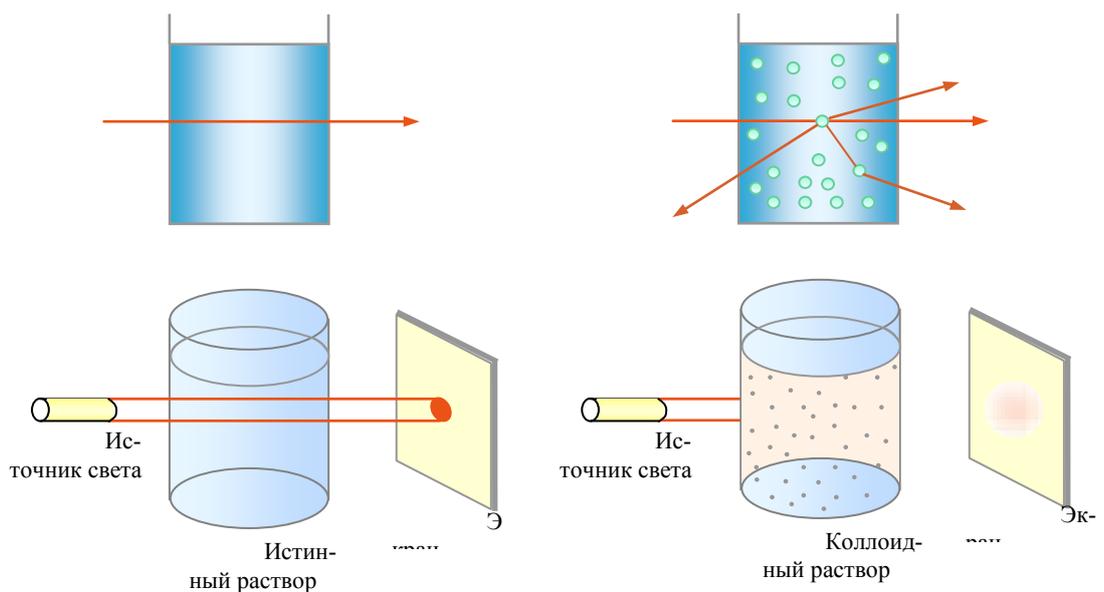


Рис. 4.2.27. Эффект Тиндаля

Значительное совершенствование методов микробиологических исследований произошло в ходе изучения этиологии инфекционных болезней. По-

пытки определения специфических возбудителей и изучения их особенностей способствовали созданию разнообразных методов культивирования микробов, среди которых наиболее важными оказались методы *выделения чистых культур*. Впервые на принципиальную возможность выделения болезнетворных микробов и «инфузорий» в чистые культуры указал в 1840 г. *Я. Генле*.

В 1876 г. *К. Виттандини*, а вслед за ним *Э.Клебс* и *О.Брефельд* разработали метод использования *желатины* в качестве плотной питательной среды. Этот метод наряду с методом выращивания микробов на *агар-агаре*, который в 1883 г. ввела в практику *А. Хессе*, положил начало широкому применению *плотных прозрачных естественных питательных сред* для культивирования микробов. Изготовление *жидких* питательных сред, сначала синтетических, было начато в 1858 г. *Пастером* в его исследованиях молочнокислого брожения. Изобретение методов стерилизации открыло возможность использования жидких естественных питательных сред. Изготовление *Пастером* мясного бульона с добавлением в него *пептона* (МПБ) положило начало широкому применению жидких культуральных сред. Оно послужило основой для создания (*Л. Пастер*) и дальнейшего совершенствования (*Э. Клебс*, *Г. Галлир*, *Дж. Листер*) *метода разведения*, широко вошедшего в практику выделения чистых культур.

Наиболее ценный вклад в развитие техники микробиологических исследований внесли *Р. Кох* и его школа. В 1882 г. *Кох* соединил преимущества непрозрачных плотных сред (пространственное расположение колоний) и прозрачных жидких сред в едином *методе плотных прозрачных сред*. Введением этого метода был создан простейший способ получения чистых культур микробов. Изготовление других плотных сред по принципу *Коха* – *МПЖ (мясопептонная желатина)* и *МПА (мясопептонный агар)* в совокупности с изобретением *Г. Гаффки* и *Ф. Лефлера* – культивирование микробов на *предметном стекле* (или в *чашках Петри*) – имело огромное значение для всего развития микробиологии.

Столь же перспективными оказались и созданные в 1887–1890 гг. *С. Н. Виноградским* *метод элективных культур* и *метод обогатительных культур* *Бейеринка* (1890). Для выделения в лабораторных условиях группы бактерий с определенными свойствами русский микробиолог *С. Н. Виноградский* (1856–1953) предложил создавать специфические (*элективные*) условия, дающие возможность преимущественного развития данной группы организмов. *С. Н. Виноградский* предположил, что среди микроорганизмов есть виды, способные усваивать молекулярный азот атмосферы, являющийся инертной формой азота по отношению ко всем животным и растениям. Для выделения таких микроорганизмов в питательную среду были внесены источники углерода, фосфора и другие минеральные соли, но не добавлено никаких соединений, содержащих азот. В результате в этих условиях не могли расти микроорганизмы, которым необходим азот в форме органических или неорганических соединений, но могли расти виды, обладавшие способностью фиксировать азот атмосферы. Именно так *С. Н. Виноградским* в 1893 г. был

выделен из почвы анаэробный азотфиксатор, названный им в честь Л. Пастера *Clostridium pasteurianum*.

Большое значение для прогресса микробиологии имела также разработка *методов окрашивания и фиксации* микробов. Они совершенствовались параллельно с развитием этих методов в гистологии, цитохимии и т. д. Так, способ избирательного обесцвечивания окрашенных тканей спиртом, введенный в 1869 г. гистологом А. Беттчером, нашел широкое применение и в микробиологии. Дифференцированное окрашивание различных форм микробов стало применяться после исследований К. Вейгерта, которому в 1871 г. удалось окрасить кокковидные зооглеи аммиачным кармином, а также после работ Эберта, который в 1872 г. окрашивал кокки гематоксилином. В 1875 г. Вейгерт впервые разработал метод окрашивания бактерий анилиновыми красками. С тех пор этот метод широко применяется в микробиологии.

На основе учета избирательной восприимчивости микробов к основным анилиновым краскам и невосприимчивости к кислым анилиновым краскам П. Эрлих предложил в 1886 г. использовать феномен окрашивания не только для их дифференцированного окрашивания, но и в качестве реактива на самое присутствие микробов.

Принципиальное значение получил метод окрашивания микробов, разработанный в 1884 г. **Г. Грамом** (рис. 4.2.28). Сущность его состояла в выделении промежуточного состояния окрашивания между максимальным окрашиванием (генцианвиолетом) и обесцвечиванием препарата под действием сначала йода (раствор люголя), а затем спирта с последующей дополнительной окраской (везувином). Микробы, воспринимающие дополнительное окрашивание, стали считаться *грамотрицательными*, неокрашивающиеся везувином и сохраняющие первое окрашивание (генцианвиолетом) – *грамположительными* (рис. 4.2.29). Отношение микробов к окрашиванию по Граму является постоянным признаком и широко применяется как *систематический признак*.



Рис. 4.2.28. Ганс Христиан Иоахим Грам (*Hans Christian Joachim Gram*, 1853–1938)

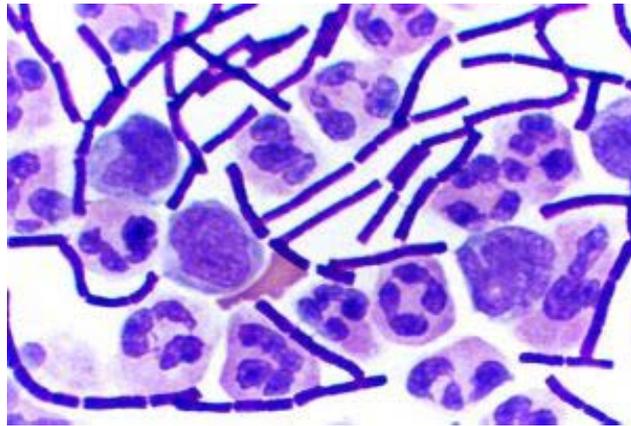


Рис. 4.2.29. Грамположительные бактерии сибирской язвы (пурпурные палочки) в спинномозговой жидкости

Основными методами современных микробиологических исследований являются: *микроскопия* (световая, люминесцентная, электронная, лазерная); *выделение чистых культур* и *контролируемое культивирование*; *аналитические* методы (физиолого-биохимические, генетические и т.д.); *молекулярно-биологические* методы (в том числе обнаружение микроорганизмов без выделения в чистые культуры).

4.2.11. Изучение участия микробов в природных процессах

Наряду с медицинской микробиологией в конце XIX в. сформировалось новое – *экологическое* направление микробиологии, связанное с изучением деятельности микробов в *природных* условиях и выяснением их роли в *круговороте веществ* в природе. Основой для развития экологического направления послужили идеи Пастера.

Центральное положение среди объектов изучения на первом этапе развития этого направления занимали почвенные микроорганизмы. Уже в 60–70-х годах XIX в. идея об активной роли специфических почвенных микроорганизмов в генезисе почв и водоемов имела значительное число сторонников среди агрохимиков и агрономов.

Идеи Пастера оказались настолько плодотворными, что на их основе за короткий срок были открыты и изучены основные группы микроорганизмов, осуществляющих круговорот азота, углерода, серы, железа и других элементов. При этом, как правило, экологические исследования сопровождалось широким изучением физиологических особенностей открываемых микроорганизмов, что способствовало одновременно развитию физиологического направления в микробиологии.

Сообщения о фактах участия микроорганизмов в природных процессах превращения веществ стали независимо друг от друга появляться в различных странах. Так, в 1877 г. французские химики Т. Шлезинг и А. Мюнц, исходя из гипотезы об «организованных ферментах», экспериментально дока-

зали, что процесс нитрификации, считавшийся чисто химическим, является по своей природе микробиологическим, а английский бактериолог Р. Уорингтон уже в 1884 г. попытался выделить возбудителей нитрификации в чистые культуры. В 1882 г. французские исследователи Дегерен, Гайон и Дюпети установили микробиологический характер процесса денитрификации, а в 1884 г. Дегерен показал, что анаэробное разложение растительных остатков в природе осуществляется с помощью микроорганизмов.

В становлении и развитии экологического направления в микробиологии и изучении природных микробиологических процессов большая заслуга принадлежит русским ученым, которые также опирались на открытия Пастера.

Ученик Л. С. Ценковского **М.С. Воронин** в 1867 г. описал клубеньковые бактерии, которые, как показали в 1884–1886 гг. Гельригель и Вильфарт, осуществляют фиксацию атмосферного азота. В чистую культуру их выделил **М. Бейеринк**, в 1901 г. **П.А. Костычевым** была разработана *теория микробиологической природы почвообразовательного процесса*, и его по праву можно считать одним из основателей русской **почвенной микробиологии**. Введенный им новый, биологический подход к изучению почв основывался на учете первостепенного значения для образования почв высших, а затем низших растений – водорослей, грибов и бактерий.

Идея о важнейшей роли микроорганизмов в круговороте веществ в природе была впервые высказана **В.Л. Омелянским** (1909). Он же представил схемы круговорота веществ в природе, указав, что путь к познанию закономерностей круговорота состоит в изучении морфологии, физиологии и экологии микроорганизмов. Омелянский провел детальное изучение жизнедеятельности микроорганизмов, принадлежащих к различным эколого-физиологическим группам: участвующих в круговороте азота – нитрификаторов и азот-фиксаторов; осуществляющих круговорот серы – гнилостных и сульфат-редуцирующих, бесцветных, окрашенных и тионовых бактерий; играющих важную роль в круговороте железа – железобактерий; обеспечивающих круговорот углерода – разложение и синтез органических соединений.

Трудами С. Н. Виноградского, В. Л. Омелянского, М. Бейеринка и других была доказана важнейшая роль микроорганизмов в геохимических процессах и установлено их огромное геологическое значение.

4.2.12. Открытие хемосинтеза. Создание почвенной и экологической бактериологии

Большой вклад в развитие общей микробиологии внесли **С.Н. Виноградский** (рис. 4. 2.30) и голландский микробиолог **М. Бейеринк** (рис. 4.2.31). Оба много и плодотворно работали в разных областях микробиологии. Впитав идеи Л. Пастера о многообразии форм жизни в микромире, С. Н.

Виноградский ввел *микрoэкологический* принцип в исследование микроорганизмов.

Пользуясь изящными методическими приемами, в основу которых был положен микрoэкологический принцип, С.Н. Виноградский выделил из почвы микроорганизмы, представляющие собой совершенно новый тип жизни и получившие название *хемолитоавтотрофных*. В качестве единственного источника углерода для построения всех веществ клетки хемолитоавтотрофы используют углекислоту, а энергию получают в результате окисления неорганических соединений серы, азота, железа, сурьмы или молекулярного водорода. Так было открыто явление, названное Виноградским «*минеральным дыханием*», или, по его терминологии 1922 г., *аноргоксидацией*, а согласно современной терминологии этот процесс называется *хемосинтезом*.



Рис. 4.2.30. Сергей Николаевич Виноградский (1856–1953)

Концепция хемоавтотрофного обмена веществ получила особенно убедительные доказательства и развитие в исследованиях Виноградского, посвященных возбудителям нитрификации – одного из важнейших почвенных процессов. Предположив, что в основе жизнедеятельности этих бактерий лежит процесс окисления аммиака (первая фаза нитрификации) и нитритов (вторая фаза нитрификации), Виноградский раскрыл особенности физиологии нитрифицирующих бактерий, длительное время ускользавшие от внимания его предшественников по изучению нитрификации – Р. Уорингтона, П. Франклэнда и др.

На среде, освобожденной от органических примесей (среда из кремнекислого геля), Виноградский выделил чистые культуры нитритных и нитратных бактерий. Путем точных количественных определений он доказал, что нитрифицирующие бактерии обладают способностью к хемосинтезу, т. е. к синтезу органических соединений за счет энергии химического окисления минеральных веществ.

В работах по физиологии хемоавтотрофных бактерий Виноградский развивал идею экологического подхода к изучению жизнедеятельности мик-

робов в лабораторных условиях. Он неизменно подчеркивал, что только строгий учет экологических особенностей свободноживущих микроорганизмов позволяет раскрыть сущность их физиологии. Результаты исследований физиологии клубеньковых, а также целлюлозоразлагающих бактерий, возбудителей мочки льна и т.д., значительно обогатили общую и почвенную микробиологию. Впоследствии он разработал целостную теорию почвенной микробиологии.



Рис. 4.2.31. Мартинус Виллем Бейеринк (Martinus Willem Beijerinck, 1851–1931)

Микроэкологический принцип С.Н. Виноградского был успешно развит М. Бейеринком и применен при выделении различных групп микроорганизмов. В частности, спустя восемь лет после открытия С. Н. Виноградским анаэробного азотфиксатора, М. Бейеринк обнаружил в почве еще один вид бактерий, способных к росту и азотфиксации в аэробных условиях, – *Azotobacter chroococcum*. Круг научных интересов М. Бейеринка был необычайно широк. Ему принадлежат работы по исследованию физиологии клубеньковых бактерий, изучению процесса денитрификации и сульфатредукции, работы по изучению ферментов разных групп микроорганизмов. Созданный Бейеринком метод обогатительных культур, заключающийся в тщательном изучении условий развития микроорганизмов в природе, оказался ценным дополнением к методу элективных культур и получил широкое распространение в практике выделения специфичных в питании микробов.

С.Н. Виноградский и М. Бейеринк являются основоположниками экологического направления микробиологии, связанного с изучением роли микроорганизмов в природных условиях и участием их в круговороте веществ в природе.

Сообщения об активном участии микроорганизмов в процессах превращения веществ в природе стали быстро накапливаться в 70–80-х годах XIX в. В 1877 г. французские химики Т. Шлезинг (Т. Schloesing) и А. Мюнц (А. Muntz) доказали микробиологическую природу процесса нитрификации. В 1882 г. П. Дегерен (Р. Deherein) обнаружил аналогичную природу процесса

денитрификации, а двумя годами позднее он же установил микробиологическую природу анаэробного разложения растительных остатков. М. С. Воронин в 1867 г. описал клубеньковые бактерии, а спустя почти двадцать лет Г. Гельригель (H. Hellrigel) и Г. Вильфарт (H. Willfarth) показали их способность к азотфиксации.

Успехи, достигнутые в раскрытии экологических особенностей микробов, были в значительной мере связаны с применением специальных методов изучения живой микрофлоры, основывающихся на принципе культивирования в среде, максимально приближающейся к природным условиям обитания микробов.

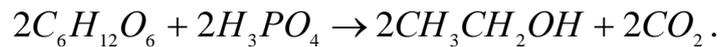
Идея С. И. Виноградского (1924) о том, что только продолжительное по мере возможности наблюдение над процессом развития единичных форм (особей) в микрокультурах может привести к цели, легла в основу разработки методов *прямого микроскопического* исследования микроорганизмов. Среди них особенно широкое применение получили: метод стекол обрастания России – Холодного (1927, 1930); «почвенная камера» Н. Г. Холодного (1933) и его же метод «проращивания» почвенной пыли приемы изучения глубоководной микрофлоры, разработанные А. Е. Криссом (1959) и его сотрудниками; капиллярные методы изучения микроорганизмов, введенные Б. В. Перфильевым и Д. Р. Габе (1961); пластинки из нитратного агара, предложенные Е. З. Теппер для изучения проактиномицетов; педоскопы, созданные Т. В. Аристовской для изучения почкующихся бактерий и нашедшие широкое применение в почвенной микробиологии, и др.

4.2.13. Физиология и биохимия микроорганизмов

В формировании *физиолого-биохимического* подхода к изучению жизнедеятельности микробов ярко проявилась одна из характерных черт микробиологии: исследования, носящие прикладной характер, оказались источником данных, имеющих большую теоретическую и научную ценность. Вместе с тем специфические свойства микроорганизмов – быстрый рост и высокая активность обмена, разнообразие форм анаболизма и катаболизма, экологическая специфика – определили исключительную роль микроорганизмов как наиболее удобных объектов для химического изучения обмена веществ.

В теоретическом истолковании результатов физиолого-биохимических исследований выявились две взаимосвязанные тенденции: с одной стороны, поиски *единства* в формах метаболизма, обнаруживающегося в общих биохимических и генетических механизмах, с другой – проникновение в тонкую *специфику* физиологии отдельных групп микробов. Известные в настоящее время четыре основных типа обмена веществ микроорганизмов – *фотолитотрофный*, *фотоорганотрофный*, *хемолитотрофный* и *хемоорганотрофный* – детально изучались с помощью различных физико-химических методов.

Изучение биохимии различных брожений, начатое еще Пастером, дало представление о диссимилятивной деятельности микроорганизмов и выявило большое разнообразие форм метаболизма в мире микробов. Решающее значение для выяснения биохимической сущности процессов диссимиляции имела разработка Э. и Г. Бухнерами (1897) метода *бесклеточного спиртового брожения*. Продолжая работы Бухнеров, английские биохимики А. Гарден и В. Юнг открыли физиологическую функцию *фосфора* в процессах диссимиляции углеводов и в 1908 г. вывели уравнение *спиртового брожения*:



Изучение природы и механизма действия ферментов аэробной и анаэробной диссимиляции углеводов О. Варбургом (Нобелевская премия, 1931) и Г. Эйлером привело в конце 30-х годов к построению схемы, отражающей в основных чертах биохимию гликолиза – *схемы Эмбдена—Мейергофа—Парнаса*.

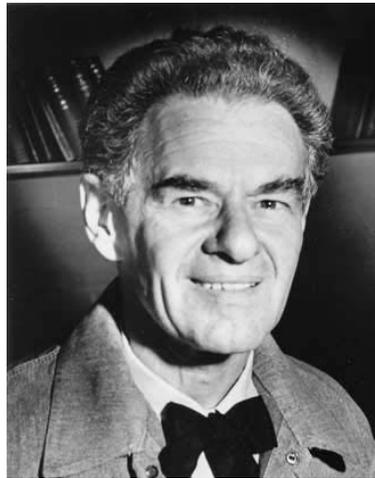


Рис. 4.2.32. Фриц Альберт Липман (*Fritz Albert Lipmann*, 1899–1986)

Применение ферментных препаратов и радиоактивных изотопов позволило установить наличие у микроорганизмов и других механизмов разложения углеводов. Было выяснено, что реакции, характерные для схемы Эмбдена – Мейергофа – Парнаса, встречаются также и при других бродильных и окислительных процессах.

Одно из первых подтверждений достоверности этих положений дало детальное изучение механизма *молочнокислого брожения*. Для той формы брожения, которое сопровождается образованием только молочной кислоты, А. Клюйвер и Г. Донкер (1924) предложили термин «*гомоферментативное брожение*», противопоставив его «*гетероферментативному брожению*», завершающемуся образованием еще летучих кислот, этилового спирта и CO_2 . Исследованиями М. Гиббса с сотрудниками (1950) было показано, что гомоферментативное брожение протекает по гликолитической схеме, а гетероферментативное – по гексозомонофосфатному пути.

Изучению различных форм диссимилятивной активности микроорганизмов сопутствовало исследование их энергетического обмена. В результате выявления продуктов неполного окисления субстрата в 30–40-х годах была установлена связь между *энергетическими* и *конструктивными* процессами (Л. Стикленд, Д. Вудс, В. О. Таусон, А. Ключевер, К. Ван-Ниль). Важным открытием в этом направлении было установление **Ф. Липманом** (Нобелевская премия, 1953) ([рис. 4.2.32](#)) функции **аденозинтрифосфата (АТФ)**, выступающего в качестве аккумулятора и переносчика биологической энергии.

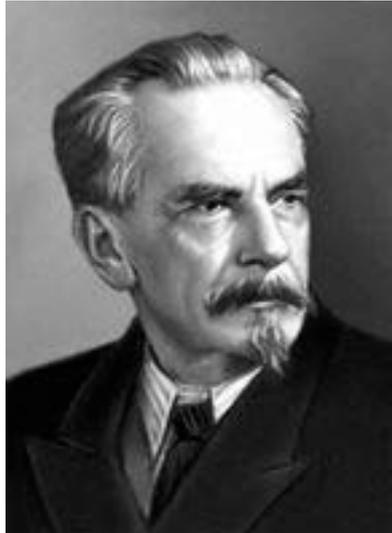


Рис. 4.2.33. Владимир Николаевич Шапошников (1884–1968)

Важные в теоретическом и практическом отношении исследования динамики процессов брожения были проведены **В.Н. Шапошниковым** ([рис. 4.2.33](#)), создавшим *теорию физиологической фвухфазности брожений*. Большой интерес представляет разработка Шапошниковым (1944) классификации процессов, вызываемых хемоорганотрофами, по принципу использования ими субстрата в энергетических и конструктивных целях. Подобные исследования сопровождались накоплением фактических данных о разнообразии ферментных комплексов микроорганизмов.

4.2.14. Изучение фотосинтезирующих и азотфиксирующих бактерий

Важным направлением в физиологии микробов в XX в. было изучение способности некоторых групп микроорганизмов к фотосинтезу – **фотолитотрофии** и **фотоорганотрофии**. Общебиологическое значение изучения **фотосинтеза** состояло в установлении биохимии и кинетики этого важнейшего биологического явления.

Начало обнаружению разнообразия физиологических особенностей фотосинтезирующих микроорганизмов было положено открытием в середине XIX в. **зеленых** бактерий, а несколько позднее – **пурпурных**. Г. Молиш (1907)

выявил способность пурпурных бактерий расти на органических веществах в темноте и отсутствие выделения ими кислорода. А. Будар (1919) и В. Бевендам (1924) высказали предположение, что фотосинтезирующие микроорганизмы способны как к фотосинтезу, так и к хемосинтезу. Исследования К. ван Ниля показали, что фотосинтезирующие микроорганизмы осуществляют фотосинтез в присутствии окисляемых субстратов – минеральных и органических – и без выделения кислорода. Он же составил уравнение бактериального фотосинтеза:



Исследованиями К. ван Ниля (1936), а позднее Х. Гаффрона, Дж. Фостера и Д. И. Сапожникова было показано, что специфичность бактериального фотосинтеза определяется именно *природой доноров водорода (электрона)*. Органические соединения могут выполнять функции либо источника водорода (электрона), либо углерода, либо обе эти функции одновременно. Те же функции (иногда в присутствии сульфидов и тио-сульфатов) могут нести кислоты цикла Кребса.

В ходе изучения *пигментов* фотосинтезирующих бактерий, начавшегося с открытия в 1952 г. Г. Шахманом, А. Парди и Р. Стениером хроматофоров, было установлено, что они являются мембранными структурами – *ламеллами*, которые за уплощенную форму были названы С. Менке (1962) *тилакоидами*. Среди них были дифференцированы ламеллы строма и ламеллы гран, в которых сконцентрированы бактериохлорофиллы ([рис. 4.2.34](#)). Таким образом, в 50–60-е годы стало известно, что фотосинтезирующий аппарат микроорганизмов представляет собой *фосфолиппротеиновую* структуру и содержит пигменты и переносчики электронов, т. е. *дыхательную цепь*. Иными словами, система энергетического обмена дополнена у них системой *фотосинтезирующих пигментов*.

Видное место в развитии физиологии микроорганизмов заняли исследования *азотфиксирующих* микроорганизмов. В 1901 г. М. Бейеринк и в 1903 г. Дж. Липман выделили три аэробных азотфиксатора – *Azotobacter chroococcum*, *A. agile* и *A. vinelandii*. Позднее азотфиксирующая способность была открыта более чем у 80 видов бактерий, у нескольких видов актиномицетов, спирохет, дрожжей и дрожжеподобных организмов, плесневых и микоризных грибов, а также более чем у 40 видов синезеленых водорослей.

Основную роль в открытии столь широкого распространения способности к азотфиксации и в установлении ее биохимии сыграло применение изотопа азота – ^{15}N . В 1941 г. Р. Бёррис и Ч. Миллер экспериментально показали, что первым устойчивым продуктом азотфиксации является *аммиак*. Этот же факт был установлен и на бесклеточных ферментных системах (Л. Мортенсон и др., 1962; Д. Карнахан и др., 1963; А. А. Имшенецкий и др., 1963; и др.).

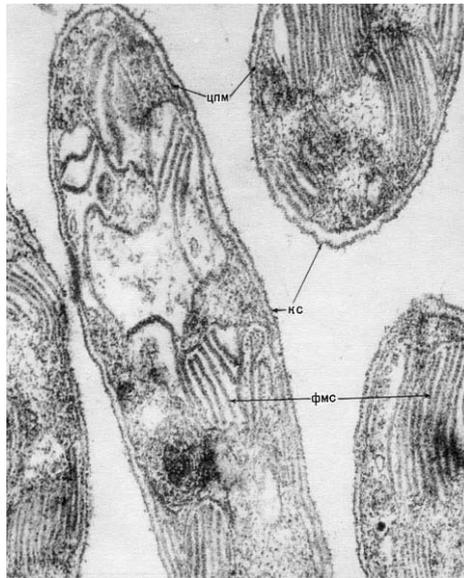


Рис. 4.2.34. Тонкое строение клеток грамотрицательных фотосинтезирующих бактерий *Ectothiorodospira shaposhnikovii*: *кс* – клеточная стенка; *цпм* – цитоплазматическая мембрана; *фмс* – фотосинтетические мембранные структуры (увел.х60 000) (фото Ж. В. Соловьевой)



Рис. 4.2.35. Альберт Ян Клюйвер (*Albert J. Kluver*, 1888–1956)

4.2.15. Теория биохимического единства жизни

Успехи микробиологии привели к обнаружению чрезвычайно разнообразия типов жизни в микромире. Следующий вопрос, заинтересовавший исследователей: как объяснить такое многообразие, определить его границы, выявить, на чем оно основано? Постановкой этой проблемы, имеющей общебиологическое значение, мы обязаны двум крупнейшим микробиологам нашего времени **А. Клюйверу** (*A. Kluver*) (рис. 4.2.35) и **К. ван Нилью** (*C. van Niel*) (рис. 4.2.36). А. Клюйвер и его ученики (одним из них был К. ван Ниль) провели сравнительные биохимические исследования в относительно далеко

отстоящих друг от друга физиологических группах микроорганизмов. Было изучено много форм микроорганизмов и примерно к середине 50-х годов XX в. сформулировано то, что теперь называют *теорией биохимического единства жизни*.



Рис. 4.2.36. Корнелис ван Ниль (C. van Niel, 1897–1985)

В чем же конкретно состоит биохимическое единство жизни? Общее основано на *единстве* конструктивных, энергетических процессов и механизмов передачи генетической информации. А. Клейвер доказал два первых положения: все живые организмы построены из *однотипных* химических макромолекул, универсальной единицей биологической энергии служит *АТФ*, в основе физиологического разнообразия живых существ лежит несколько основных метаболических путей. Что касается последнего положения, то А. Клейвер изучением этой проблемы не занимался. Единство системы передачи генетической информации у всех клеточных типов жизни было установлено позднее. В настоящее время мы пока не знаем исключений, которые ставили бы под сомнение теорию биохимического единства жизни.

4.2.16. Морфология и цитология микроорганизмов

Морфоцитологические исследования микроорганизмов в XX в. развивались в направлении изучения ряда специальных проблем, сопровождавшегося разработкой как *общих морфо-цитологических* методов исследования (например, цитологических и цитохимических методов, совершенствованием светооптической и электронно-микроскопической техники), так и созданием некоторых *специальных* методов, обеспечивающих наблюдение за живыми, активно функционирующими клетками микробов. Начиная с 40-х годов морфология микроорганизмов стала развиваться преимущественно в направлении изучения структуры и функций клеточных органоидов.

Данные о тинкториальных свойствах клеточной оболочки бактерий начали появляться с 1924 г. (М. Гутштейн, Г. Найзи, Р. Маррей, М. А. Пешков и

др.). Было установлено, что известное ранее характерное окрашивание бактерий по Граму обусловлено содержанием, глубиной залегания и степенью защищенности липидами *мукопептидного* комплекса, ответственного за ригидность клеточной стенки (рис. 4.2.37).

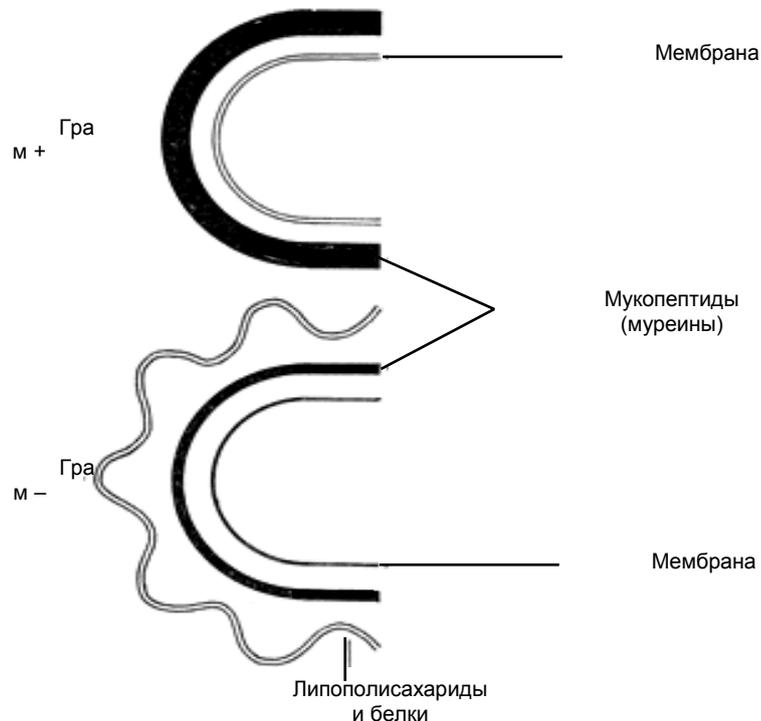


Рис. 4.2.37. Схема строения клеточных стенок грамположительных (Грамм +) и грамотрицательных (Грамм -) бактерий

Ч. Вейбуллом было показано, что жгутики представляют собой органеллы, содержащие сократительные белки, а цитоплазматическая мембрана у бактерий инвагинирует в цитоплазму, образуя внутриклеточные мембранные структуры – *мезосомы* (П. Фиц-Жаме, 1960) и *хроматофоры*.

Интенсивно изучалось бактериальное ядро. Применение реакции Фёлгена – Россенбека, контрастной фотографии, фазово-контрастного устройства, электронно-микроскопических, генетических и биохимических методов исследования привело к установлению того, что *ядро* (или нуклеоид), бактерий представлено в виде *одной нити ДНК*, свернутой в кольцо и прикрепленной к мембране, и что нуклеоид, или бактериальная хромосома, не имеет ядерной мембраны. В этом его главное отличие от структуры ядерного аппарата эукариотов (рис. 4.2.38).

Богатый материал был получен по изучению *функциональной морфологии* органелл низших эукариотов. Оказалось, что митохондрии дрожжей обладают большой изменчивостью структуры, высокой сорбционной активностью и легкой повреждаемостью при химических и физических воздействиях. Это подтвердило их участие в метаболических процессах. В 1938 г. М. И. Мейсель описал характерную перестройку митохондрий у факультативных

тивных аэробных дрожжевых организмов при их переходе от аэробных к анаэробным условиям. Та же перестройка была обнаружена в 50-х годах при изменении концентрации сахаров, витаминов и антибиотиков. Изучение ультраструктуры дрожжевых митохондрий выявило наличие у них крист с грибовидными субъединицами. Было показано, что эти же ультраструктуры характерны для всех самостоятельно существующих организмов, начиная от бактерий и кончая клетками высших организмов.

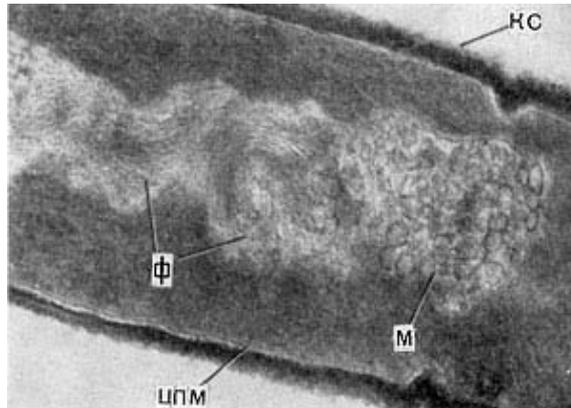


Рис. 4.2.38. Ультратонкий срез клеток *Clostridium penicillum*. Видны клеточная стенка (КС), нуклеоид со спирально закрученными фибриллами ДНК(Ф), связанные с нуклеоидом мезосомы (М), и цитоплазматическая мембрана (ЦПМ)

В 40–50-х годах было установлено, что внутренняя мембранная система, образуемая из цитоплазматической мембраны, имеется главным образом у грамположительных бактерий; у грамотрицательных бактерий она развита слабее. Возникла гипотеза о гомологичности органелл эукариотных клеток с целой клеткой прокариот.

Значительный прогресс в изучении морфогенеза бактерий и раскрытии его химической основы стал возможен благодаря исследованиям генетического аппарата и биосинтеза структурных компонентов клетки.

4.2.17. Систематика микроорганизмов, построение филогенетического древа

Накопление огромного фактического материала в микробиологии для удобства работы потребовало классифицировать изучаемые объекты. Под классификацией понимают отнесение конкретно биологического объекта к определенной группе однородности (таксону) по совокупности присущих ему признаков.

Во второй половине XIX в. немецкий биолог *Э. Геккель* (рис. 4.2.39) приходит к заключению, что микроорганизмы настолько существенно отличаются как от царства животных, так и от царства растений, что не укладываются ни в одно из этих подразделений. Э. Геккель предложил выделить все микроорганизмы, у которых отсутствует дифференцировка на органы и тка-

ни (простейшие, водоросли, грибы, бактерии), в отдельное *царство Protista* (протисты, первосущества, от греч. protos – самый простой), включив в него организмы, во многих отношениях занимающие промежуточное положение между растениями и животными. Термин «protista» и сейчас применим для обозначения объектов, исследуемых микробиологами.

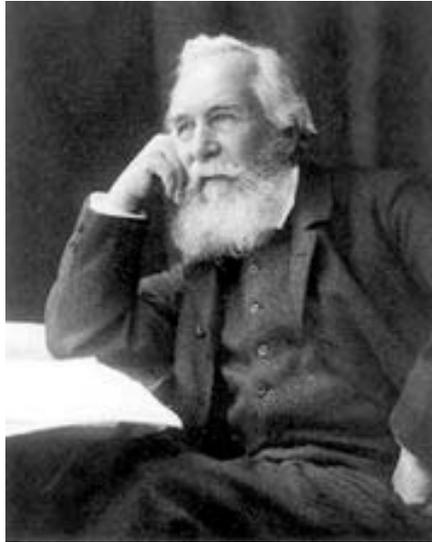


Рис. 4.2.39. Эрнст Генрих Геккель (*Ernst Heinrich Philipp August Haeckel*; 1834–1919)

Однако уже с конца XIX в. начали накапливаться данные о различии в строении клеток микроорганизмов, входящих в группу *Protista*. Это повлекло за собой деление группы на *высшие* и *низшие протисты*. К высшим протистам стали относить микроскопических животных (простейших), микроскопические водоросли (кроме сине-зеленых) и микроскопические грибы (плесени, дрожжи), к низшим – все бактерии и сине-зеленые водоросли (последние чаще называют теперь цианобактериями). Деление на высшие и низшие протисты происходило в соответствии с двумя выявленными типами клеточной организации – *эукариотной* и *прокариотной* (термины были предложены в 30-х годах XX в. протозоологом Э. Шаттоном (E. Chatton)). Высшие протисты имеют эукариотное строение клеток, т. е. являются эукариотами, низшие – прокариотное.

Обоснование того, что прокариотный и эукариотный типы клеточной организации являются наиболее существенной границей, разделяющей все клеточные формы жизни, связано с работами *Р. Стейниера* (*R. Stanier*, 1916–1982) и *К. ван Ниля*, относящимися к 60-м годам.

В связи с тем что прокариотная и эукариотная организация клеток принципиально различна, было предложено только на основании этого признака выделить все прокариоты в особое царство. *Р. Меррей* (*R. Murray*) в 1968 г. предложил все клеточные организмы разделить на две группы по *типу* их клеточной организации: *царство Prokaryotae*, куда вошли все организ-

мы с прокариотным строением клетки, и *царство Eukaryotae*, куда включены все высшие протисты, растения и животные.

Р. Виттэкер (R. Whittaker) предложил схему, по которой все живые организмы, имеющие клеточное строение, представлены разделенными на **пять царств** (рис. 4.2.40). Такая система классификации живого мира отражает три основных уровня его клеточной организации: **Monera** включает прокариотные организмы, находящиеся на самом примитивном уровне клеточной организации; **Protista** – микроскопические, в большинстве своем одноклеточные, недифференцированные формы жизни, сформировавшиеся в результате качественного скачка в процессе эволюции, приведшего к возникновению эукариотных клеток; многоклеточные эукариоты представлены, в свою очередь, тремя царствами – *Plantae*, *Fungi* и *Animalia*.

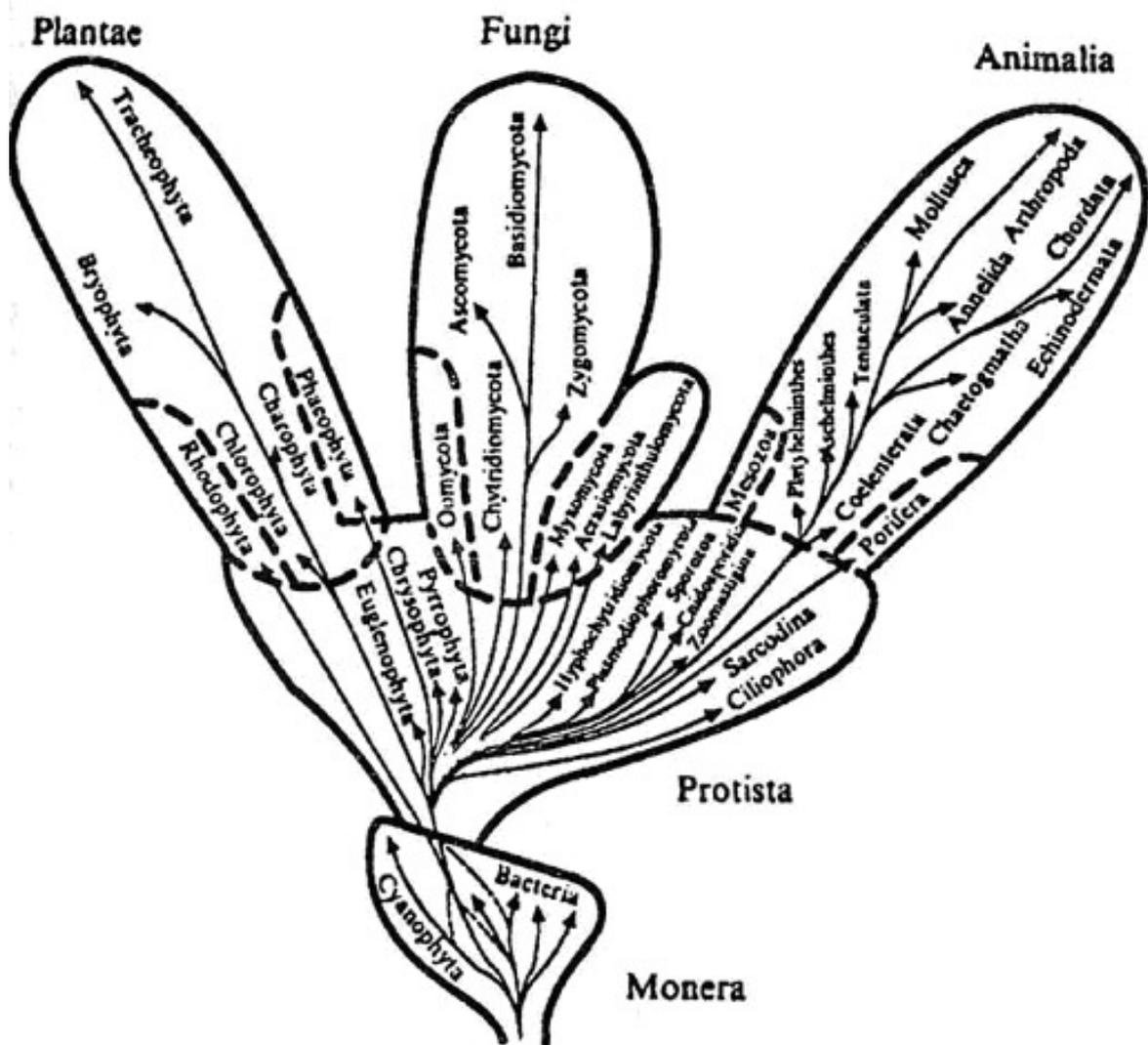


Рис. 4.2.40. Схема пяти царств живого мира: прокариоты (царство Monera), одноклеточные эукариоты (царство Protista), многоклеточные эукариоты (царства Plantae, Fungi, Animalia) (по Whittaker, 1969)

Три последние таксономические группы различаются по **способу питания**: *фототрофный* тип питания за счет процесса фотосинтеза характерен

для растений (Plantae); грибы (Fungi) в основном характеризуются *осмотрофным* типом питания, т. е. питанием растворенными органическими веществами; животные (Animalia) осуществляют *голозойное* питание, заключающееся в захватывании и переваривании твердой пищи. Способы питания, специфические для растений и грибов, возникли в процессе эволюции на уровне Monera. На уровне Protista они получили свое дальнейшее развитие; здесь же сформировался третий тип питания – голозойный. Такая система четырех эукариотных царств и одного царства прокариотов была наиболее популярной до середины 1970-х годов. Причем все системы классификации основывались на типических признаках – *морфология, физиология, биохимия организма*.

Однако американский исследователь **Карл Везе** (*Carl Woese*) ([4.2.41](#)) в 1977 г. открыл *археи* (*Archaea*) – организмы, которые имеют прокариотическое строение клетки, но при этом, как оказалось, очень далеко отстоят от настоящих бактерий. При обычном микроскопировании невозможно выделить какие-либо отличительные признаки архей по отношению к эубактериям, они близки к их грамположительным формам, размножаются, как и эубактерии, бинарным делением, почкованием и фрагментацией. Различия археобактерий и остальных бактерий были открыты только при сравнительном анализе *16s рРНК*. Причем вначале Везе провел опыты с 5S субъединицей. Он обнаружил достаточно много гомологий, которые могли бы помочь составить древо, но 5S состоит из всего 121 нуклеотида, что крайне неинформативно.

Тогда он обратил внимание на 16S рРНК, содержащую 1500 нуклеотидов. У нее обнаружился консервативный участок из 900 нуклеотидов, который не меняется. Если в нем что-то изменить, то синтез белка уже не происходит. Остальная часть последовательности – это изменяющиеся участки. Эта субъединица оказалась очень удобной для сравнения отрезков и определения родства, поскольку обладает достаточно большой, но не чрезмерной информацией и считается своеобразным «биологическим хронометром». Везе была выделена и предложена система не пяти царств, а трех доменов: бактерии, археи и эукариотные организмы. Внутри этих доменов идет деление на империи, империи делятся на царства, царства на отделы и так далее. Оказалось, что все организмы хорошо укладываются на *филогенетическое древо*, которое Карл Везе и издал в 1985 г. ([рис. 4.2.42](#)). Одновременно было доказано, что митохондрии и хлоропласты имеют бактериальное симбиотическое происхождение. Филогенетическое древо, построенное на основании анализа 16S рРНК, показывает разделение эубактерий, архей и эукариот.

В настоящее время преобладает именно этот филогенетический подход к *систематике микроорганизмов*, который учитывает *родственные связи и пути эволюции* организмов. При такой классификации иерархия таксонов отражает генеалогическое древо. Однако из-за отсутствия в большинстве случаев ископаемых остатков микроорганизмов невозможно напрямую установить исторический путь эволюции.

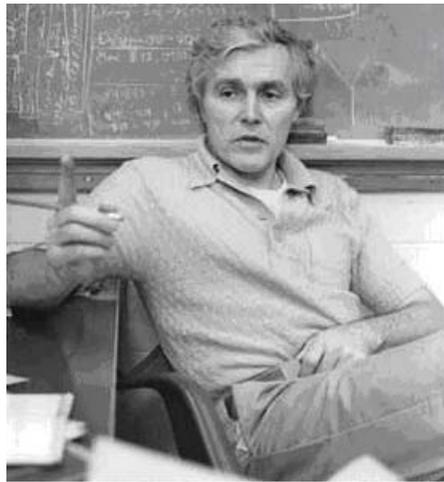


Рис. 4.2.41. Карл Везё (*Carl Woese*, род. в 1928 г.)

Phylogenetic Tree of Life

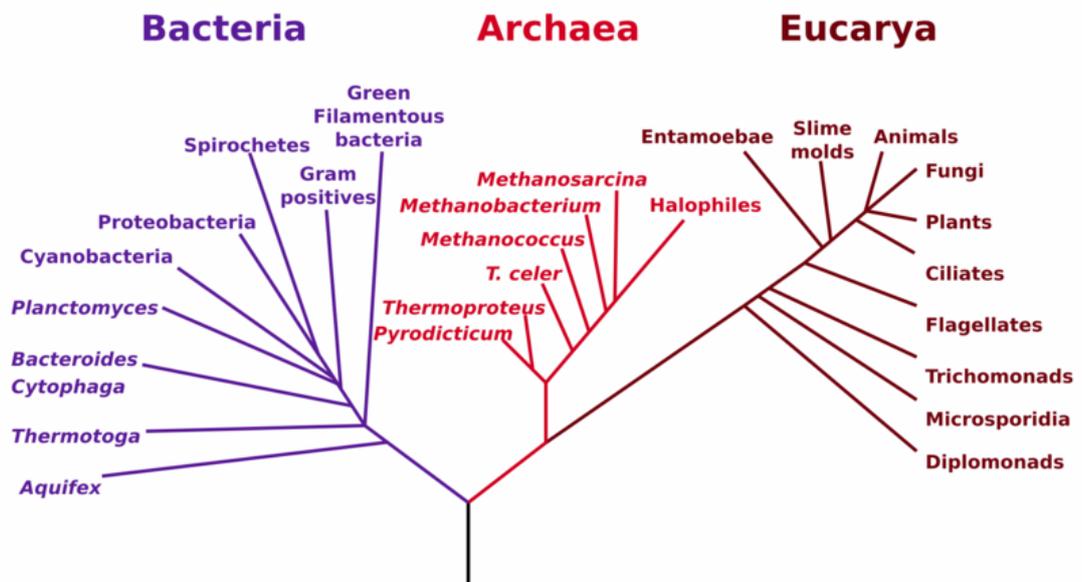


Рис. 4.2.42. Филогенетическое древо жизни, изданное Карлом Вёзе в 1977 г.

Анализ 16S рРНК позволяет определить место микроорганизма на филогенетическом древе, а дальше определение видового названия ведется традиционными микробиологическими методами. При этом 90 % совпадений свидетельствуют о принадлежности к определенному роду, 97 % – к определенному виду. Более точный метод – ДНК-ДНК-гибридизация, который дает более 30 % совпадений в пределах рода и более 70 % – в пределах вида.

Для более четкой дифференцировки микроорганизмов на уровне рода и вида американским микробиологом **Ритой Колвелл** (1970) была предложена *полифилетическая (полифазная)* таксономия, предполагающая использование многоуровневой информации – от молекулярной до экологической.

4.2.18. Молекулярная палеонтология

Согласно современным представлениям окончательное формирование земной коры произошло около 4,6 млрд лет назад. Наши сведения об истории возникновения и развития жизни на Земле ограничены преимущественно последним периодом, длительность которого порядка 600 млн лет. Остальной временной период, составляющий примерно 90 % всей истории существования Земли, фактически является чистой страницей в изучении возникновения и развития жизни на Земле. Поэтому большой интерес представляют данные **молекулярной палеонтологии** изучающей *органические вещества* древнейших осадочных отложений. Трудность заключается в *интерпретации* полученных результатов, т. е. в отсутствии надежных критериев, на основании которых можно было бы делать выводы о происхождении обнаруженных органических остатков: *биогеном* или *абиогеном*. В этой связи интересны находки, сделанные в Южной Африке в осадочных породах, возраст которых составляет около 3,5 млрд лет. В этих породах найдены заключенные в них окаменелые остатки палочковидных структур размером 0,5x0,25 мкм, напоминающих современные бактерии. При электронно-микроскопическом изучении у них выявлена двухслойная клеточная стенка, подобная клеточной стенке многих современных бактерий.

В породах, возраст которых также около 3,5 млрд лет, обнаружены *строматолиты*, своеобразные известковые образования, являющиеся продуктами жизнедеятельности древних фотосинтезирующих организмов – *цианобактерий*, или *сине-зеленых водорослей*. Если принять, что найденные в породах ископаемые остатки действительно принадлежат древнейшим *прокариотам* или являются продуктами их жизнедеятельности, то следует признать, что к этому времени уже были сформированы некоторые типы жизни, которые дошли до нас в виде ее «следов». Отсюда приходится сделать вывод, что впервые земная жизнь должна была возникнуть в промежутке между 3,5 и 4,6 млрд лет тому назад, однако у нас нет никакой информации об этом периоде. Схематическое изображение во времени отдельных этапов эволюции представлено в [табл. 4. 2.](#)

Цианобактериям мы обязаны появлением *молекулярного кислорода* в атмосфере Земли. Однако вначале весь выделяемый ими O_2 поглощался земной корой, в которой происходили интенсивные процессы окисления. По имеющимся геологическим данным, содержание кислорода в атмосфере достигло 1 % от его содержания в современной атмосфере только в среднем протерозое, и к этому времени можно отнести возникновение первых аэробных прокариот. В пользу этого свидетельствуют обнаруженные в отложениях, возраст которых около 2 млрд лет, звездчатые образования, свойственные облигатно аэробной свободноживущей бактерии *Metallogenium*. Этот организм откладывает на поверхности клеток окислы железа. В природе встречается при разных концентрациях O_2 , но всегда в аэробных условиях, так что может служить *индикатором* молекулярного кислорода.

Таблица 4.2

Этапы биологической эволюции				
ЭЭРЫ	ПЕРИОДЫ		Преобладающие формы жизни	ВОЗРАСТ, млн. лет
Кайнозойская	Четвертичный (антропоген)		Человек	1,8
	Неоген Палеоген		МЛЕКОПИТАЮЩИЕ	65
Мезозойская	Мел Юра Триас		ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ И АММОНИТЫ	250
Палеозойская	Пермь		«ВЕК» ЗЕМНОВОДНЫХ	354
	Карбон		«ВЕК» РЫБ	417
	Девон		БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ с жестким скелетом	540
	Силур			
Ордовик		540	600	
Кембрий				
Протерозойская	Поздний	Венд	Бесклеточные беспозвоночные	2500
		Рифей	ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ	
Ранний		4000		
Архейская			Первые ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (?)	

Первые эукариоты появились приблизительно 1,5 млрд лет назад. Таким образом, прокариоты были единственными обитателями нашей планеты в течение 2/3 времени эволюции биосферы. Жизнедеятельность прокариот привела к накоплению в атмосфере молекулярного кислорода и к обогащению лито- и гидросферы органическим веществом.

Относительно места *архебактерий* в эволюции мнения также расходятся. Согласно одному из них архебактерий – одна из трех древних ветвей прокариотных организмов, самостоятельно развившихся из общего предка, не достигшего еще прокариотного уровня организации. Ряд исследователей акцентируют внимание на том, что архебактерии и эубактерии имеют много общих признаков, которые они, вероятно, унаследовали от общего предка, имевшего вполне развитое прокариотное строение. Предполагается, что архебактерии произошли от каких-то эубактерий. Нет единого мнения также и в вопросе о том, является ли группа архебактерий монофилетической или это искусственно объединенные представители неродственных друг другу групп бактерий, в основе которого лежит приспособление к экстремальным условиям существования.

4.2.19. Практическое использование биосинтетической и трансформирующей деятельности микробов

С начала второй половины XX в. изучение *синтетической* и *трансформирующей* деятельности микроорганизмов ведется в тесном контакте с их селекцией и широким практическим использованием.

Главными продуктами биосинтетической активности микроорганизмов являются *белки, витамины, гиббереллины, полисахариды, аминокислоты, ферменты, энтомопатогенные препараты, кормовые антибиотики*. Непременным условием успешного развития этого направления стало ведение селекционной работы – получение и использование высокоактивных **штаммов продуцентов**, обеспечивающих рентабельность производства. Развитие селекции опирается на теоретический фундамент генетики. За сравнительно короткий срок (примерно 20 лет) при помощи селекционно-генетических методов были созданы многие высокоактивные штаммы микробов, продуктивность которых была повышена в 10–200 раз по сравнению с исходными штаммами. Их использование явилось предпосылкой создания ряда отраслей микробиологической промышленности. Классическим объектом селекции стали актиномицеты и грибы.

Начало изучения и использования биосинтетической деятельности микроорганизмов связано с получением пенициллина, который в 1940 г. Г. Флори и Э. Чейн выделили из культуры плесневого гриба, впервые описанного

А. Флемингом в 1929 г. Этот продуцент был идентифицирован М. Тома как *Penicillium notatum*. Однако родоначальником всех высокоактивных штаммов продуцентов пенициллина, используемых в настоящее время, стал *P. chrysogenum*.

Существенными нововведениями в производстве пенициллина, значительно повысившими его выход, были: переход с поверхностного выращивания гриба на глубинное (этот новый тип промышленного культивирования приобрел большое значение не только для пенициллиновой, но и для всей

микробиологической промышленности); перевод процесса биосинтеза с синтетических питательных сред на богатые питательными веществами среды; введение в ферментационную среду предшественника продукта биосинтеза – осколка пенициллиновой молекулы – фенилуксусной кислоты. Все эти факторы значительно усилили физиологическую активность продуцентов терапевтически наиболее ценного типа пенициллина – бензилпенициллина.

Культура актиномицета *Actinomyces griseus* – продуцента стрептомицина была впервые выделена в 1914 г. А. Краинским. В 40–50-е годы у микроорганизмов была открыта способность синтезировать и другие антибиотики: окситетрациклин (*Act. rimosus*, 1948), ауреомицин (биомицин; *Str. aureofaciens*, 1948), эритромицин (*Act. erythreus*, 1952), олеандомицин (*Act. antibioticus*, 1956), грамицидин (*Bac. brevis*) и т.д. По отношению ко всем продуцентам названных антибиотиков, а также таких антибиотиков, как ванкомицин, ристомидин, канамицин, гризеофульвин, альбомицин, целикомицин, для повышения активности продуцента были применены различные методы селекции.

Столь же успешно исследовалась способность микроорганизмов к синтезу *аминокислот*. Начало промышленного микробиологического синтеза аминокислот относится к 60-м годам, когда в Японии в результате обработки УФ-лучами исходных штаммов *Micrococcus glutamicus*, выделенного из почвы (С. Киношита, 1956), были получены штаммы, обладавшие высокой биосинтетической активностью. Изучение механизма синтеза аминокислот, вопросов взаимозаменяемости и конкурентности природных аминокислот и их аналогов позволило значительно глубже проникнуть в содержание физиолого-биохимических процессов, протекающих в микробных клетках. Были установлены явления ретроингибирования, аллостерического торможения при образовании аминокислот, определены места блокирования отдельных этапов биосинтеза у биохимических мутантов, установлены взаимные связи и перекрещивания синтезов различных аминокислот, роль предшественников и т. д.

Микробиологическим путем стали получать аланин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, лизин, метионин, триптофан, лейцин, изолейцин и т. п. Большое внимание уделялось изучению путей микробиологического синтеза кормового белка. В качестве субстрата для выращивания продуцентов – главным образом дрожжей рода *Candida* – используются углеводороды и гидролизаты растительных отходов. Не менее интенсивно велись поиски возможности использования биосинтетической деятельности микробов для получения препаратов различных ферментов. Основными продуцентами ферментов являются грибы рода *Aspergillus*, а также некоторые бактерии и актиномицеты.

Интенсивное развитие получил также микробиологический синтез *органических кислот* – лимонной, итаконовой, щавелевой, глюконовой, наиболее активными продуцентами которых являются аспергиллы; *гиббереллинов*, основным продуцентом которых служит культура *Fusarium moniliforme*; *витаминов* – витамина В₂ (рибофлавина), витамина В₁₂ и эргостерина.

За последние годы разностороннему изучению и широкому практическому использованию подверглась *трансформирующая активность* микроорганизмов. Микробиологическую трансформацию используют главным образом для получения из стероидного сырья растительного происхождения веществ, обладающих *фармацевтическими* или *гормональными* свойствами. Поиски в природе микроорганизмов – трансформаторов стероидной молекулы, способных осуществлять тончайшие реакции (гидроксилирования, дегидрогенизации, дезацетилирования, восстановления и т. п.), ведут по двум направлениям: обнаружение в природе таксономических групп, способных производить ту или иную трансформацию, и выделение методами селекции наиболее активных штаммов. Так были найдены штаммы некоторых грибов, способные осуществлять трансформацию с выходом *кортизона* и *гидрокортизона*, актиномицеты и микобактерии, применяющиеся для получения *преднизона*, *преднизолона*, *диакобала*, культуры грибов и микобактерии, селективно дезацетилирующие стероидные соединения.

Исследования трансформирующей активности микроорганизмов основывались на углубленном изучении их физиологии и интенсификации нужных ферментативных процессов. Были найдены также коррелятивные связи между морфологическими свойствами и химической активностью и установлена возможность подбором соответствующих условий (например, окислительно-восстановительных) и усилением нужной ферментативной активности микробов *направлять* процесс трансформации.

В последнее время на вирусы, бактерии и грибы обратили внимание ученые-материаловеды. Оказывается, микроорганизмы способны не только вырабатывать различные нужные для современных технологий вещества, но и сами могут служить важными компонентами *новых материалов*. Например, ученые начинают использовать микроорганизмы для сборки кристаллов в сложные геометрические структуры или в качестве живой матрицы для роста кристаллов. Новые способы управлять ростом кристаллов вызвали огромный интерес среди материаловедов, так как существует теснейшая связь между структурой материала и его свойствами. Размеры некоторых микроорганизмов, например, вирусов, не превышают нескольких десятков нанометров в длину. До сих пор не удается получить однородные синтетические частицы таких размеров. Микроорганизмы же достаточно доступны, имеют одинаковый размер, и приемы работы с ними относительно просты. Как правило, для жизнеобеспечения микроорганизмов требуются умеренные температура, давление и кислотность среды. Поэтому микробы – идеальные кандидаты для разработки новых экологически чистых технологий, взамен прежних процессов, где часто применяются высокие температуры, давление и агрессивные среды.

Многие микроорганизмы вырабатывают *неорганические вещества*, которые представляют интерес для материаловедов. Некоторые микроорганизмы способны усваивать соединения металлов и затем в процессе биосинтеза накапливать металл в виде структур со строгой пространственной конфигурацией. В 1999 г. была опубликована статья группы исследователей из Уни-

верситета города Упсала (Швеция), в которой описан биосинтез кристаллов солей серебра бактериями *Pseudomonas stutzeri* штамма AG259. Этот вид бактерий обитает на месторождениях серебряных руд. В процессе метаболизма между цитоплазматической мембраной и клеточной стенкой бактерий образуются кристаллы солей серебра размером до 200 нм (рис. 4.2.43). Было показано, что бактерии способны образовывать не менее трех различных типов кристаллов с четкой пространственной структурой. Ученые предполагают, что, изменяя условия культивирования бактерий, можно будет синтезировать кристаллы с заданными параметрами. Возможность получать микрокристаллы серебра размером несколько нанометров чрезвычайно важна для микроэлектроники. Искусственное получение подобных микрокристаллов отличается малой производительностью при высоких затратах.

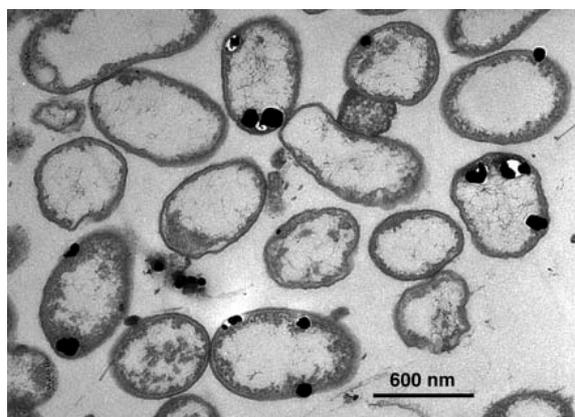


Рис. 4.2.43. Электронная микрофотография тонкого среза клеток *P. stutzeri* AG259. Видны крупные кристаллические частицы Ag и Ag₂S, заключенные между клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной

Таким образом, применение микроорганизмов способно существенно упростить разработку новых материалов, так как именно микроскопическое строение материала в конечном счете определяет его свойства.

4.2.20. Проблема управляемого культивирования

В последние десятилетия XX в. одной из интенсивно развивающихся проблем микробиологии стала проблема **управляемого культивирования**. Теоретической основой возникновения и развития этого направления явилось детальное изучение большого разнообразия физиологических потребностей микроорганизмов. Результаты физиологических исследований позволили с помощью соответствующих условий культивирования *регулировать* ход бродильных и ферментационных процессов, накапливать микробную массу с *заданными* свойствами, *воздействовать* на ход микробиологических процессов.

Разработка проблемы управляемого культивирования восходит к исследованиям более раннего периода (20-е годы), направленным на поиск *методов*

изменения хода обмена веществ микроорганизмов с помощью разнообразных факторов внешней среды. Впервые на принципиальную возможность управлять развитием культуры с помощью условий среды указал Г. Клебс (1905), которому удалось таким образом регулировать развитие грибов и водорослей. В 50-е годы XX в. учеными разных стран была разработана теория роста и развития микробов (М. Стефенсон, И. Гунсалус, Н. Д. Иерусалимский, Ж. Моно, В. Шеффер, Р. Финн и др.). Были разработаны теоретические основы управления ростом микробов, опирающиеся на принцип минимума («узкого места»), т. е. использование функции лимитирующего вещества (Ж. Моно, А. Новик,

Л. Сниллард и др.), а также на регулирование величины популяции и накопления продуктов жизнедеятельности. Полученные данные позволили найти практические *методы управляемого культивирования* микробов, в том числе **метод непрерывного, или проточного, культивирования**, теоретическое обоснование которого было дано **Ж. Моно** ([рис. 4.2.44](#)) в 1950 г.



Рис. 4.2.44. Жак Люсьен Моно (Jacques Lucien Monod, 1910–1976)

Метод состоит в подаче в культиватор с постоянной скоростью питательной среды и непрерывном выводе с такой же скоростью культуральной среды с бактериями. Точный контроль за непрерывным культивированием микробов осуществляется в аппаратах типа *турбидостата*, обеспечивающего контроль за плотностью биомассы микроба, либо типа *хемотата*, позволяющего контролировать скорость увеличения концентрации лимитирующего фактора ([рис. 4.2.45](#)).

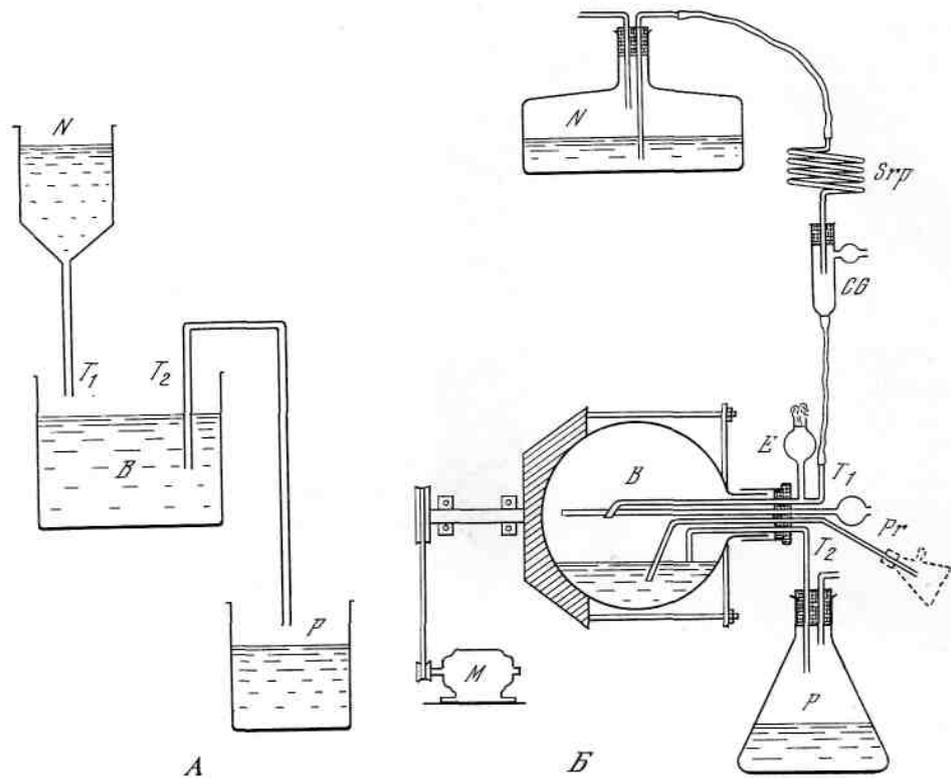


Рис. 4.2.45. Турбидостат Моно (Б) и схема проточной установки (А) по Моно (1950)

Значительное повышение точности физиологических исследований за счет обеспечения постоянства условий среды и состояния культуры определило широкое использование метода непрерывного культивирования в микробиологии.

4.2.21. Основные этапы развития генетики микроорганизмов

В 40–50-е годы XX в. из общей микробиологии выделилось самостоятельное направление – **генетика микроорганизмов** с наиболее важным разделом – генетикой бактерий. Основой исключительно быстрого развития этой области исследований послужили доказательства **мутационной** природы изменчивости микроорганизмов, обнаружение у них **различных форм генетической рекомбинации** и **роли ДНК** в их наследственных свойствах, достоинства микроорганизмов как **объектов генетических исследований**. Генетика микроорганизмов приобрела особое значение в связи с решением кардинальных проблем молекулярной биологии. Исследования структуры ДНК, ее роли в процессах биосинтеза белка и регуляции внутриклеточных обменных процессов, разработка проблем направленной изменчивости и специфичности мутагенеза ведутся в основном на микроорганизмах.

До оформления генетики микроорганизмов в самостоятельную отрасль знания генетики и микробиологи работали разобщенно. Микробиологи были

далеки от генетического истолкования наблюдавшихся ими фактов изменчивости и наследственности микробов, а генетики либо вообще не интересовались бактериологией, либо скептически относились к возможности применения генетических принципов к таким примитивно организованным формам жизни, какими им представлялись бактерии.

Первый этап в развитии генетики бактерий составили исследования, экспериментально доказывающие сходство природы и механизмов передачи потомству наследственных признаков у бактерий и высших организмов.

В период с 1910 по 1940 г. были описаны различные виды наследственной изменчивости. В 1921 г. французский микробиолог *П. де Крюи* описал изменение ряда свойств у одной из патогенных бактерий, возникающее, по его мнению, в результате расщепления признаков под влиянием неблагоприятных условий среды. Этот вид изменчивости он назвал диссоциацией. В 1925 г. в Советском Союзе *Г.А. Надсон* и *Г.С. Филиппов* впервые получили **мутационные** (по их терминологии, сальтационные) стойкие изменения признаков у дрожжевых и плесневых грибов, подвергнув их облучению рентгеновыми лучами. Это был первый случай *индуцированной мутации*, вызванной физическим мутагенным фактором. Первые данные о характере мутаций позволили провести параллель между природой изменчивости у бактерий и высших организмов. Это стало возможным также после того, как были разработаны методы, которые дали возможность отличать изменения отдельной клетки от изменчивости целой популяции.

Причины различий в объяснении фактов изменчивости у микробов носили преимущественно методологический характер. Из-за отсутствия единой методики эксперимента данные разных авторов оставались несопоставимыми. Трудности в разграничении фенотипа и генотипа приводили зачастую к отрицанию различий между адаптацией и мутацией. Случаи морфологической изменчивости, требующие длительного наблюдения, нередко объясняли наличием сложных циклов развития. Длительное время отсутствовали и единые методы генетического анализа, в частности, принцип отбора мутантов. Значительное упорядочение представлений о природе изменчивости у микробов было связано с разработкой методов генетического анализа у высших организмов и утверждением представлений о сходстве механизмов изменчивости и наследственности у всех живых организмов.

4.2.22. Генетика бактерий

В генетике бактерий ситуация сложилась таким образом, что, несмотря на достаточное знакомство ученых с явлением *спонтанной ненаправленной изменчивости* у бактерий, прошло немало времени, прежде чем теория мутаций получила признание. До 40-х годов XX в. исследованию подвергалась мутабельность различных признаков бактерий. Преимущественным методом было наблюдение фактов изменчивости и их статистическая обработка. Среди признаков, которые использовались для изучения закономерностей из-

менчивости, учитывались главным образом *антигенность*, *вирулентность* и *морфологические особенности*. С начала 40-х годов, после признания за мутационной изменчивостью ведущей роли в изменчивости бактерий, характер *спонтанных* и *индуцированных* мутаций стали изучать при исследовании таких признаков, как устойчивость к ингибиторам (особенно к антибиотикам), к фагу, потребность в дополнительных факторах роста или дефектность синтеза отдельных ферментов, изменение морфологии клеток или колоний, вирулентные и антигенные свойства. Общему признанию ведущей роли мутационной изменчивости у бактерий способствовала разработка ряда селективных методов ее выявления. Одним из них был *метод «флуктуационного теста»*, разработанный в 1943 г. С. Лурия и М. Дельбрюком. Метод основывался на учете возникновения фагоустойчивых клонов в популяции чувствительного к фагу штамма *Escherichia coli*. Его использование положило начало современной генетике бактерий.

Еще более простое доказательство значения мутационной изменчивости дал *«метод перераспределения» клеток*, разработанный Х. Ньюкомбом (1949). Он основан на анализе роли фага при орошении фагофильтратом посевов фагочувствительных бактерий и на учете появления большего по сравнению с контролем числа устойчивых к фагу клеток за счет возникновения мутантных фагоустойчивых клеток.

Веское доказательство существования «преадаптивной» изменчивости было получено *методом «отпечатков» бактерий* (выросших на чашках-репликах), созданным Дж. Ледербергом и Э. Ледерберг в 1952 г. Этот метод позволил выявлять спонтанные мутации без обработки фагом или антибиотиками, т. е. в отсутствие специфических условий внешней среды. Еще более наглядно спонтанность возникновения мутантов была продемонстрирована с помощью метода непрямого отбора, разработанного в 1955 г. Л. Кавалли – Сфорца и Дж. Ледербергом. В его основе лежит процесс разведения и обогащения исходной популяции, дающий практически чистую культуру. Данные, полученные с помощью указанных методов, убедили большинство исследователей в том, что основная доля бактериальных мутантов возникает за счет спонтанных и ненаправленных мутаций, частота которых сравнительно низка.

Важным событием в изучении природы мутаций было открытие *биохимических (ауксотрофных) мутантов*, т.е. микробов, потерявших в результате мутации способность самостоятельно синтезировать те или иные метаболиты и потому нуждающихся во включении этих метаболитов в питательную среду. Ауксотрофные мутанты были впервые обнаружены Дж. Бидлом и Э. Тейтумом в 1941 г. у плесневого грибка *Neurospora crassa* при облучении культуры ультрафиолетовыми лучами.

Теория Бидла и Тейтума, выраженная формулой «один ген – один фермент», обобщила данные изучения механизмов, контролирующих образование ферментов, с помощью ауксотрофных мутантов. Впоследствии она была уточнена и в настоящее время формулируется как «один ген – одна макромолекула» (РНК или «полипептид»). Важность этих исследований определилась

тем, что впервые была установлена связь между отдельным геном и конкретной химической реакцией, происходящей в клетке. Ауксотрофные мутанты стали успешно применяться и при разработке биологических методов определения различных аминокислот, витаминов, азотистых оснований. Исследования с применением ауксотрофов положили начало биохимической генетике.

Восстановление биосинтетической активности у ауксотрофов (или реверсия к прототрофности) было впервые описано Ф. Райяном и Дж. Ледербергом в 1948 г. у *Neurospora crassa*. Это явление рассматривалось как результат либо реверсной мутации в том же локусе, либо мутации в другом локусе хромосомы, сцепленном с локусом, затронутым прямой мутацией (супрессорная мутация). Последующее изучение явления обратного мутирования у биохимических мутантов позволило уточнить механизмы этого процесса. Было показано, что ревертирование обязано не истинным обратным мутациям, а главным образом супрессорным мутациям, возникающим в другом месте генома и приводящим к восстановлению дикого фенотипа. Важный материал был получен также при изучении генетических факторов, регулирующих обмен углеводов, в связи с этим и механизмов, контролирующих образование ферментов, а также мутирование морфологических признаков клеток, антигенных и вирулентных свойств. Данные по изучению этих мутантов в значительной мере взаимосвязаны (П. де Крюи, 1921; А. Александри, 1931; В. Браун, 40-е годы).

Для раскрытия молекулярной сущности мутагенеза как главного механизма изменения наследственной информации решающее значение имела расшифровка в 1953 г. структуры молекулы ДНК **Дж. Уотсоном** (*James Dewey Watson*, род. 1928) и **Ф. Криком** (*Francis Crick*, 1916-2004) (Нобелевская премия, 1962). Это фундаментальное открытие заложило основу изучения механизмов передачи наследственной информации у бактерий с помощью методов молекулярной биологии. Речь идет об исследовании трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии.

4.2.23. Изучение трансформации, трансдукции, конъюгации и лизогенной конверсии

В настоящее время **трансформацией** называют процесс переноса информации с помощью ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту и замещения в последней в результате рекомбинации специфической последовательности нуклеотидов генома. Термин «трансформация» появился в 1928–1934 годах, когда было обнаружено, что некоторые штаммы бактерий, выращенные в присутствии убитых клеток или в культуральных фильтратах и экстрактах из других родственных штаммов, могли приобретать некоторые свойства этих штаммов ([рис. 4.2.46](#)). Сущность этого явления была выяснена в 1944 г. О. Эвери, К. Мак-Леодом и М. Мак-Карти, установившими, что трансформирующим агентом является **высокомолекулярная ДНК**.

Дальнейшее изучение трансформации проводилось при учете в качестве маркеров различных признаков: капсулообразования (для пневмококков), устойчивости к антибиотикам, потребности в факторах роста (Х. Раппапорт, 1959; Л. Толмач, Р. Херриотт, 1962; и др.). Исследования с использованием последних двух маркеров дали возможность детально разработать проблемы *множественной трансформации* и «*сцепления*» различных генов. Важное место среди этих исследований заняли работы японских ученых Х. Иошикавы и Н. Сеока, которые в 1963 г. разработали *метод картирования сцепленных генов у *Vacillus subtilis**.

Способность ДНК проникать в клетку-реципиент зависит как от природы самой ДНК, так и от физиологического состояния клетки-реципиента. Трансформирующей ДНК могут быть только высокомолекулярные двухцепочечные фрагменты, при этом проникать в бактериальную клетку может ДНК, выделенная из разных биологических источников, но включаться в геном – только ДНК с определенной степенью гомологичности. После того как экзогенный фрагмент ДНК, проникший в клетку, нашел гомологичный фрагмент ДНК клетки-реципиента, между ними происходит генетический обмен.

Открытие *лизогении* связано с именами Ж. Борде и М. Чуке (1921), которые положили начало изучению роли бактериофага в осуществлении бактериальных рекомбинаций (рис. 4.2.47). Данное ими определение лизогении как наследственной способности бактерий спонтанно продуцировать бактериофаг при отсутствии экзогенного заражения сохранилось и по нынешний день.

На основе исследований Ф. Бернета, М. Дельбрюка и особенно А. Львова, проливших свет на истинную природу явления лизогении, стало возможным открытие Дж. Ледербергом и Н. Циндером (1952) нового способа переноса генетической информации с помощью бактериофага, названного ими *трансдукцией* (рис. 4.2.48). Трансдукция оказывается возможной, если в процессе размножения фага одна из частиц случайно захватит фрагмент бактериальной хромосомы, как правило, содержащий очень небольшое число генов. Когда такая фаговая частица заражает бактерию-реципиент, бактериальная ДНК проникает в клетку таким же путем, как фаговая. Между трансдуцированной бактериальной ДНК и гомологичным участком бактериальной хромосомы может произойти обмен, и, как следствие, его возникают рекомбинанты, несущие небольшую часть генетического материала клетки-донора. Передача признаков с помощью фагов показана для бактерий, принадлежащих к разным родам. Использование разных форм трансдукции способствовало решению многих сложных генетических проблем.

В 50-х годах Б. Хейс установил, что при бактериальном скрещивании наблюдается полярность, причем один из партнеров каждой конъюгирующей пары является донором, или «самцом», а другой – реципиентом, или «самкой», т. е. партнеры, участвующие в конъюгации, гетероталличны. Им были выделены два половых типа – F^+ (донорные, или мужские, штаммы) и F^- (реципиентные, или женские, штаммы). В 1956 г. Дж. Ледерберг представил

прямые микроскопические доказательства образования конъюгационных пар в смешанных культурах рекомбинирующих штаммов.

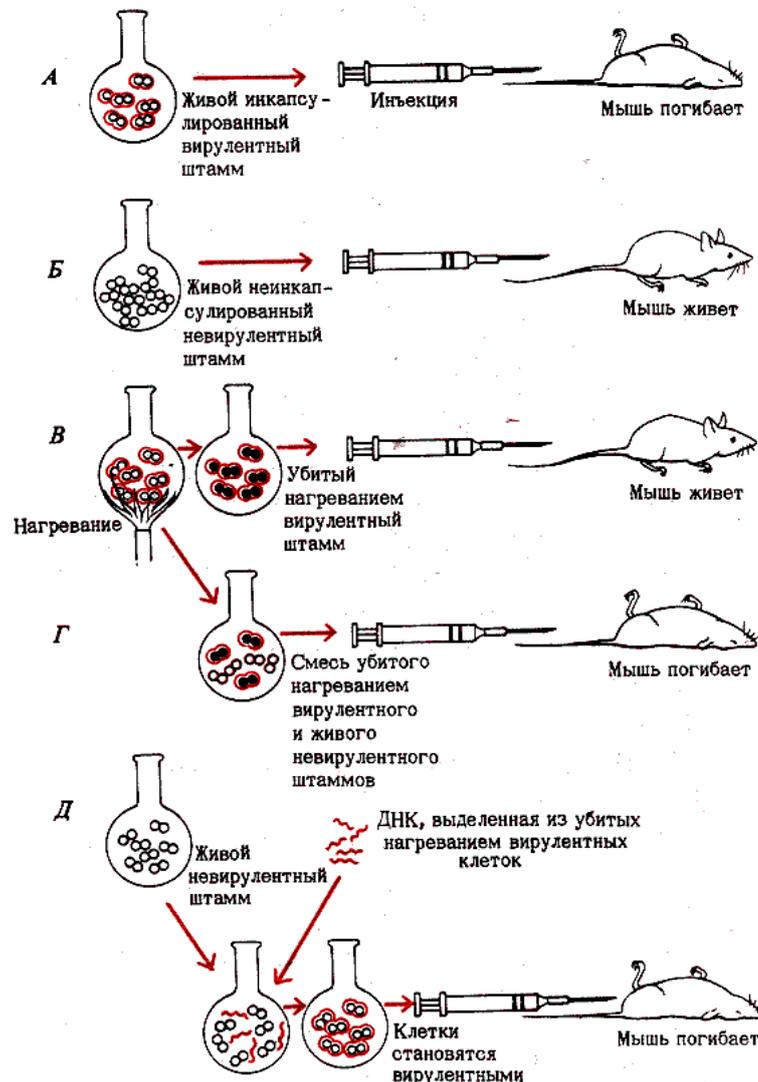


Рис. 4.2.46. Схема эксперимента Гриффита (по Стенту): а – мышь, которой введена культура патогенного капсулированного штамма S пневмококков, погибает; б – мышь, которой введена культура непатогенного бескапсульного R-мутанта нормального S-штамма, не погибает; в – мышь, которой введена культура S-штамма, убитого предварительно нагреванием, не погибает; г – мышь, которой введена смесь живой культуры R-мутанта и убитой нагреванием культуры нормального S-штамма, погибает; в этом случае присутствие убитых нагреванием S-бактерий вызвало трансформацию живых R-бактерий, в результате чего у них восстановились способность к образованию капсулы и патогенность

При конъюгации, для которой необходим непосредственный контакт между бактериальными клетками, осуществляется направленный перенос генетического материала от клетки-донора в клетку-реципиент (рис. 4.2.49). Как правило, в клетку-реципиент переносится только часть генетического материала клетки-донора, в результате чего образуется неполная зигота, или мерозигота, содержащая часть генома донора и полный геном клетки-реципиента. Участки перенесенной от донора ДНК находят гомологичные участки в молекуле ДНК реципиента, между которыми происходит генетиче-

ский обмен. В результате часть донорной ДНК встраивается (интегрируется) в геном реципиента, а соответствующая часть реципиентной ДНК из него исключается.

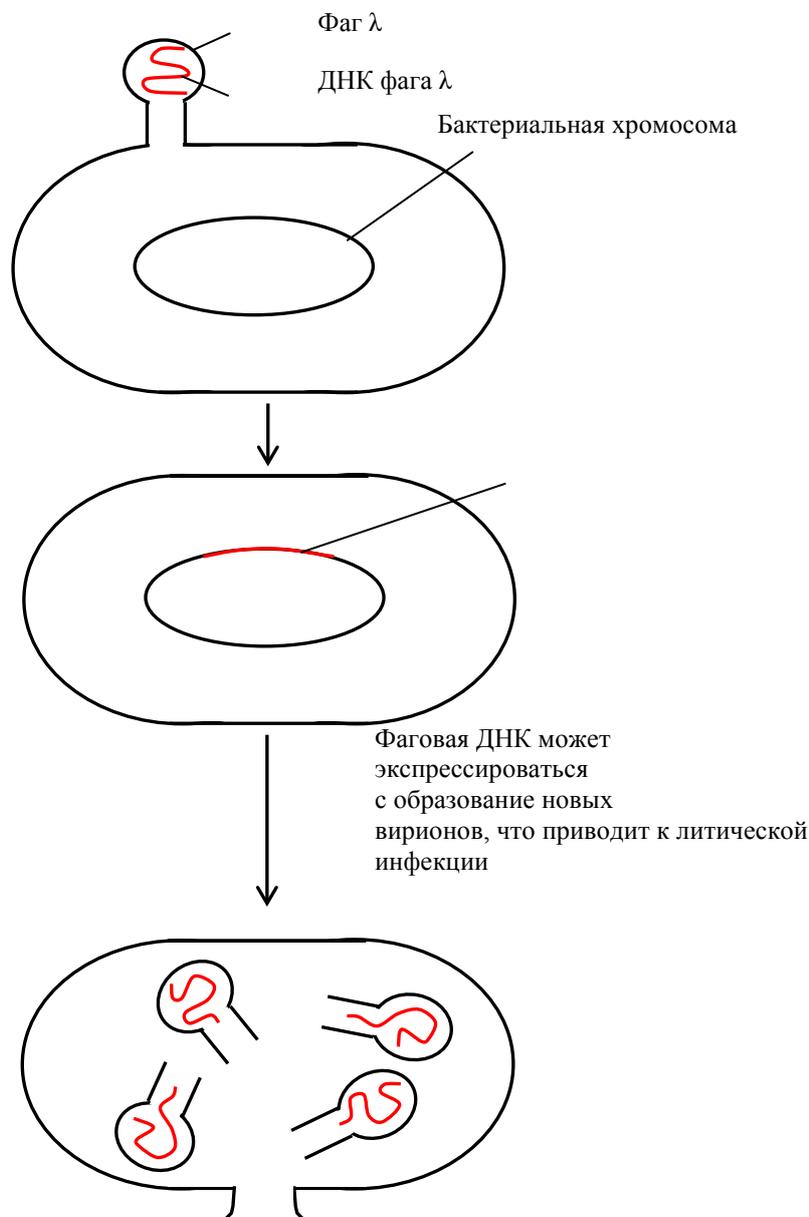


Рис. 4.2.47. Встраивание ДНК фага λ в хромосому *E. coli* в неэкспрессируемом состоянии, которое может поддерживаться посредством репликации в течение многих поколений. В результате некоего события, играющего роль пускового механизма, вирусный геном может начать экспрессироваться с образованием фаговых частиц и последующим лизисом клеток

Наконец, еще один путь переноса генетического материала у прокариот осуществляется с помощью **плазмид** определенного типа, обладающих генами, обеспечивающими эту возможность. Такие плазмиды, помимо переноса собственного генетического материала, могут обеспечивать перенос хромо-

сомных генов, плазмид, не обладающих способностью к самостоятельному переносу, а также осуществлять передачу транспозонов из плазмиды в хромосому или другую плазмиду.

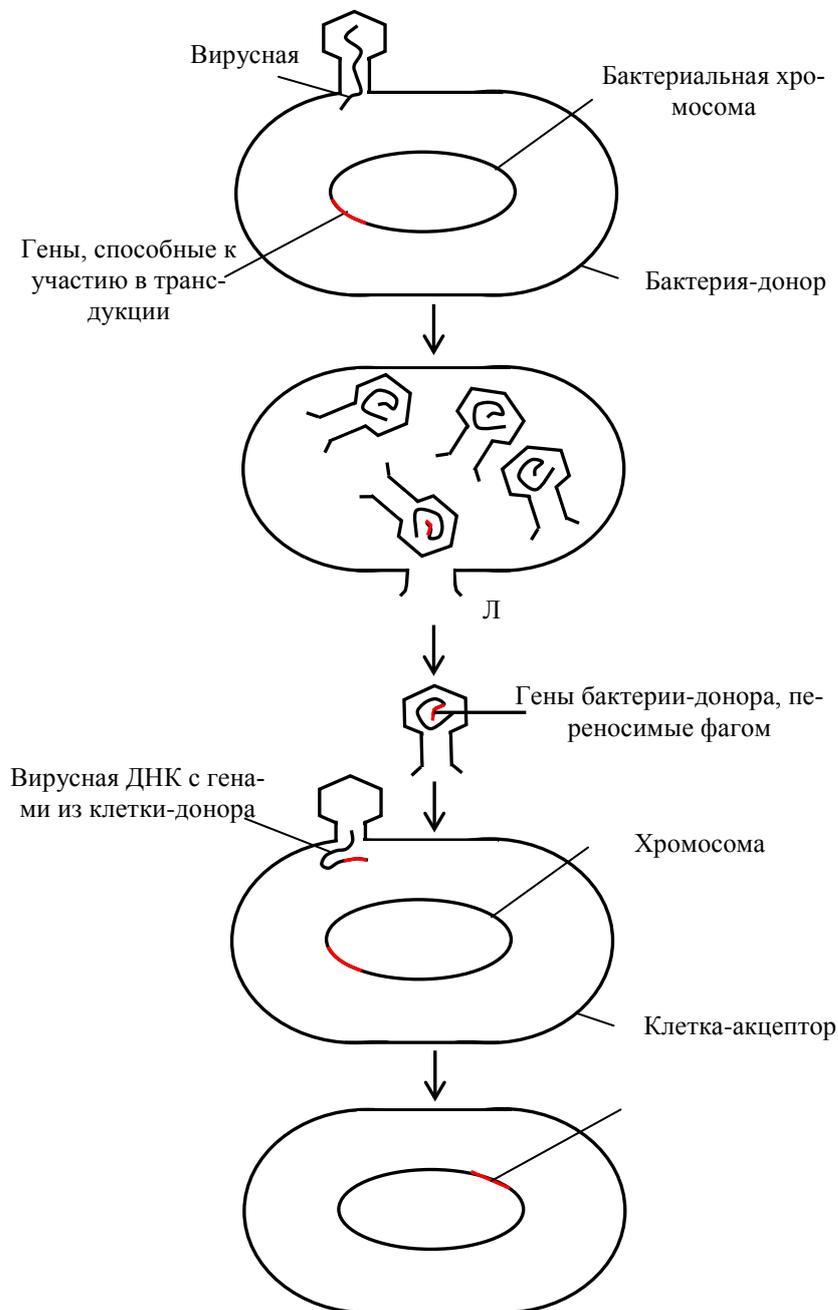


Рис. 4.2.48. Трансдукция. Если бактериальная клетка заражена некоторыми ДНК-содержащими фагами, то небольшая часть ее хромосомы может ковалентно присоединиться к фаговой ДНК, реплицироваться вместе с ней и таким образом встраиваться в ДНК дочерних фаговых частиц. Когда такие частицы заражают другую клетку, фаговая ДНК приносит в эту клетку участок хромосомы первой клетки

Все известные способы передачи генетической информации с помощью плазмид создают огромные возможности для интенсивных генетических обменов между клетками различных бактерий. Плазмидам и другим нехромосомным генетическим элементам принадлежит основная роль в пере-

даче генетической информации «по горизонтали». Можно предположить, что в природе любая генетическая информация может быть перенесена в любую клетку прокариот, если не прямо, то через посредников. Подтверждением этого могут служить данные по введению с помощью сконструированной плазмиды в бактериальную клетку эукариотной ДНК и ее репродукции там.

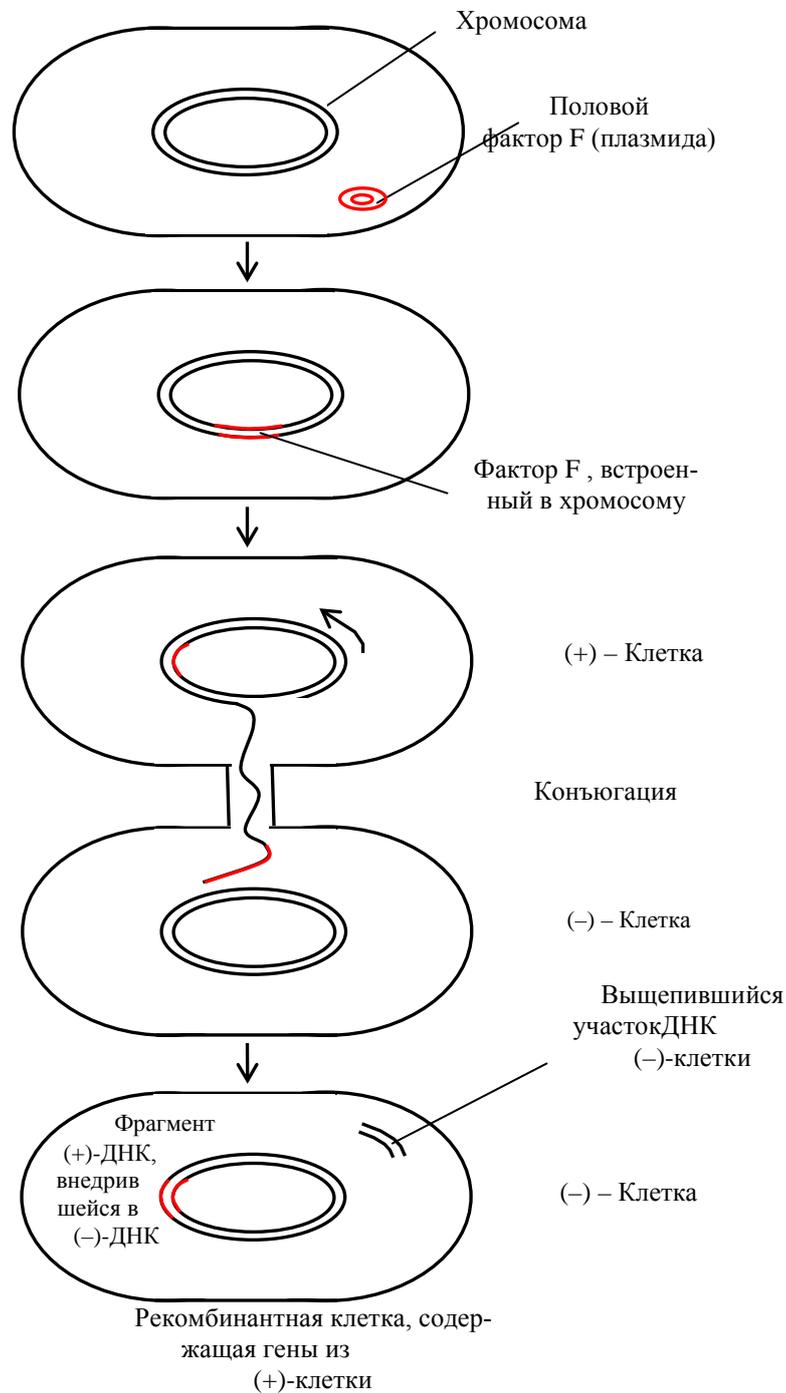


Рис. 4.2.49. Конъюгация бактерий. Обычно бактерии размножаются вегетативным путем, с помощью простого роста и деления. Однако у некоторых бактерий иногда происходит половая конъюгация, в ходе которой часть одной из цепей (или вся цепь) хромосомы донорной клетки переносится через пиль – длинный соединительный канал – в реципиентную клетку того же вида

Как редкое событие, происходящее с частотой 10^{-4} – 10^{-7} , плазмиды или отдельные гены, входящие в их состав, могут включаться в бактериальную хромосому. Поскольку ДНК плазмиды и бактериальной клетки не имеют одинаковых нуклеотидных последовательностей, т. е. не являются гомологичными, рекомбинация между ними происходит не по механизму обмена, а по механизму встраивания. Рекомбинации такого типа происходят также с участием транспозонов и IS-элементов при их перемещении (транспозиции) в пределах хромосомы. Встраивание плазмид и мигрирующих элементов помимо того, что приводит к введению в хромосому дополнительного генетического материала, может вызывать перестройку бактериального генома: нарушать целостность генов или регуляцию их функционирования, т. е. вызывать мутации.

4.3. Возникновение и развитие вирусологии

4.3.1. Открытие вирусов

Открытие вирусов началось с почти детективной истории. В 1887 г. в Крыму плантации табака поразила неизвестная болезнь: листья растений покрывались сложным абстрактным рисунком, растекавшимся по листу, словно краска, переливающаяся с одного листа на другой, от одного растения к другому (рис. 4.3.1). Сельское хозяйство несло большие убытки. На место происшествия был направлен выпускник Санкт-Петербургского университета Д. И. Ивановский (рис. 4.3.2). Молодой ученый решил выяснить, какая бактерия вызывает болезнь табака. Однако задача оказалась весьма не простой.

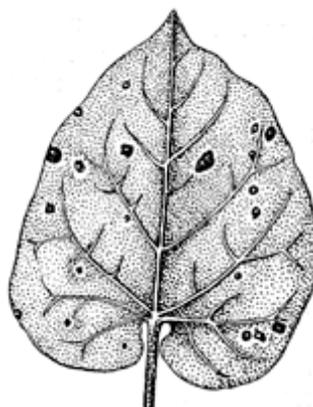


Рис. 4.3.1. Лист, пораженный вирусом табачной мозаики

Просмотр огромного количества препаратов, приготовленных из экстрактов больных листьев, не принес удачи. Не удалось получить ответ на вопрос: есть ли микробы в экстрактах из пораженных листьев? В то же время при заражении здоровых листьев соком из больных (инъекции в толщу здо-

ровых листьев) результат был всегда одинаковым: здоровые листья заболевали через 10–15 дней. Это напоминало инкубационный период, свойственный любой инфекции, в течение которого микробы, размножаясь, проникают внутрь организма и вызывают заболевание. Но прямого доказательства не было. Тогда Ивановский использует метод фильтрации. Во Франции Шамберлан, ученик и друг знаменитого Пастера, изготовил бактериальный фильтр – «свечу Шамберлана» из фарфора с крайне мелкими порами, не пропускающими самые мелкие микробы, видимые в микроскоп. Ивановский фильтрует сок из больных листьев через этот фильтр. Идея проста, профильтрованный сок не должен содержать микробов и, следовательно, не сможет заразить здоровые листья табака. Но, к изумлению исследователя, при нанесении капли абсолютно прозрачной жидкости на здоровые листья на них появляется характерный абстрактный рисунок, т. е. развивается болезнь. Вывод один – в отфильтрованном соке растения есть неизвестные микробы – возбудители мозаичной болезни табака (ВТМ). Д.И. Ивановский предположил, что ВТМ в тысячу раз меньше уже известных микробов, поэтому и прошли через бактериальный фильтр. Так были открыты новые микробы – «невидимки» – фильтрующиеся вирусы (1892 г.).



Рис. 4.3.2. Дмитрий Иосифович Ивановский (1864–1920)

Термин «вирус» (от лат. *virus* – яд) предложил голландец для обозначения инфекционной природы отфильтрованных растительных жидкостей. Название «фильтрующиеся вирусы» употребляли до конца 30-х – начала 40-х годов XX столетия. Впоследствии оказалось, что через мелкие поры (0,5 мкм) бактериальных фильтров могут проходить не только вирусы, но и так называемые L-формы бактерий. Следовательно, фильтруемость, определяемую малыми размерами, нельзя считать свойством, отличающим вирусы от других микроорганизмов, поэтому и оснований для сохранения определения «фильтрующиеся» не стало. Фильтрующиеся вирусы стали просто вирусами ([рис. 4.3.3](#)).

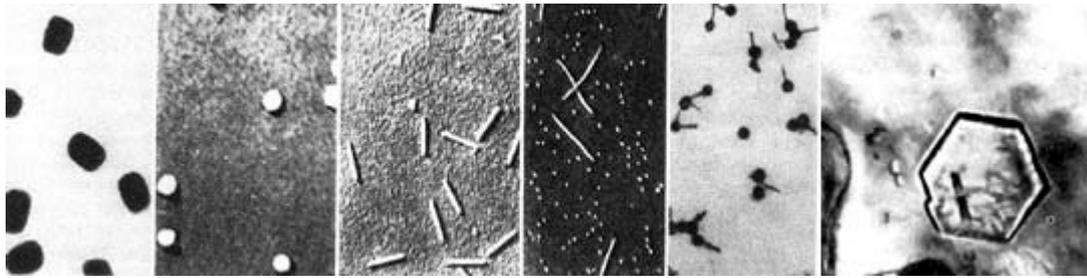


Рис. 4.3.3. Микрофотографии разных вирусов

Впоследствии оказалось, что ВТМ может кристаллизоваться. В 1935 г. знаменитый вирусолог У. Стэнли подтвердил способность образовывать кристаллы и доказал возможность существования в кристаллическом виде не только ВТМ, но и ряда других вирусов. Так получил признание термин «кристаллы Ивановского» ([рис. 4.3.4](#)).

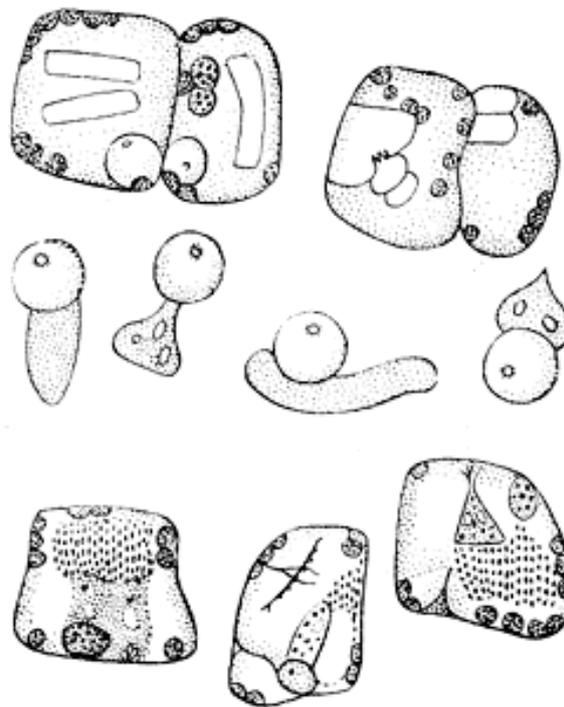


Рис. 4.3.4. Рисунок Ивановского, изображающий вирусные кристаллы и аморфные вирусные включения в клетках мозаичного табака

В 1936 г. английский ученый Ф.С. Боуден совместно с Н.У. Пири показали, что ВТМ состоит не из чистого белка, как считал Стенли, а является нуклеопротеидом. Впоследствии вирусологами разных стран были получены в кристаллическом виде вирусы человека, животных, насекомых и растений. Кристаллическое состояние оказалось особенно характерным для вирусов растений.

4.3.2. Биоразнообразие вирусов

В настоящее время ясно, что вирусы характеризуются убиквитарностью, т. е. повсеместностью распространения. Вирусы поражают представителей всех царств живого: человека, позвоночных и беспозвоночных животных, растения, грибы, бактерии. В настоящее время вирусов известно великое множество, но они настолько малы, что, по словам академика В.М. Жданова, коллекция, собранная из всех известных вирусов, «поместилась бы в коробочке размером с маковое зернышко». Вирусы сопровождают все живое со дня рождения до самой смерти. Эти коварные невидимки приносят огромный вред. Больше половины всех заболеваний человека (более 500 различных вирусных инфекций) на «совести» вирусов.

Первое сообщение, имеющее отношение к вирусам бактерий, было сделано Эрнест Ханкин (Ernest Hankin) в 1896 г. В Летописи Института Пастера он заявил: «... вода некоторых рек Индии обладает бактерицидным действием...», что без сомнения связано с вирусами бактерий. В 1915 г. Туорт в Лондоне, изучая причины лизиса бактериальных колоний, описал принцип передачи «лизиса» новым культурам в ряду поколений. Его работы, как это часто бывает, фактически оказались не замеченными, и два года спустя, в 1917 г., канадец **Феликс Губерт Д'Эрелль** (рис.4.3.5) повторно обнаружил явление лизиса бактерий, связанного с фильтрующимся агентом. Он назвал этот агент **бактериофагом**. Д'Эрелль предполагал, что бактериофаг один. Однако исследования Барнета, работавшего в Мельбурне в 1924–1934 года, показали широкое разнообразие бактериальных вирусов по физическим и биологическим свойствам. Открытие многообразия бактериофагов вызвало большой научный интерес. В конце 30-х годов трое исследователей – физик Дельбрюк (Max Ludwig Henning Delbrück, 1906–1981), бактериологи Лурия (Salvador Edward Luria, 1912–1991) и Херши (Alfred Day Hershey, 1908–1997), работавшие в США, создали так называемую «Фаговую группу», исследования которой в области генетики бактериофагов в конечном итоге привели к рождению новой науки – *молекулярной биологии*.



Рис. 4.3.5. Феликс Губерт Д'Эрелль (Felix d'Herelle 1873–1949)

В наименьшей степени изучены вирусы насекомых. В настоящее время ясно, что вирусы, поражающие насекомых, условно можно разделить на 3 группы: собственно вирусы насекомых, вирусы животных и человека, для которых насекомые являются промежуточными хозяевами, и вирусы растений, которые также поражают насекомых.

Первый вирус насекомых, который был идентифицирован, – *вирус желтухи шелковичного червя* (вирус полиэдроза тутового шелкопряда, названный *Bollea stilpotiae*). Еще в 1907 г. *Провачек* показал, что фильтрованный гомогенат больных личинок является инфекционным для здоровых личинок тутового шелкопряда, но только в 1947 г. немецкий ученый *Бергольд* обнаружил палочковидные вирусные частицы.

Одним из наиболее плодотворных исследований в области вирусологии является изучение *Вальтером Ридом* (рис.4.3.6) природы желтой лихорадки на волонтерах армии США в 1900–1901 гг. Убедительно было продемонстрировано, что *желтая лихорадка* вызывается фильтрующимся вирусом, который передавался комарами и москитами. Было также установлено, что москиты после впитывания инфекционной крови в течение двух недель остаются неинфекционными. Таким образом, был определен внешний инкубационный период заболевания (время, необходимое для репродукции вируса в насекомом) и установлены основные принципы эпидемиологии *арбовирусных* инфекций (вирусных инфекций, передаваемых кровососущими членистоногими).



Рис. 4.3.6. Вальтер Рид (Walter Reed, 1851–1902)

Способность размножения вирусов растений в своем переносчике – насекомом была показана в 1952 г. Мараморошу. Исследователь, используя технику инъекций насекомым, убедительно показал способность вируса желтухи астр размножаться в своем переносчике – шеститочечной цикаде.

4.3.3. Этапы развития вирусологии

История достижений вирусологии напрямую связана с успехами развития методической базы исследований.

Конец XIX – начало XX в. Основным методом идентификации вирусов в этот период был *метод фильтрации* через бактериологические фильтры (свечи Шамберлана), которые использовались как средство разделения возбудителей на бактерии и небактерии. С использованием фильтруемости через бактериологические фильтры были открыты следующие вирусы: 1892 г. – вирус табачной мозаики; 1898 г. – вирус ящура; 1899 г. – вирус чумы рогатого скота; 1900 г. – вирус желтой лихорадки; 1902 г. – вирус оспы птиц и овец; 1903 г. – вирус бешенства и вирус чумы свиней; 1904 г. – вирус оспы человека; 1905 г. – вирус чумы собак и вирус вакцины; 1907 г. – вирус денге; 1908 г. – вирус оспы и трахомы; 1909 г. – вирус полиомиелита; 1911 г. – вирус саркомы Рауса; 1915 г. – бактериофаги; 1916 г. – вирус кори; 1917 г. – вирус герпеса; 1926 г. – вирус везикулярного стоматита.

30-е годы – основным вирусологическим методом, используемым для выделения вирусов и их дальнейшей идентификации, являются *лабораторные животные* (белые мыши – для вирусов гриппа, новорожденные мыши – для вирусов Коксаки, шимпанзе – для вируса гепатита В, куры, голуби – для онкогенных вирусов, поросята-гнотобионты – для кишечных вирусов и т. д.). Первым, кто начал систематически использовать лабораторных животных при изучении вирусов, был Пастер, который еще в 1881 г. проводил исследования по инокуляции материала от больных бешенством в мозг кролика. Другая веха – работы по изучению желтой лихорадки, следствием которых явилось использование в вирусологической практике новорожденных мышей. Кульминацией этого цикла работ стало выделение Сайклзом в 1948 г. на мышцах-сосунках группы вирусов эпидемической миалгии.

1931 г. – в качестве экспериментальной модели для выделения вирусов стали использоваться *куриные эмбрионы*, которые обладают высокой чувствительностью к вирусам гриппа, оспы, лейкоза, саркомы кур и некоторым другим вирусам. И в настоящее время куриные эмбрионы широко используются для выделения вирусов гриппа.

1932 г. – английский химик Элфорд создает искусственные мелкопористые коллоидные мембраны – основу для *метода ультрафильтрации*, с помощью которого стало возможным проводить определение размера вирусных частиц и дифференцировать вирусы по этому признаку.

1935 г. – применение *метода центрифугирования* дало возможность кристаллизации вируса табачной мозаики. В настоящее время методы центрифугирования и *ультрацентрифугирования* (ускорение на дне пробирки превышает 200 000 g) широко используются для выделения и очистки вирусов.

В 1939 г. для изучения вирусов впервые был применен *электронный микроскоп*, обладающий разрешающей способностью 0,2–0,3 нм. Использование ультратонких срезов тканей и метода негативного контрастирования

водных суспензий позволило проводить изучение взаимодействия вирусов с клеткой и исследовать структуру (*архитектуру*) вирионов. Сведения, полученные с помощью электронного микроскопа, были значительно расширены с помощью *рентгеноструктурного анализа* кристаллов и псевдокристаллов вирусов. Совершенствование электронных микроскопов завершилось созданием *сканирующих микроскопов*, позволяющих получать объемные изображения. С использованием метода электронной микроскопии изучена архитектура вирионов, особенности их проникновения в клетку хозяина.

В этот период была открыта основная масса вирусов. В качестве примера могут быть приведены следующие: 1931 г. – вирус гриппа свиней и вирус западного энцефаломиелита лошадей; 1933 г. – вирус гриппа человека и вирус восточного энцефаломиелита лошадей; 1934 г. – вирус паротита; 1936 г. – вирус рака молочной железы мышей; 1937 г. – вирус клещевого энцефалита.

40-е годы. В 1940 г. Хогланд с коллегами установили, что вирус осповакцины содержит ДНК, но не РНК. Стало очевидным, что вирусы отличаются от бактерий не только размерами и неспособностью расти без клеток, но и тем, что они содержат только *один* вид нуклеиновой кислоты – ДНК или РНК.

1941 г. – американский ученый Херст на модели вируса гриппа открыл феномен *гемагглютинации* (склеивания эритроцитов). Это открытие легло в основу разработки методов выявления и идентификации вирусов и способствовало изучению взаимодействия вируса с клеткой. Принцип гемагглютинации положен в основу ряда методов:

РГА – *реакция гемагглютинации* – применяется для обнаружения и титрования вирусов;

РТГА – *реакция торможения гемагглютинации* – применяется для идентификации и титрования вирусов.

1942 г. – Херст устанавливает наличие у вируса гриппа фермента, который позднее идентифицирован как *нейраминидаза*.

1949 г. – открытие возможности культивирования клеток животных тканей в искусственных условиях. В 1952 г. Эндерс, Уэллер и Роббинс получили Нобелевскую премию за разработку *метода культуры клеток*. Введение в вирусологию метода культуры клеток явилось важным событием, давшим возможность получения культуральных вакцин. Из широко применяемых в настоящее время культуральных живых и убитых вакцин, созданных на основе аттенуированных штаммов вирусов, следует отметить вакцины против полиомиелита, паротита, кори и краснухи.

Открыты вирусы: 1945 г. – вирус Крымской геморрагической лихорадки; 1948 г. – вирусы Коксаки.

50-е годы. В 1952 г. Дульбекко разрабатывает *метод титрования бляшек в монослое клеток эмбриона цыпленка*, что позволило ввести в вирусологию количественный аспект. 1956–1962 годы. Уотсон, Каспар (США) и Круг (Великобритания) разрабатывают общую теорию симметрии вирусных

частиц. *Структура* вирусной частицы стала одним из критериев в системе классификации вирусов.

Этот период характеризовался значительными достижениями в области бактериофагов:

а) установлена индукция профага лизогенизирующих фагов (Львов и др., 1950 г.);

б) доказано, что инфекционность присуща фаговой ДНК, а не белковой оболочке (Херши, Чейз, 1952 г.);

в) открыто явление общей трансдукции (Циндер, Ледерберг, 1952 г.).

Кроме того, реконструирован инфекционный вирус табачной мозаики (Френкель-Конрад, Вильяме, Сингер, 1955–1957 гг.), в 1955 г. получен в кристаллическом виде вирус полиомиелита (Шаффер, Шверд, 1955 г.); открыты вирусы: 1951 г. – вирусы лейкоза мышей и ЕСНО; 1953 г. – аденовирусы; 1954 г. – вирус краснухи; 1956 г. – вирусы парагриппа, цитомегаловирус, респираторно-синцитиальный вирус; 1957 г. – вирус полиомы; 1959 г. – вирус аргентинской геморрагической лихорадки.

60-е и последующие годы характеризуются расцветом молекулярно-биологических методов исследования. Достижения в области химии, физики, молекулярной биологии и генетики легли в основу методической базы научных исследований, которые стали применяться не только на уровне методик, но и целых технологий, где вирусы выступают не только как объект исследований, но и как инструмент. Ни одно открытие молекулярной биологии не обходится без вирусной модели.

1967 г. – Катес и МакАуслан демонстрируют присутствие в вирионе осповакцины *ДНК-зависимой РНК-полимеразы*. В следующем году обнаруживается *РНК-зависимая РНК-полимераза* у реовирусов, а затем у парамиксо- и рабдовирусов. В 1968 г. Якобсон и Балтимор устанавливают наличие у полиовирусов геномного белка, соединенного с РНК, Балтимор и Бостон устанавливают, что геномная РНК полиовируса транслируется в полипротеин.

Открыты вирусы: 1960 г. – риновирусы; 1963 г. – австралийский антиген (HBsAg).

70-е годы. Балтимор одновременно с Темином и Мизутани сообщают об открытии в составе РНК-содержащих онкогенных вирусов фермента *обратной транскриптазы (ревертазы)*. Становится реальным изучение генома РНК содержащих вирусов.

Изучение экспрессии генов у вирусов эукариот дало фундаментальную информацию о молекулярной биологии самих эукариот – существование *кэп-структуры мРНК* и ее роль в трансляции РНК, наличие *полиадениловой последовательности* на 3'-конце мРНК, *сплайсинг* и роль *энхансеров* в транскрипции впервые выявлены при изучении вирусов животных.

1972 г. – Берг публикует сообщение о создании рекомбинантной молекулы ДНК. Возникает новый раздел молекулярной биологии – *генная инженерия*. Применение технологии рекомбинантных ДНК позволяет получать белки, имеющие важное значение в медицине (*инсулин, интерферон, вакцины*). 1975 г. – Келер и Мильштейн получают первые линии гибридов, проду-

цирующих *моноклональные антитела* (МКА). На основе МКА разрабатываются самые специфичные тест-системы для диагностики вирусных инфекций. 1976 г. – Бламберг за открытие HBsAg получает Нобелевскую премию. Установлено, что гепатит А и гепатит В вызываются разными вирусами.

Открыты вирусы: 1970 г. – вирус гепатита В; 1973 г. – ротавирусы, вирус гепатита А; 1977 г. – вирус гепатита дельта.

80-е годы. Развитие заложенных отечественным ученым Л.А. Зильбером представлений о том, что возникновение опухолей может быть связано с вирусами. Компоненты вирусов, ответственные за развитие опухолей, назвали *онкогенами*. Вирусные онкогены оказались в числе лучших модельных систем, помогающих изучению механизмов онкогенетической трансформации клеток млекопитающих.

1985 г. – Мюллис получает Нобелевскую премию за открытие *полимеразной цепной реакции* (ПЦР). Это – молекулярно-генетический метод диагностики, позволивший, кроме того, усовершенствовать технологию получения рекомбинантных ДНК и открыть новые вирусы. Открыты вирусы: 1983 г. – вирус иммунодефицита человека; 1989 г. – вирус гепатита С; 1995 г. – с использованием ПЦР открыт вирус гепатита G.

4.3.4. Развитие концепции о природе вирусов

Ответы на вопросы «Что такое вирусы?» и «Какова их природа?» составляли предмет дискуссии многие годы со времени их открытия. В 20-30 гг. никто не сомневался, что вирусы являются живой материей. В 30-40 гг. считалось, что вирусы – это микроорганизмы, так как способны размножаться, обладают наследственностью, изменчивостью и приспособляемостью к меняющимся условиям среды обитания, и, наконец, подвержены биологической эволюции, которая обеспечивается естественным и искусственным отбором. В 60-е годы первые успехи молекулярной биологии определили закат концепции о вирусах как организмах. В онтогенетическом цикле вируса выделены две формы – внеклеточная и внутриклеточная. Для обозначения внеклеточной формы вируса введен термин *вирион*. Установлены отличия его организации от строения клеток. Обобщены факты, указывающие на совершенно отличный от клеток тип размножения, названный *дисъюнктивная репродукция*. Дисъюнктивная репродукция – это временная и территориальная разобщенность синтеза вирусных компонентов – генетического материала и белков – от последующей сборки и формирования вирионов. Показано, что генетический материал вирусов представлен одним из двух типов нуклеиновой кислоты (РНК или ДНК). Сформулировано, что основным и абсолютным критерием отличия вирусов от всех других форм жизни является отсутствие у них *собственных* белоксинтезирующих систем.

Накопившиеся данные позволили прийти к выводу, что вирусы не являются организмами, пусть даже мельчайшими, так как любые, даже минимальные организмы типа микоплазм, риккетсий и хламидий имеют собствен-

ные белоксинтезирующие системы. Согласно определению, сформулированному академиком В.М. Ждановым, вирусы являются *автономными генетическими* структурами, способными функционировать *только* в клетках с разной степенью зависимости от клеточных систем синтеза нуклеиновых кислот и полной зависимостью от клеточных белоксинтезирующих и энергетических систем и подвергающимися самостоятельной эволюции.

С точки зрения паразитологии, вирусы – *облигатные внутриклеточные паразиты*. Паразитизм (от греческого *parasitos* – нахлебник) – состояние симбиоза, при котором один организм (паразит) живет за счет другого, нанося ему вред. При этом паразит физически и физиологически зависит от хозяина. Внутриклеточный паразитизм – это высшая стадия облигатного паразитизма, суть которого заключается в абсолютной зависимости метаболизма паразита от организма хозяина и характеризуется полной невозможностью размножения паразита за пределами клетки. Однако уровень паразитизма вирусов качественно иной, чем у внутриклеточных паразитов-микроорганизмов. Вирусы – это *генетические паразиты*. Крайним проявлением генетического паразитизма служит способность ряда вирусов интегрировать в геном клетки хозяина. С этой точки зрения вирусы могут быть определены как особая неклеточная форма жизни, которой присущ строгий внутриклеточный паразитизм на молекулярном и молекулярно-генетическом уровнях.

Таким образом, вирусы представляют собой многообразную и многочисленную группу неклеточных форм жизни, не являющихся микроорганизмами, и объединенных в царство *Vira*. Вирусы изучаются в рамках вирусологии, которая представляет собой самостоятельную научную дисциплину, имеющую свой объект и методы исследования.

Вирусологию разделяют на *общую* и *частную*, а вирусологические исследования – на фундаментальные и прикладные. Предметом фундаментальных исследований в вирусологии является архитектура вирионов, их состав, особенности взаимодействия вирусов с клеткой, способы переноса наследственной информации, молекулярные механизмы синтеза элементов и процесс их объединения в целое, молекулярные механизмы изменчивости вирусов и их эволюция. Прикладные исследования в вирусологии связаны с решением проблем медицины, ветеринарии и фитопатологии.

4.3.5. Принципы организации вирусов

В результате применения рентгеноструктурного анализа и электронной микроскопии в сочетании с методами оптической дифракции удалось расшифровать строение простых и сложных вирусов и бактериофагов.

Уже в 1958 г. Р. Франклин и К. Холмс показали, что ВТМ представляет собой полые палочкообразные цилиндрические образования. Дальнейшие исследования А. Клуга, Д. Каспара и других (1958–1960) дали новые сведения о макромолекулярной организации ВТМ. Работы Р. Маркхема и К. Смита

с вирусом желтой мозаики турнепса положили начало установлению структуры так называемых малых сферических растительных вирусов. Оказалось, что у этих вирусов РНК заключена внутри сферы, построенной из белковых субъединиц (Г. Никсон, А. Гиббс, 1960). Идея о подобной организации малых сферических вирусов впервые была высказана в 1956 г. Ф. Криком и Дж. Уотсоном; П. Уилди, У. Рассел и Р. Хорн (1960) обнаружили, что аналогичной организацией обладают и некоторые простые вирусы животных. Работы Э. Мерцера, С. Бреннера, Д. Кинга и М. Муди способствовали выяснению организации бактериальных вирусов.

В *онтогенетическом* цикле вируса выделены две стадии – *внеклеточная* и *внутриклеточная*, соответственно, две формы его существования – *вирион* и *вегетативная форма*. **Вирион** – это целая вирусная частица, в основном состоящая из белка и нуклеиновой кислоты, часто устойчивая к воздействию факторов внешней среды и приспособленная для переноса генетической информации из клетки в клетку. **Вегетативная форма вируса** существует в едином комплексе вирус-клетка и только в их тесном взаимодействии.

Внеклеточная форма вируса – вирион, предназначенная для сохранения и переноса нуклеиновой кислоты вируса, характеризуется собственной архитектурой, биохимическими и молекулярно-генетическими особенностями (рис. 4.3.7). Термин «*архитектура вирионов*» появился в начале 1960-х годов. Под архитектурой вирионов понимают ультратонкую структурную организацию этих надмолекулярных образований, различающихся размерами, формой и сложностью строения. Для описания архитектуры вирусных структур разработана номенклатура терминов.

Вирионы – обычно симметричные тела, состоящие из повторяющихся элементов – *капсомеров*. В основе строения вирионов, определяемого взаимодействиями белков между собой и с нуклеиновыми кислотами, лежат законы термодинамики, определяющие правильную кристаллообразную структуру вирионов. Эти структуры образуются в результате самосборки. Возможные ошибки во время этого процесса исправляются также в результате действия законов термодинамики. Кроме того, законы термодинамики объясняют и реконструкцию исходной структуры вириона при смешивании его отдельных составных частей.

Вирионы построены «с величайшей экономией» и обладают одним из двух типов симметрии: *кубической или спиральной* (рис. 4.3.8, 4.3.9). По спиральному типу симметрии построено большинство вирусов, поражающих растения, человека (вирусы гриппа и свинки). По кубическому типу симметрии – многие вирусы человека и животных (аденовирусы, вызывающие респираторные заболевания, вирус полиомиелита, ящюра и др.).

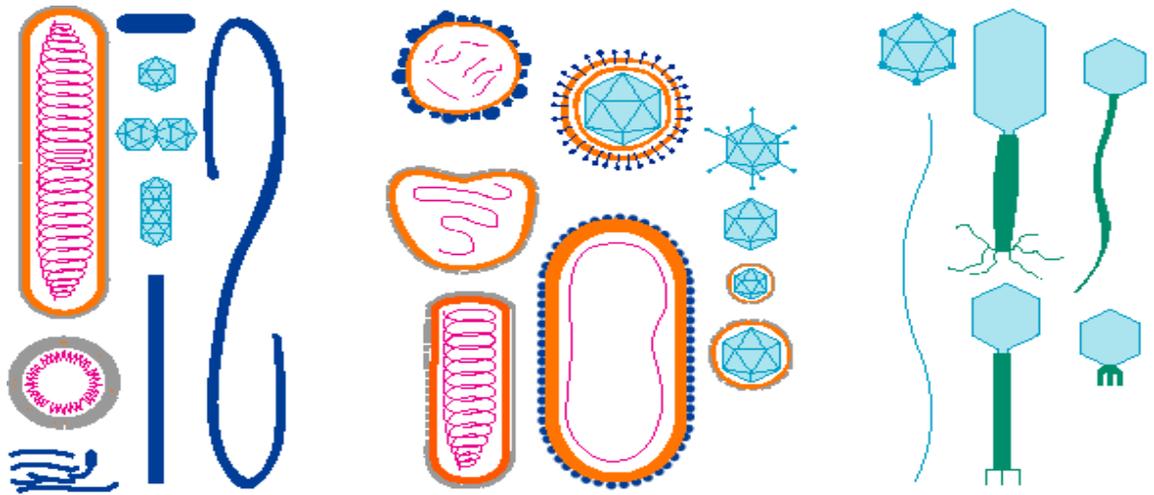


Рис. 4.3.7. Разнообразие форм и размеров вирусов. Схематическое изображение некоторых вирусов растений (а), животных (б) и бактериофагов (в)

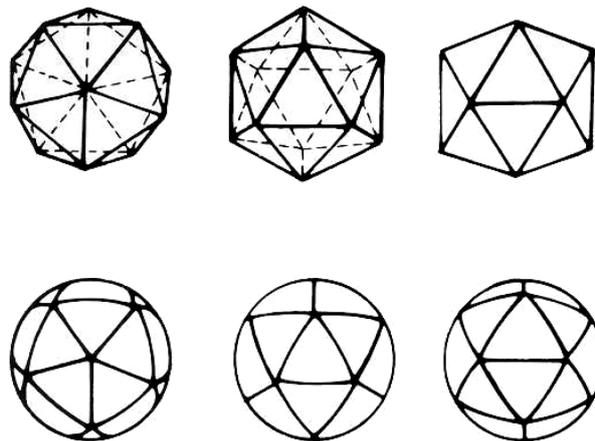


Рис. 4.3.8. Полиэдрическая симметрия вирусов (икосаэдр: 20 треугольных граней, 12 вершин, 30 ребер)

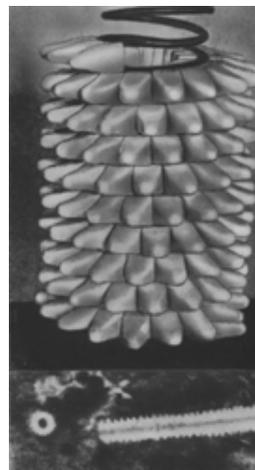


Рис. 4.3.9. Вирус табачной мозаики – пример вируса со спиральной симметрией

Сложные вирусы – вирусы гриппа и парагриппа, рабдовирусы, вирус оспы и бактериофаги (вирусы, поражающие бактерии). Вирус оспы – гигант среди вирусов.

Как уже отмечалось, вирусы могут проходить через самые микроскопические поры, задерживающие бактерии, за что и были названы фильтрующимися агентами. Свойство фильтруемости вирусов обусловлено размерами, исчисляемыми нанометрами (нм), что на несколько порядков меньше, чем размеры самых мелких микроорганизмов. Размеры вирусных частиц, в свою очередь, колеблются в относительно широких пределах. Самые мелкие просто устроенные вирусы имеют диаметр чуть больше 20 нм (парвовирусы, пикорнавирусы, фаг $Q\beta$), вирусы средних размеров – 100–150 нм (аденовирусы, коронавирусы). Наиболее крупными признаны вирусные частицы осповакцины, размеры которых достигают 170x450 нм. Длина нитевидных вирусов растений может составлять 2000 нм.

Представители царства *Vira* характеризуются разнообразием форм (рис. 4.3.7). По своей структуре вирусные частицы могут быть простыми образованиями, а могут представлять собой достаточно сложные ансамбли, включающие несколько структурных элементов. Условная модель гипотетического вириона, включающего все возможные структурные образования, представлена на рис. 4.3.10.

Существует два типа вирусных частиц (ВЧ), принципиально отличающихся друг от друга:

- 1) ВЧ, лишенные оболочки (безоболочечные, или непокрытые, вирионы);
- 2) ВЧ, имеющие оболочку (оболочечные, или покрытые, вирионы).

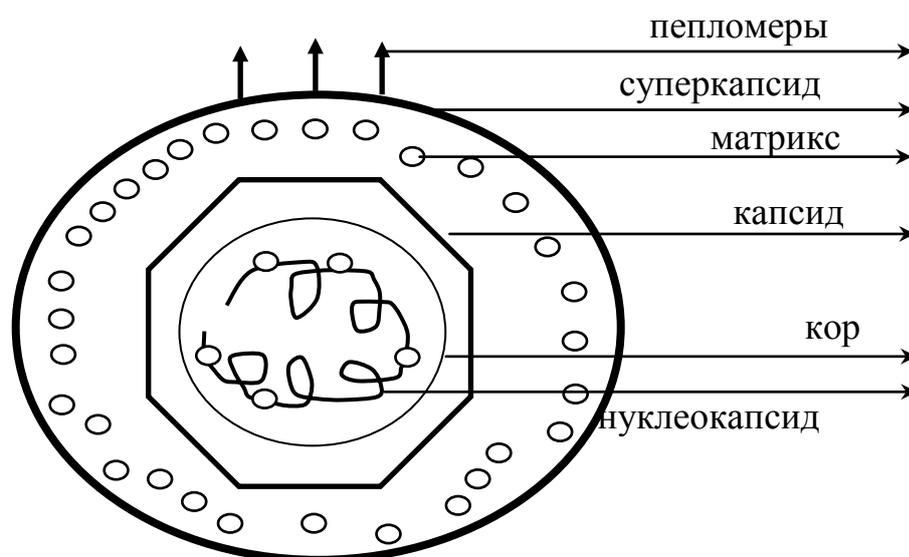


Рис. 4.3.10. Строение гипотетического вириона

4.3.6. Вирусы бактерий

Электронный микроскоп открыл тайну воспроизведения вирусов. Проще всего этот процесс наблюдать на группе вирусов, нападающих на бактерии, – бактериофагов, или просто фагов. Фаги легко размножаются в кишечной палочке *Escherichia coli*. Ее клетки поражаются по меньшей мере семью штаммами фагов T1 – T7. Эти фаги по строению напоминают ручную гранату – они имеют голову и хвост ([рис. 4.3.11](#)).



Рис. 4.3.11. Электронная микрофотография бактериофагов

Природа позаботилась об этих вирусах, снабдив их необходимыми орудиями: ферментом лизоцимом, «открывателем» клеточной мембраны, и микроскопическими «мышцами», сокращение которых способствует попаданию ДНК внутрь клетки ([рис.4.3.12](#)).



Рис. 4.3.12. Схема введения ДНК бактериофага в клетку

Еще в 1939 г. Дельбрюк с соавторами изучали процесс воспроизводства и размножения фагов. Обнаружено, что процесс состоит из трех периодов: прикрепление фага к бактерии, скрытый период, в течение которого возможно размножение фага и, наконец, период лизиса бактериальной клетки и выхода большого количества фаговых частиц. Уже тогда было известно, что генетическая основа вирусов – это нуклеопротеины, подобные хромосомам высших организмов. Поэтому именно фаги стали рассматриваться в качестве модели для изучения функций гена.

В настоящее время на основании особенностей жизненного цикла бактериофаги разделяют на две группы:

1) **вирулентные бактериофаги** – фаги, жизненный цикл которых завершается лизисом клетки хозяина и выходом зрелых фаговых частиц;

2) **умеренные, или лизогенизирующие, бактериофаги** – фаги, способные после проникновения в бактериальную клетку переходить в состояние *профага* и длительное время реплицироваться совместно с бактериальным геномом, передаваясь очередному поколению бактерий.

Существуют два основных типа взаимодействия фагов с бактериями – **литический** и **лизогенный**, осуществляемый, соответственно, вирулентными и умеренными фагами.

Уже достаточно давно, ранее открытия антибиотиков, бактериофаги применяют в качестве антибактериальных лечебных препаратов ([рис.4.3.13](#)). Уступая антибиотикам в спектре антибактериальной активности, технологически, бактериофаги обладают рядом характеристик, которые позволили им сохраниться в перечне лекарственных средств до настоящего времени. В первую очередь, их отличает высокая специфичность и избирательность действия. Они поражают только один вид болезнетворных бактерий, не влияя на нормальную микрофлору человека. Бактериофаги не взаимодействуют с клетками человека, что обуславливает отсутствие противопоказаний к их применению и побочных реакций от их использования.



Рис. 4.3.13. Пример лечебного препарата – стафилококкового бактериофага

Бактериофаги преимущественно используются для лечения пациентов с выраженной отрицательной реакцией на антибиотики: недоношенных детей, лиц с аллергическим статусом, дисбактериозами.

В Нижегородском НИИ эпидемиологии и микробиологии совместно с сотрудниками кафедры молекулярной биологии и иммунологии ННГУ им. Н.И. Лобачевского и Нижегородского предприятия по производству бактериальных препаратов под руководством академика РАМН И.Н. Блохиной разработаны *фаговые препараты*, направленные против большинства бактериальных возбудителей острых кишечных и гнойно-воспалительных инфекций: дизентерийный, сальмонеллезный, колипротейный, клебсиеллезный, стафилококковый, синегнойный бактериофаги. Все перечисленные препараты являются поливалентными, т. е. способными разрушать клетки большинства вариантов соответствующего вида бактерий.

Исходно фаговые препараты представляли собой суспензию фаговых частиц в питательной среде. Благодаря разработке методов концентрирования фага были созданы новые формы – фаги в таблетках и свечах. Дальнейшее совершенствование технологий производства бактериофагов позволило увеличить активность фагов, приступить к выпуску комплексных форм, эффективных в отношении нескольких видов бактерий, расширить области применения фаговых препаратов.

4.3.7. Вирусы как возбудители заболеваний человека

«Империя вирусов – империя зла». На протяжении тысячелетий злодеяния вирусов (оспа, бешенство, грипп, полиомиелит, рак, энцефалиты, корь, свинка и другие заболевания человека; ящур, лейкозы, инфекционная анемия, псевдобешенство и др. – у животных; морщинистая и полосчатая мозаика картофеля, мозаика и стрик томата, мозаика табака и свеклы, желтуха свеклы, закукливание злаков и т.д.) оставались безнаказанными. Первые успехи в борьбе с вирусами пришли относительно недавно.

В клетке, инфицированной вирусом, вследствие его размножения нарушается обмен веществ. Это, как правило, приводит к зависящим от типа вируса изменениям структуры и функций клетки, состояния самой клетки, ее вида и условий окружающей среды. Возможны следующие варианты: 1) потеря способности к размножению, росту, что приводит к медленной гибели; 2) перерождение нормальной клетки в раковую; 3) слияние нескольких клеток в одну большую многоядерную клетку – симпласт.

Вирусы могут вызывать либо хроническую, либо острую инфекцию. В первом случае вирус, проникший в клетку, не выдает своего присутствия. Соответственно и инфицированная клетка по виду не отличается от нормальной. Вирус может интегрировать в ДНК клетки и при делении передаваться ее потомству. Следовательно, клетка при делении воспроизводит вирус. Интегрированный вирус невозможно обнаружить и выделить из клетки.

Такие вирусные болезни, как оспа, грипп, полиомиелит, желтая лихорадка, подпадают под действие Международных санитарных правил или подлежат Международному надзору.

Оспа. *Натуральная оспа* – очень заразное заболевание. Заразны почти все выделения больного: мокрота, капельки слизи из зева и полости рта, разбрызгиваемые при кашле, чихании, крике. Заразны моча, кал. Вирус оспы долго сохраняется в постельном белье, домашних вещах, особенно в сухом состоянии. Заражение происходит либо непосредственно от больного, либо через зараженные предметы и вещи.

В 1886 г. *Бьюст* (John Brown Buist) обнаружил возбудителя оспы. В 1906 г. Э. Пашен предложил окрашивать вирионы специальной краской, позволяющей наблюдать их в световом микроскопе. Вирусы оспы довольно крупные и первыми были рассмотрены под микроскопом. Окрашенные вирионы получили название «тельца Пашена». Вирус оспы содержит двухцепочную линейную ДНК, размножается в цитоплазме клеток, образуя характерные включения ([рис.4.3.14](#)).



Рис. 4.3.14. Вирионы натуральной оспы (увеличено в 370 000 раз)

Возбудитель оспы проникает в организм человека через верхние дыхательные пути (слизистую носоглотки) воздушно-капельным путем, а также через кожу. Затем возбудитель попадает в кровь, с током которой разносится по всему организму. Вирус интенсивно размножается в клетках костного мозга и печени, откуда опять попадает в кровь, затем – в большом количестве в клетки слизистой и кожи. Здесь вирус интенсивно размножается и вызывает типичное поражение, последовательно проходя стадии папулы, везикулы, пустулы, корочки и рубца. Покрытое «оспинами» лицо – типичное последствие перенесенной оспы.

В прошлом оспа была самым опасным и распространенным заболеванием. Столетиями она свирепствовала в Азии, откуда в VI в. н. э. сарацины

завезли ее в Европу. В XVI – XVIII вв. произошел наиболее убийственный «расцвет» оспы, тогда от этой болезни умирал каждый третий ребенок. В Европе в отдельные годы оспой заболело до 12 млн человек, 1,5 млн человек умирало.

В 1796 г. в Беркли была открыта новая страница истории борьбы с оспой, связанная с именем английского врача Эдварда Дженнера (см. главу 4.4), который положил начало *оспопрививанию*. Однако не все в методе английского врача было безупречно. Для прививки использовали так называемую «гуманизованную лимфу», т. е. содержимое оспенных пузырьков человека, зараженного коровьей оспой. Прививку делали с ручки на ручку – от одного привитого ребенка к другому. В этом-то и была слабая сторона метода Дженнера. Кроме того, при оспопрививании существовала возможность заражения кожными болезнями.

В дальнейшем были разработаны новые методы получения вакцины против оспы. Для ее производства отбирали здоровых телят определенной масти и заражали их оспой. Перед заражением на боках и животе телят выбривали шерсть, тщательно мыли и дезинфицировали выбритые участки кожи. Через несколько дней созревали оспенные пузырьки, в которых накапливались вирусы. После сбора и специальной обработки оспенного материала получали готовую вакцину в виде прозрачной вязкой жидкости.

Большая заслуга нашего соотечественника *М.А. Морозова* состояла в разработке метода получения *сухой вакцины* против оспы. Преимущества ее очевидны: сухая вакцина более стойкая, имеет более длительный срок годности. Позже была создана новая сухая вакцина, получаемая при заражении вирусом оспы куриных эмбрионов.

В 1979 г. Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) констатировала полное исчезновение вируса натуральной оспы в природе (сохранились лишь образцы в Центре контроля и предотвращения болезней в Атланте (США) и Российском научном центре вирусологии и биотехнологии в Кольцово) и рекомендовала прекратить вакцинацию населения. В 1999 г. все вирусы оспы в лабораториях должны были быть уничтожены, но сохранены фрагменты ДНК. Тем не менее ВОЗ имеет запас в 500 тыс. доз вакцины против оспы и будет его поддерживать.

Бешенство. Бешенство (лисса, или водобоязнь) – острое инфекционное заболевание теплокровных животных и человека, характеризующееся поражением центральной нервной системы. Чаще всего передается человеку при укусе больного животного (собаки, волка, лисицы и др.) или при попадании слюны больного животного на поврежденную кожу или слизистые оболочки. Без лечения бешенство практически всегда приводит к смерти больного.

В 1903 г. *Рамленже* доказал вирусную природу бешенства. Вирус бешенства относится к семейству рабдовирусов (возбудители бешенства, везикулярного стоматита у крупного рогатого скота и лошадей, а также других заболеваний у животных, от насекомых до млекопитающих, и у растений). Вирион имеет пулевидную форму. Вирион окружен белково-липидной обо-

лочкой, содержащей единственный гликопротеин, который является видоспецифичным антигеном, и имеет спиральный нуклеокапсид с единственной РНК, а также собственную РНК-полимеразу.

В природе бешенством болеют все теплокровные животные, в том числе и птицы. Инфекция передается при укусе больным животным. После укуса вирус распространяется по нервным стволам, достигает головного и спинного мозга, где, в основном, и происходит его размножение (рис.4.3.15). В цитоплазме нейронов мозга (чаще всего в нейронах аммонова рога) образуются включения, так называемые тельца Бабеша–Негри, содержащие специфический антиген. Затем вирус попадает в слюнные железы и за 1–3 суток до начала болезни начинает выделяться со слюной.

До конца XIX в. ничто не могло спасти человека от бешенства. Единственный способ, рекомендованный римскими целителями, – прижигание ран каленым железом.

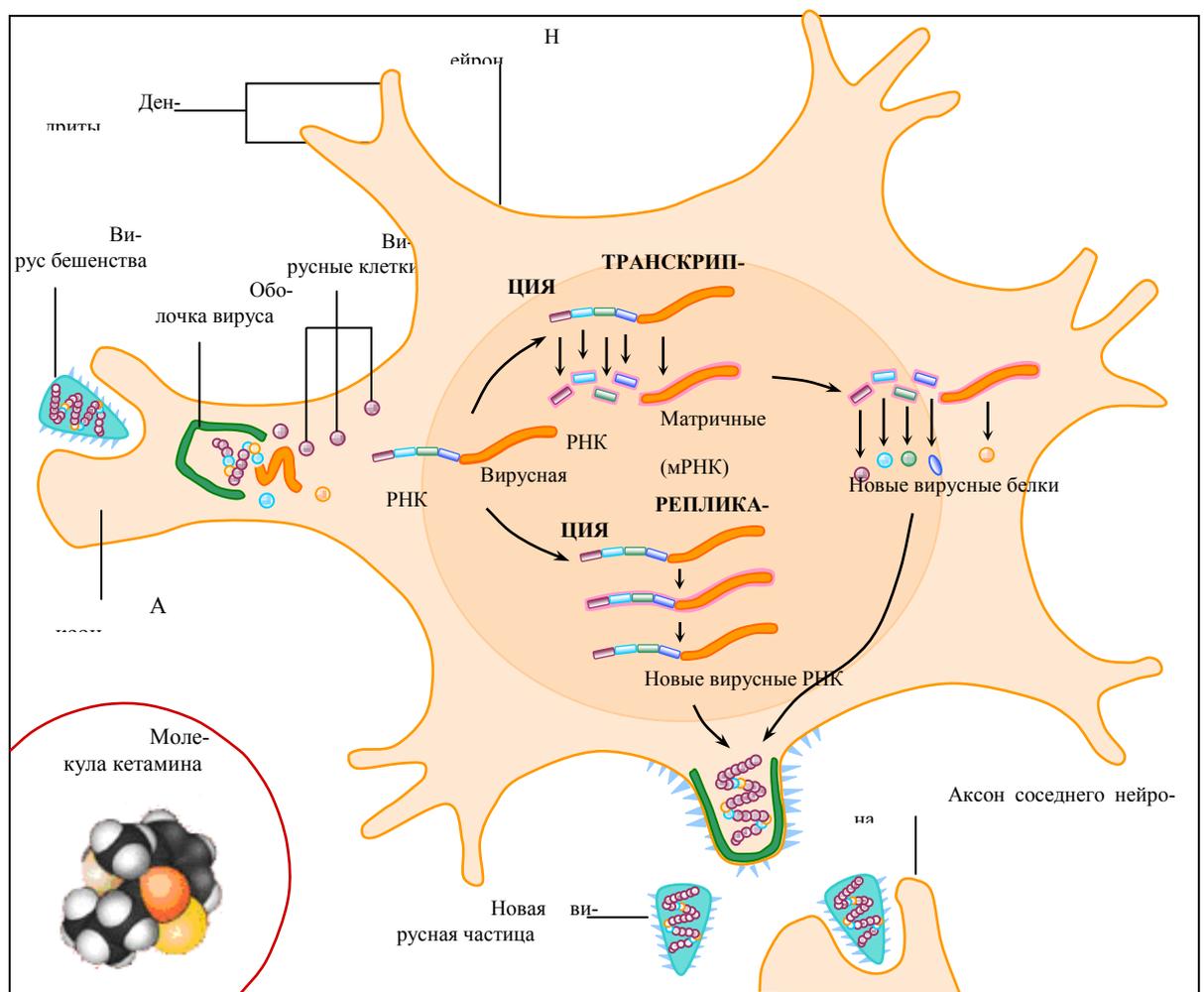


Рис. 4.3.15. Жизненный цикл вируса бешенства

В 1885 г. работы великого Пастера и его учеников Эмиля Ру (1853–1933) и Эдуарда Шамберлана (1851–1908) открыли новую страницу в борьбе с бешенством. В 1882 г., после избрания его членом Французской академии, Пастер занялся исследованием возможности профилактики заболевания бе-

шенством. Нужно было создать вакцину для прививок против бешенства. Задача была крайне трудной, поскольку несмертельных разновидностей заболевания нет. В отличие от Дженнера Пастер работал с вирулентным возбудителем, способным вызвать заболевание и смерть. Необходимо было как-то ослабить возбудитель. Помог счастливый случай, но... «счастливый случай является только тем, кто все делает, чтобы его встретить» (Пастер). Благодаря подобной случайности Пастер открыл метод ослабления возбудителя куриной холеры с помощью старения, т. е. длительного выдерживания возбудителя на искусственной питательной среде. Таким образом, Пастер положил начало учению об *аттенуации*, т. е. ослаблении возбудителя для создания из него живой вакцины.

Пастер долго не решался начать вакцинацию людей, хотя многое было уже изучено. Ру и Шамберлан, его верные ученики, в этот период также отказались вакцинировать людей, считая прививки преждевременными. Но неожиданный случай изменил ситуацию. К Пастеру привели девятилетнего мальчика, Жозефа Мейстера, сильно искусанного бешеной собакой (раны на руке, голених, бедрах, некоторые настолько глубокие, что мешали ходить). Смерть ребенка была неизбежна. Несчастливая мать умоляла ученого вакцинировать сына. Пришлось сделать ребенку прививку, всегда удававшуюся на собаках. Мальчик был спасен. Это произошло 6 июля 1885 г. и стало знаменательной датой в истории пастеровских прививок против бешенства. Впоследствии Жозеф Мейстер стал сотрудником Института Пастера. Вторым пациентом ученого оказался 15-летний пастух Жюпиль, искусанный бешеным волком. Курс прививок спас жизнь и ему. Весть о спасении Мейстера и Жюпеля разнеслась по всему миру. За полтора года (к концу 1886 г.) 2,5 тыс. человек избежали мучительной и в прошлом неминуемой гибели от бешенства (рис.4.3.16).



Рис. 4.3.16. Смоленские крестьяне, спасенные Пастером

В России первую пастеровскую станцию создали И.И. Мечников и Н.Ф. Гамалея в 1886 г. в Одессе. В 1888 г. в Париже был открыт Пастеровский институт, основной целью которого должны были быть фундаментальные исследования в области природы бешенства, его профилактики и лече-

ния. Сейчас сеть учреждений, ведущих борьбу с бешенством, охватывает большинство районов Земли. Сотрудники антирабических (пастеровских) станций наблюдают за бешенством среди диких и домашних животных, принимая меры к предупреждению заболевания у людей. В настоящее время на практике используют вакцины Ферми, Х. Копровского. В нашей стране М.А. Селимов с сотрудниками разработал метод *тканевой вакцины* против бешенства. Самые безопасные и эффективные вакцины готовят в лабораторных условиях, размножая вирусы в культурах клеток человека: вакцины HDCV (*human diploid cell vaccine*) и RVA (*rabies vaccine adsorbed*), двух доз которых может быть достаточно для вакцинации.

Грипп. Грипп (от франц. *gripper* – нападать, схватывать) – острое инфекционное заболевание верхних или нижних дыхательных путей, для которого характерны резкое повышение температуры, лихорадка, общая слабость, головная боль и разнообразные болезненные ощущения в мышцах, дыхательных путях, животе.

Впервые грипп упоминается в документах XII в., а первое достоверное описание эпидемии относится к пандемии 1610 г. С тех пор описана по крайней мере 31 пандемия гриппа. В России грипп был впервые зарегистрирован в 1886–1887 годах. В 1918–1920 годах, после окончания Первой мировой войны, вирус гриппа принес страшные бедствия. Пандемия гриппа, получившая название «испанки», унесла более 20 млн жизней (в основном детей и молодых людей) – это намного превышает число погибших на всех фронтах Первой мировой войны ([рис. 4.3.17](#)).



Рис. 4.3.17. Беспрецедентные меры защиты от гриппа-«испанки»: запрет проезда в городском транспорте людям без маски (фото: *US National Museum of Health and Medicine*)

В 30-х и 40-х годах ушедшего столетия, когда вирусологи боролись с гриппом и полиомиелитом, были открыты два основных возбудителя гриппа

– вирусы типов А (1933 г.) и В (1940 г.). Несколько позже был выделен вирус гриппа С (1950 г.). В 1941 г. было показано, что заболевание гриппом можно предотвратить с помощью вакцинации. Ученые разработали технологию получения больших количеств вируса гриппа, научились вызывать ослабление вирусов, создали первые противогриппозные вакцины.

Вирус гриппа относится к семейству ортомиксовирусов из группы миксовирусов. Вирионы миксовирусов имеют форму от сферической до нитчатой, покрыты белково-липидной оболочкой. Максимальная длина вириона варьирует от 60 до 300 нм. Вирионы содержат спиральный нуклеокапсид с 8 сегментами минус-нитевой РНК, соответствующими 8 генам. Такая РНК комплементарна информационной РНК и не может непосредственно участвовать в синтезе белков. Поэтому в вирионе содержится также РНК-зависимая РНК-полимераза (*транскриптаза*) – фермент, способный синтезировать иРНК, комплементарную вирусной, по которой и осуществляется синтез вирусных белков в инфицированной клетке.

В состав оболочки вирионов А и В входят два основных белка – *гемагглютинин* (Н) и *нейраминидаза* (N) ([рис.4.3.18](#)), а в оболочке вириона С нейраминидазы нет. Нейраминидаза – фермент, расщепляющий полисахариды на внешней стороне клеточной мембраны и облегчающий проникновение вируса в клетку. Гемагглютинин легко связывается с муцином – белком на поверхности эритроцита, поэтому в присутствии миксовирусов (греч. *тухо* – мукус, производное муцина) эритроциты склеиваются, или агглютинируют. Эта *реакция гемагглютинации* – простой и надежный метод выявления и количественной оценки (титрования) вируса гриппа.

Вирусы гриппа первоначально были открыты у животных. В 1902 г. у кур был выделен вирус, названный «куриной чумой». Значительно позже было установлено, что куриная чума вызывается вирусом гриппа. В 1933 г. был открыт первый вирус гриппа человека, а за год до этого, в 1932 г., у свиней был выделен сходный вирус. После этого стали открывать новые вирусы гриппа у животных, а также у многих видов домашних и диких птиц.

При изучении разнообразных вирусов гриппа было обнаружено восемь видов нейраминидазы и около 20 видов гемагглютинина. Мало того, обе нейраминидазы вирусов гриппа человека и обе нейраминидазы гриппа лошадей были выявлены у птиц. Затем было открыто еще четыре нейраминидазы птичьих вирусов гриппа. Гемагглютинины вирусов гриппа человека и животных, как правило, не совпадают, но есть и исключения.

В связи с быстрой изменчивостью вируса гриппа тотальная вакцинация населения оказалась неэффективной. В настоящее время ежегодные прививки против гриппа проводятся только тем людям, деятельность которых связана с повышенным риском заражения и распространения инфекции, а также больным, ослабленным и особенно восприимчивым к гриппу. Коммерческая вакцина обычно содержит вирус типа В и несколько подтипов вируса А.

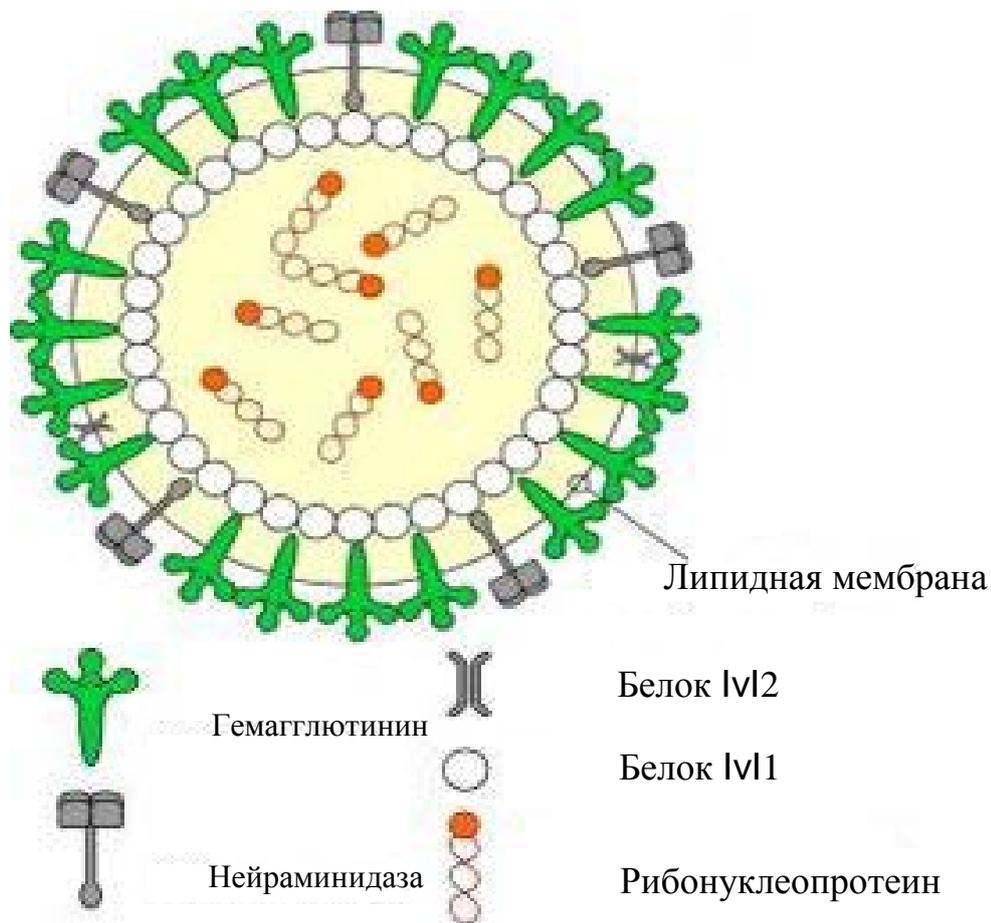


Рис. 4.3.18. Строение вируса гриппа

Полиомиелит. Полиомиелит (от греч. *polios* – серый и *myelos* – костный или спинной мозг) – острое инфекционное заболевание (старое название – «детский паралич»), вызываемое одним из самых мелких вирусов – полиовирусом из семейства пикорнавирусов, не имеющих оболочки (суперкапсида) и содержащих РНК. Антитела, образующиеся в человеческом организме в ответ на вирусную инфекцию, специфичны к определенным участкам на поверхности вириона. В природе встречаются три антигенно различающихся серотипа полиовируса. Уникальность каждого серотипа определяется структурой четырех антигенных сайтов, формирующих три варианта. Вирус одного серотипа не может быть нейтрализован антителами, направленными против вирусов двух других серотипов. Вирус поражает центральную нервную систему, вызывая дегенеративно-воспалительный процесс в передних рогах спинного мозга и сером веществе подкорки.

Полиомиелит – заболевание, известное с древних времен. В храме богини плодородия Астарты в Мемфисе нашли выполненное за 1580 лет до н. э. изображение жреца Румы с типичным для полиомиелита поражением нижней конечности (рис. 4.3.19). В 1900 г. Митчел обнаружил у хорошо сохранившейся мумии изменения костей, характерные для полиомиелита. В Гренландии при раскопках найдены скелеты, относящиеся к 500–600 гг. до н. э. и

имеющие такие же изменения костей. Гиппократ (460–377 гг. до н. э.) описал вспышку полиомиелита на острове Фарос.



Рис. 4.3.19. Мужчина, пораженный полиомиелитом. Египетский барельеф

В XIX в. окончательно установили, что возможны эпидемии полиомиелита. В 1905 г. произошла первая крупная эпидемия детского паралича в Скандинавии. За лето погибло несколько сотен детей, более тысячи были парализованы. Шведский врач Викман ([рис.4.3.20](#)) во время эпидемии тщательно изучал каждый случай заболевания и обнаружил, что болезнь передается только при непосредственном контакте с больным. Так была установлена инфекционная природа заболевания. В честь первых врачей, описавших полиомиелит, он назвал это заболевание болезнью Гейне – Медина.



Рис. 4.3.20. Отто Ивар Викман (Otto Ivar Wickman, 1872–1914)

В 1909 г. венский ученый Карл Ландштейнер (Karl Landsteiner, 1868–1943) впервые попытался заразить обезьяну детским параличом от человека. Он взял кусочек разрушенной нервной ткани из спинного мозга уличного оборвыша Фрица и ввел его с помощью шприца павиану (*Papio hamadrias*) и макаке (*Macaca mulatta*). Спустя несколько дней обезьяны заболели, не могли шевельнуть парализованными конечностями. Но... ученому не удалось найти возбудителя этой болезни ни у погибшего павиана, ни у больной макаки. Позже Ландштайнер и Поппер доказали вирусную природу возбудителя полиомиелита.

В середине XX в. резко возросла заболеваемость полиомиелитом в США, Канаде, странах Южной Америки, Скандинавии и Центральной Европы. Появились сообщения о заболеваниях полиомиелитом в Индии, Сингапуре, Японии, Корее и на Филиппинах. В США эпидемия почти не прекращалась в период 1942–1953 гг., ежегодно паралич поражал до 20 тыс. человек. В 1956 г. было зарегистрировано более 300 тыс. инвалидов, перенесших паралитическую форму заболевания. Практически в то время инфицированию подверглось все население страны, так как на каждое заболевание с развитием паралича приходится от 100 до 1000 случаев бессимптомной инфекции.

В 1949 г. американский ученый Дж.Ф. Эндерс (John Frenklin Enders, 1897–1985) со своими сотрудниками Т. Х. Уэллером (Thomas Huckle Weller, род. в 1915 г.) и Ф. Ч. Роббинсом (Frederick Chapman Robbins, 1916–2003) разработали способ культивирования возбудителя полиомиелита в *искусственной* питательной среде. До этих работ единственным надежным источником вирусов были нервные ткани зараженных им обезьян. Однако вакцина, полученная из таких вирусных препаратов, оказалась опасной для здоровья людей. С другой стороны, считалось, что вирус может размножаться только в нервных клетках, а культуры этих клеток получать и поддерживать было чрезвычайно трудно. Эндерс, Уэллер и Роббинс смогли найти условия, при которых полиовирус хорошо размножался в *культуре клеток* эмбрионов человека и обезьяны. Таким образом, можно было получать большие количества полиовируса «в пробирке». За эти работы Эндерс, Уэллер и Роббинс были удостоены Нобелевской премии в 1954 г.

В 1947 г. проблемой получения сыворотки против полиомиелита занялся *Джонас Эдвард Солк* (рис. 4.3.21). Ему удалось доказать, что существует три серотипа полиовирусов. При введении обезьянам смеси убитых вирусов всех типов заболевания не возникает, однако вырабатываются антитела, эффективные только против одного из трех типов полиовируса. После трехкратного введения вакцины в крови обнаруживаются антитела ко всем серотипам вируса.



Рис. 4.3.21. Джонас Эдвард Солк (*Jonas Edward Salk*, 1914–1995)

Используя метод Эндерса–Уэллера–Роббинса, Солк получил достаточное количество материала для приготовления вакцины, содержащей все три типа полиовирусов. В 1952 г. он провел ее испытания – сначала на детях, перенесших полиомиелит, а затем и на здоровых. Во всех случаях прививки вызывали значительное увеличение титра антител к полиовирусу, и никто из привитых не заболел.

В 1954 г. под руководством Т. Фрэнсиса (впервые выделившего вирусы гриппа А и В и разработавшего поливалентную вакцину против гриппа) были проведены крупномасштабные (более 2 млн детей) пробные прививки вакциной Солка. На основании результатов этих испытаний Департамент здравоохранения США разрешил применение вакцины для иммунизации населения. Однако вскоре после начала вакцинации (в 1955 г.) в результате прививок 46 детей заболели полиомиелитом, и применение вакцины было приостановлено. Оказалось, что заболевание, вызванное прививками, – несчастный случай: по недосмотру работников лаборатории (Cutter Laboratories), изготовившей эту партию вакцины, в ампулы попали живые полиовирусы ([рис. 4.3.22](#)). Менее чем через месяц прививки возобновились.



Рис. 4.3.22. Дефектная партия вакцины Солка, вызвавшая заболевание детей в США

Предохранительные прививки Солка вскоре стали применяться во всех странах. Никакого сомнения в том, что прививка Солка – хороший метод, не было, но внутримышечное введение вакцины вызывало только временное появление антител и предохраняло от заболевания на непродолжительное время. Кроме того, не возникал локальный иммунитет в желудочно-кишечном тракте, поэтому даже после прививки человек мог быть носителем опасного полиовируса. Важный шаг в усовершенствовании вакцины против полиомиелита сделал **А.Б. Сэбин**. В 1939 г. он доказал, что полиовирус проникает в организм человека не через дыхательные пути, а через *пищеварительный тракт*. Он был убежден, что живая вакцина, принимаемая через рот, будет способствовать выработке более продолжительного и надежного иммунитета. В конце концов в 1957 г. материал для прививок был подготовлен: были получены ослабленные вирусы всех трех серотипов. Сэбин и еще несколько добровольцев проверяли действие вакцины на себе!

Настало время изготовления прививочного материала в больших количествах. Теперь не нужно было делать уколы, вирусы попадали в организм в виде таблетки, после чего легко размножались в кишечнике. В результате в организме человека вырабатывался не только системный иммунитет, но и локальный, в кишечнике, что надежно защищало не только от заболевания полиомиелитом, но и от вирусоносительства.

После тщательной проверки в 1960 г. Департаментом здравоохранения США была одобрена и разрешена к применению вакцина Сэбина, и с тех пор она стала основным методом профилактики заболевания полиомиелитом во всем мире ([рис. 4.3.23](#)). Важно подчеркнуть, что если раньше каждый больной полиомиелитом был источником инфекции, то после прививки человек не только застрахован от заболевания, но и способствует иммунизации других людей. Поскольку в кишечнике привитого человека размножаются ослабленные полиовирусы, то выделяемый им вирус не опасен для здоровья и при попадании в организм другого человека вызывает формирование иммунитета к полиомиелиту.

Окончательное признание живая вакцина получила после того, как в СССР в результате работ замечательных ученых **М.П. Чумакова** ([рис. 4.3.24](#)) и **А.А. Смородинцева** были проведены массовые прививки в 1955–1959 гг., когда в нашей стране сложилась чрезвычайная обстановка по заболеваемости полиомиелитом. В короткий срок была освоена технология производства вакцины в виде конфетки-драже с живой поливакциной. В результате массовой вакцинации заболеваемость полиомиелитом в 1965 г. по сравнению с 1958 г. снизилась в 50 раз. Затем наблюдались лишь отдельные случаи заболевания или вирусоносительства. Вакцина, созданная в нашей стране, была передана для борьбы с полиомиелитом в Японию и ряд других стран.



Рис. 4.3.23. Альберт Брюс Сэбин (*Albert Bruce Sabin*, 1906–1993) вводит ребенку вакцину орально

Применение вакцины с ослабленными штаммами полиовируса привело к вытеснению «диких» штаммов из среды обитания человека. Однако, несмотря на явные успехи в борьбе с циркуляцией полиовирусов дикого типа, достигнутые в развитых странах мира с помощью программ иммунизации, паралитический полиомиелит остается серьезной проблемой для некоторых развивающихся стран Азии и Африки. Кроме того, хотя вакцинный полиовирус, в отличие от вируса гриппа, и не склонен к быстрой изменчивости, не исключена возможность таких его мутаций, при которых возникают вирулентные штаммы, способные вызывать паралитический полиомиелит.

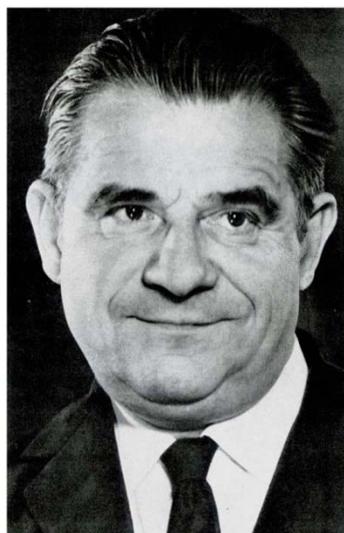


Рис. 4.3.24. Чумаков Михаил Петрович (1909–1993 гг.).

На ассамблее Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) в 1988 г. была поставлена задача полной ликвидации полиомиелита на Земле. В рамках этой программы проводится жесткий контроль над заболеваемостью паралитическим полиомиелитом, а также определение природы вирусов, вызвавших острые вялые параличи. ВОЗ было рекомендовано осуществлять эпидемиологический надзор двумя методами – серологическим и молекуляр-

но-генетическим – для характеристики всех штаммов полиовируса, выделяемых от случаев ОВП и других заболеваний, от здоровых детей, а также из окружающей среды. В России эта работа проводится, в основном, Институтом полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М.П. Чумакова.

4.3.8. Вирусы и рак

Рак известен человечеству с древних времен. Злокачественные опухоли были найдены на древнеегипетских и центрально-американских мумиях, имеющих возраст 5 тыс. и 2,4 тыс. лет соответственно, а само заболевание описано в папирусах 1600 г. до н. э. (является копией документа, написанного около 3000 г. до н. э.) и 1550 г. до н. э. Кроме людей раком болеют звери, птицы, рептилии и рыбы. В начале XX в., вскоре после открытия вирусов, ученых заинтересовало, не могут ли вирусы вызывать рак? Ответ оказался неутешительным. В 1908 г. *В. Эллерман (Vilhelm Ellermann)* и *О. Банг (Oluf Bang)* показали, что вирусы вызывают лейкоз (рак крови) у кур. Для доказательства вирусной этиологии заболевания они использовали методику фильтрования материала и многократно повторяемую перевивку его чувствительным животным. Это открытие, как и открытие Ивановского, обнаружившего первый вирус, осталось почти незамеченным.

В 1911 г. американский ученый *Пейтон Раус (рис. 4.3.25)* обнаружил, что куриная саркома может перевиваться не только клетками, но и субмикроскопическими агентами, экстрагируемыми из клеток. Хотя поначалу другие ученые не приняли открытия Рауса, многочисленные эксперименты в последующие годы доказали его правоту, и в 1966 г. Раус был удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине (Раус говорил, что Нобелевскую премию может получить любой ученый, если проживет достаточно долго). Во всем мире теперь эта саркома известна как *саркома Рауса*. В течение 25 лет после открытия Рауса было описано 18 вирусов, вызывающих саркомы у птиц.



Рис. 4.3.25. (Фрэнсис) Пейтон Раус (Francis Peyton Rous, 1879 –1970)

В 1936 г. Дж. Биттнер доказал вирусное происхождение рака молочной железы у мышей. Кроме того, он показал, что в образовании рака молочной железы играют роль также генетические и гормональные факторы. Вирус Биттнера («фактор молока») резко увеличивает чувствительность клеток молочных желез к действию маммотропных гормонов организма, вследствие чего происходит образование многочисленных узелков в ткани желез. У вскормленного потомства повышена вероятность развития рака молочных желез, того же клеточного типа, что и у матери. Опухоль развивается не у каждого грызуна, однако способность к передаче заболевания потомству сохраняется в следующих поколениях. Существуют линии мышей с высокой и низкой частотой рака.

В 1933 г. Р. Шоуп (*Richard Shope*) открыл вирус папилломы, поражающий кроликов в Северной Америке. У диких кроликов вирус обычно вызывает развитие доброкачественной опухоли, а у домашних кроликов вызванные им папилломы практически всегда перерождаются в злокачественные опухоли.

Впоследствии вирусы, вызывающие разнообразные виды рака у животных, стали выделять все чаще и чаще. Один из видов паповавирусов, вирус полиомы, широко распространен у диких мышей, у которых он не вызывает видимых заболеваний. Однако при выращивании на культуре тканей и последующем введении в достаточном количестве новорожденным мышам, хомякам, морским свинкам или кроликам может вызывать развитие злокачественных опухолей. Название этот вирус получил за способность вызывать образование 23 видов опухолей легких, щитовидной железы, плевры, почек, надпочечников, желудка, зубной железы, молочной железы и слизистых оболочек у различных линий мышей. Вирус обладает высокой антигенной активностью, и у всех животных с опухолями всегда обнаруживаются нейтрализующие вирус антитела. Еще один онкогенный (вызывающий рак) вирус из этого семейства – вирус симиан-40 (*SV40*) ([рис. 4.3.26](#)) был выделен впервые от африканской зеленой мартышки, в клетках которой он быстро размножался и вызывал их гибель. Этот вирус не может размножаться в клетках грызунов или человека, однако иногда приводит к их злокачественной трансформации.

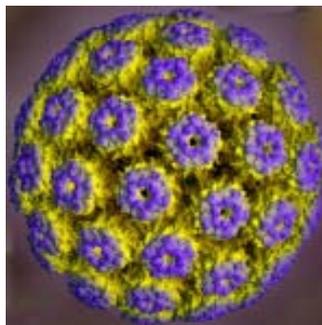


Рис. 4.3.26. *SV40* (*Simian Virus 40*, «вирус обезьян 40») – полиомавирус, геном которого представлен кольцевой молекулой ДНК, содержащей 5 генов

Мышиный лейкоз сыграл важную роль при исследовании строения и размножения онкогенных вирусов. Электронно-микроскопическое изучение вируса показало, что он имеет почти сферическую форму и состоит как бы из двух концентрических оболочек: наружной с диаметром около 90 нм и внутренней с диаметром 50 нм.

В 80-х годах XX в. усиленно изучался вопрос о связи между вирусами и раком у человека. Долгое время ученые не могли доказать, что в клетках раковой опухоли есть вирусы, которые после выделения могут вызывать злокачественную трансформацию (малигнизацию) клеток человека. Однако постепенно такие данные накопились. Было показано, что в мозге больного лейкозом содержится фактор, вызывающий ускорение развития этого заболевания. Затем удалось доказать вирусную этиологию лимфогрануломатоза.

В настоящее время установлено, что к вирусам, причастным к раковым заболеваниям человека, относятся *ДНК-содержащие вирусы* (вирусы Эпштейна–Барр и другие герпес-вирусы, гепатита В и несколько вирусов папиллом) и *ретровирусы* (вирусы Т-клеточного лейкоза). Кроме того, в геномах человека и животных имеются специфические гены, так называемые *протоонкогены*. Сами по себе протоонкогены рака не вызывают, но при их мутациях начинается развитие заболевания. Такие мутации могут быть вызваны не только радиацией или химическими мутагенами, но и встраиванием вирусной ДНК в геном клетки в непосредственной близости от протоонкогенов. К вирусам, подозреваемым в способности вызывать рак, таким образом, относятся, например, аденовирусы, вирусы SV40 и некоторые другие.

В 1946 г. выдающийся советский вирусолог *Лев Александрович Зильбер* (рис. 4.3.27) предложил *вирусогенетическую теорию рака*. Согласно этой теории вирусы вызывают рак, но в отличие от других заболеваний вирусного происхождения рак – *патологический* процесс, а не инфекционный. При онкогенезе ДНК вирусного происхождения внедряется (интегрируется) как фрагмент в ДНК клетки и становится составной частью клеточного генома. Поэтому при электронно-микроскопическом исследовании опухолей далеко не всегда в их клетках можно обнаружить вирус. Эта интеграция – начальное звено в цепи процессов превращения нормальной клетки в раковую.

В середине 1950-х годов американский ученый *Ренато Дульбекко* (Renato Dulbecco) показал, что вирус полиомы, подобно умеренным фагам, либо размножается обычным путем и вызывает острую инфекцию клеток, либо его геном интегрирует в геном клетки, после чего может вызвать ее злокачественную трансформацию. «Каким бы путем опухолеродный вирус ни проник в организм человека, долгое время он ничем не проявляет своего присутствия. В этом нет ничего удивительного. Он малоболезнетворен. Ему нужны особые условия, чтобы проявить болезнетворность, и пока этих условий нет, вирус вполне безобиден» (Л.А. Зильбер).

Большую роль в развитии рака может играть действие химических и физических канцерогенов, а также старение организма. У кур, зараженных вирусом птичьей оспы, при смазывании кожи метилхолантеном развивается рак кожи. Нанесение дегтя на кожу кролика, зараженного вирусом папилло-

мы Шоупа, сокращает латентный период и увеличивает частоту образования опухолей.



Рис. 4.3.27. Лев Александрович Зильбер (1894–1966)

Среди опухолеродных вирусов есть ДНК- и РНК-содержащие. Объяснение возникновения рака интеграцией вирусного и клеточного геномов, данное Л.А. Зильбером, было понятно для ДНК-содержащих вирусов. Однако его теория сталкивалась с большими трудностями в случае онкогенных вирусов, содержащих РНК, поскольку вирусная РНК не может встраиваться непосредственно в геном клетки. Между ДНК- и РНК-содержащими опухолеродными вирусами существуют кардинальные различия. При заражении клеток ДНК-содержащими вирусами происходит либо репликация, приводящая к инфекции, либо интеграция геномов, приводящая к трансформации клетки. РНК-содержащие вирусы индуцируют только трансформацию нормальной клетки в злокачественную, т. е. при заражении клетки таким вирусом должна происходить интеграция их геномов.

Только в 1970 г. американские ученые Г. Темин (*Howard Martin Temin*, 1934–1994) и Мицутани (*Satoshi Mitsutani*) и независимо от них Д. Балтимор (*David Baltimore*; род. в 1938 г.) разрешили эту загадку. Они доказали возможность передачи генетической информации от РНК к ДНК. Это открытие перевернуло центральную догму молекулярной биологии о том, что генетическая информация может переноситься только в направлении ДНК–РНК–белок. Пять лет понадобилось Г. Темину для обнаружения фермента, осуществляющего перенос информации от РНК к ДНК, – РНК-зависимой ДНК-полимеразы. Этот фермент получил название **обратной транскриптазы**. Г. Темину удалось не только получить фрагменты ДНК, комплементарные заданной цепи РНК, но и доказать что ДНК-копии могут встраиваться в ДНК клеток и передаваться потомству.

Группа РНК-содержащих вирусов, в цикле развития которых по геномной РНК с помощью обратной транскриптазы осуществляется синтез ДНК, встраивающейся затем в геном клетки хозяина, получила название *ретровирусов* (*Retroviridae* – от REversed TRanscription) (рис. 4.3.28). В семейство ретровирусов входят вирусы саркомы Рауса, миелоцитоматоза, саркомы мышцей Харви и Молони, лейкоза птиц, ретикулоэндотелиоза птиц, лейкоза мышцей, Т-клеточного лейкоза человека, иммунодефицита человека.

У ДНК- и РНК-содержащих опухолеродных вирусов по-разному реализуется генетическая информация. ДНК-содержащий вирус, интегрированный в геном клетки, для начала самостоятельного существования должен физически «вырезаться» из генома клетки, а клетка должна вирус потерять. У РНК-содержащих вирусов «вырезания» не требуется – его заменяет транскрипция. Это связано с тем, что РНК, образуемая при транскрипции с интегрированного в ДНК клетки генетического материала вируса, представляет собой вирусную РНК. Поэтому геном клетки, интегрировавший гены РНК-содержащих вирусов, их никогда не теряет.

Вирусная ДНК, встроившаяся в геном эукариотической клетки-хозяина, может в течение многих поколений никак себя не проявлять. Однако при определенных условиях вирусные гены могут активироваться и вызывать либо репликацию вируса, либо превращение клетки в раковую.

Многочисленные работы, проведенные в 1970–1980-х годы показали, что у многих видов животных есть гены, похожие, но не совпадающие с генами ретровирусов. Эти гены животных и человека иногда называют *эндогенными ретровирусами* (HERV), или провирусами. Обычно HERV не активны и менее онкогенны для вида-хозяина, чем экзогенные. Возможно, вызывающие рак гены ряда ретровирусов когда-то, на ранних этапах биологической эволюции, закрепились в ДНК предков вида-хозяина. При репликации всей ДНК клетки онкогены передавались из поколения в поколение. По оценкам ученых *HERV* появились в геноме предков человека приблизительно 50 млн лет назад.

Опухолеродные вирусы, как правило, видоспецифичны, т. е. поражают животных только определенного вида. Но из каждого правила есть исключения. Например, вирусом куриной саркомы можно заразить крыс, кроликов, хомячков, обезьян, ящериц и даже змей. Группа ученых под руководством Б.А. Лапина установила, что вирус лейкоза человека может вызывать сходное заболевание у двух видов обезьян. Это привело к созданию экспериментальной модели для изучения всех стадий развития заболевания, начиная с самых первых этапов.

Онковирусы могут принимать участие в развитии *иммунологических* заболеваний. Так, при изучении *красной волчанки* методом молекулярной гибридизации было показано, что в ДНК клеток, пораженных болезнью тканей, имеются последовательности, комплементарные РНК вируса кори и обратная транскриптаза. Это указывало на экспрессию онковируса в клетках больных волчанкой. На основании полученных данных было высказано предположение, что на начальных стадиях заболевания происходит взаимо-

действие коревого вируса с латентным онковирусом. В результате обратная транскриптаза онковируса транскрибирует коревую РНК в ДНК, которая затем встраивается в геном клетки. Экспрессия этих дополнительных генов проявляется в синтезе специфических вирусных белков, часть из которых встраивается в мембраны клеток и изменяет их свойства. Эти клетки становятся чужеродными для организма и подвергаются атаке собственной иммунной системы. Онковирусы могут активироваться также при трансплантации (пересадке) тканей.

Возможно, онковирусы – нормальные компоненты организма, принимающие участие в процессах клеточного цикла, дифференциации и пролиферации. Тогда старение, действие физических и химических канцерогенов может вызвать развитие рака. Однако присутствие канцерогенов нехарактерно для естественной среды обитания, а заболевание особей, вышедших из репродуктивного периода, не может отразиться на судьбе популяции. В то же время интегрированный в геном клетки онковирус со слабыми онкогенными свойствами может защитить клетку от родственного высокоактивного вируса.

4.3.9. Применение вирусов

Первые опыты по «приручению» вирусов были поставлены на фагах – «пожирателях» бактерий. При встрече с вирусами бактерии «тают» на глазах. Вот эту способность фагов и решили использовать для предупреждения и лечения инфекционных болезней. Но оказалось, что в организме человека фаги не так быстро и активно расправляются с бактериями, как в пробирке. Мало того, бактерии не так уж «глупы» – они быстро становятся нечувствительными к действию фагов.

После появления антибиотиков использование фагов в борьбе с инфекционными заболеваниями стало и вовсе нецелесообразным. Способность фагов лизировать (растворять) только определенные бактерии стали применять для диагностики. Бактерии, выделенные из организма больного, выращивают на питательной среде в чашках Петри. Затем вносят туда фаги разных бактерий (холерных, дизентерийных, брюшнотифозных и т.п.), а через сутки, просматривая чашки на свет, легко определить, какой фаг вызвал растворение бактерий, т. е. определить и возбудителя болезни. Однако более точные данные, притом гораздо быстрее, получают с помощью иммунохимических методов.

Однако не только фаги могут быть полезны человеку. Так, в Австралии в середине 1960-х годов сельскому хозяйству большой ущерб наносили сильно размножившиеся дикие кролики. Отстрел кроликов оказался неэффективным. Тогда ученые применили «летающие смертоносные иглы» – комаров, «начиненных» болезнетворным вирусом. Этот вирус был безвреден для человека, а кролики были уничтожены.

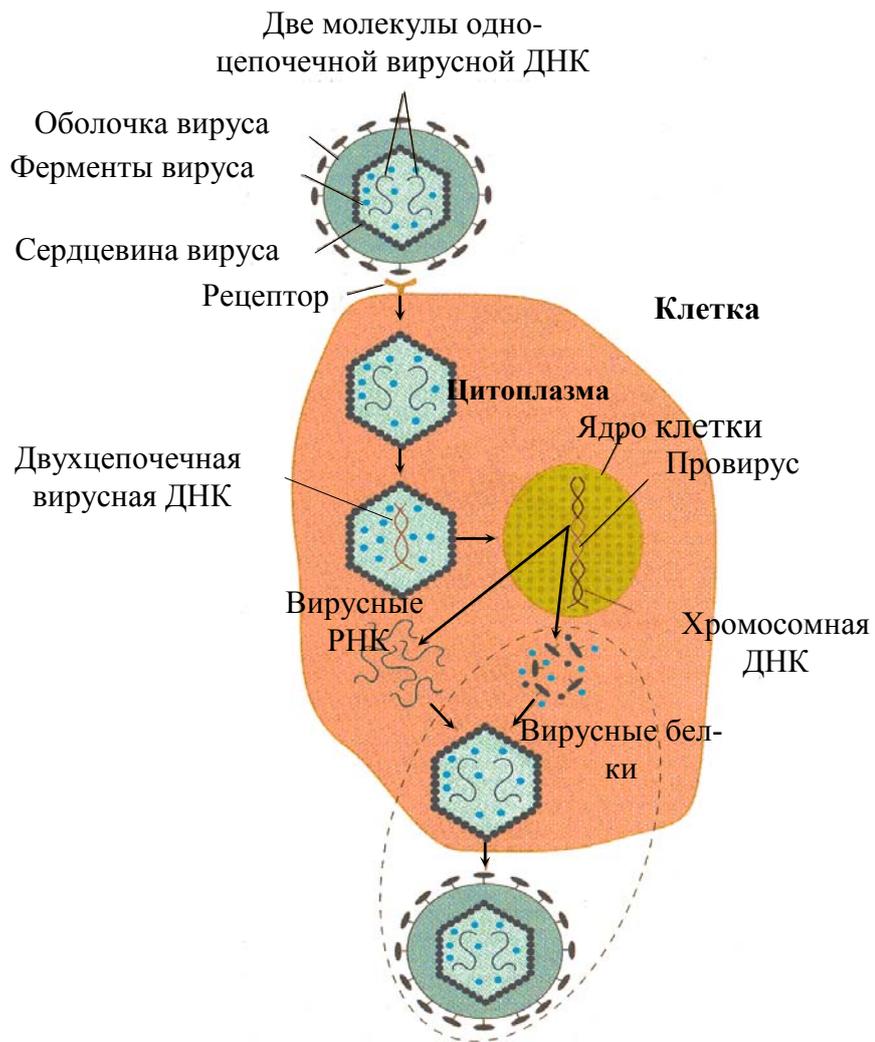


Рис. 4.3.28. Жизненный цикл ретровируса

Гусеницы и жуки-пилильщики наносят ущерб сельскому хозяйству не меньший, чем кролики. В борьбе с ними ученые использовали вирусы полиэдроза и гранулоза насекомых. В Калифорнии (США) при борьбе с гусеницами на полях люцерны и в Канаде при уничтожении соснового пилильщика эти вирусы распыляли с самолетов. Поля и леса были спасены.

Полезное применение нашла также способность вирусов проникать в клетку и модифицировать ее геном. Оказалось, что вирусы, а точнее их геном, можно применять для лечения или коррекции наследственных заболеваний. Использованию вирусов для этой цели предшествовали достижения молекулярной биологии и генетики в изучении тонкой структуры генов эукариот и их картирование на хромосомах млекопитающих и человека.

Генная терапия занимается лечением наследственных и ненаследственных (инфекционных) заболеваний введением генов в клетки пациентов для исправления генных дефектов или придания клеткам новых функций. Первые попытки лечения моногенных заболеваний при помощи генной инженерии были проведены в 1989 г.

4.3.10. Интерферон

Еще в начале XIX в. Дженнер, наблюдая за действием противооспенных прививок, обратил внимание на загадочный факт: больные герпесом были невосприимчивы к вакцине против оспы. Позже сходное явление было установлено для вируса желтой лихорадки. В природе существует две разновидности этого вируса: один вызывает легкую форму, другой – тяжелую. Опыты на обезьянах показали, что при введении сначала первого вируса, а затем второго животные остаются здоровыми. Контрольные обезьяны, которым вводили только второй вирус, все погибали.

Такое антагонистическое взаимодействие между вирусами ученые назвали *интерференцией*. Опыты по интерференции вирусов проводили на обезьянах, кроликах, морских свинках, мышах, крысах с самыми разными вирусами. Оказалось, например, что вирус оспы может интерферировать с вирусом ящура, а вирус гриппа – с вирусом желтой лихорадки. Затем выяснилось, что не все вирусы интерферируют друг с другом. Например, если обезьяне, чувствительной к полиомиелиту, ввести вирус чумы собак, а затем заразить полиомиелитом, то она не заболевает. Если же обезьяне ввести вирус оспы, а затем полиомиелита, то животное заболевает полиомиелитом и погибнет. Поиски безопасных для человека вирусов, которые могли бы интерферировать с болезнетворными вирусами, привели к важному открытию. Оказалось, что не только живые, но и убитые вирусы могут интерферировать с живыми.

Со временем число известных пар взаимно несовместимых вирусов росло, но механизм интерференции оставался неизвестным. Только в 1957 г. английские ученые *А.Айзекс* и *Ж.Линденман* открыли образование в клетках при вирусных инфекциях особого вещества, защищающего клетки от вирусов. Вспомним, в то время разразилась пандемия азиатского гриппа. Айзекс и Линденман в поисках эффективных средств защиты от заболевания обнаружили, что с вирусом гриппа интерферирует культуральная среда. Оказалось, что интерференция вызвана низкомолекулярным белком, вырабатываемым клетками при взаимодействии с вирусом. Это вещество назвали *интерфероном*.

В середине 1960-х годов ученые установили, что многие клетки позвоночных, включая человека, могут производить интерферон сами по себе, но обычно синтез интерферона включается в ответ на вирусную инфекцию, химические воздействия, а также при иммунных реакциях. Обычно интерферон видоспецифичен, т. е. активен только в тех организмах, из которых получен. Стимуляцию синтеза интерферона вызывает попадание в клетку чужеродной нуклеиновой кислоты (ДНК или двухцепочечной РНК), вирусов, а также воздействие некоторых веществ.

Когда интерферон был открыт, считалось, что это одно вещество. Позже было показано, что разные клетки организма синтезируют разные виды интерферона, которые принято обозначать греческими буквами: α , β , γ . Все виды интерферона – белки с молекулярной массой 25–100 кДа ([рис.4.3.29](#)).

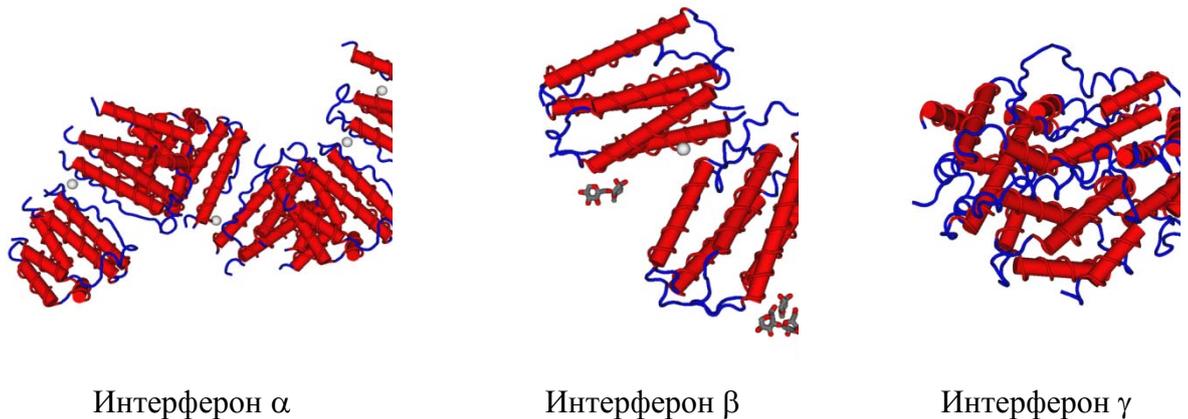


Рис. 4.3.29. Структуры интерферонов человека

Интерфероны замедляют размножение многих вирусов, хотя и не всех. По характеру действия интерфероны разделяют на два типа: I и II. К типу II относится только γ -интерферон (или интерлейкин), который производят только Т-хелперы и так называемые естественные киллеры (клетки крови, возможно, родственники лимфоцитов). Этот интерферон значительно повышает активность макрофагов и естественных киллеров, которые атакуют как чужеродные клетки, так и клетки с какими-то нарушениями биосинтеза, например раковые или зараженные вирусами.

Интерфероны типа I производятся почти любыми клетками (α -интерферон – лейкоцитами, β -интерферон – клетками тканей и фибробластами). Недавно обнаружены еще два интерферона, относящиеся к типу I. Интерфероны типа I не убивают вирусы, а повышают сопротивляемость клеток к инфекциям. При воздействии на клетку интерферона она вырабатывает специальные белки, которые подавляют различные стадии синтеза вирусных белков. Поскольку зараженная вирусом клетка выделяет интерферон в окружающую среду, у соседних клеток также повышается сопротивляемость инфекции.

В настоящее время интерфероны относят к семейству белков-цитокинов, которые выполняют сигнальные функции в клетках. Свойства интерферонов позволяли надеяться, что их можно будет эффективно использовать в борьбе с вирусами и раком. Однако в естественных условиях клетки вырабатывают интерферон в очень малых количествах. С развитием биотехнологии удалось получить рекомбинантные кишечные палочки *E.coli*, геном которых содержит гены интерферонов. Теперь интерфероны производятся в промышленных масштабах ([рис.4.3.30](#)).

Применение интерферонов в больших дозах вызывает выраженные побочные эффекты: гриппоподобное состояние, выпадение волос, ослабление зрения, аритмии, спазмы венечных сосудов сердца, угнетение функции костного мозга, поэтому применение интерферонов показано в основном при тяжелых заболеваниях. Так, α -интерферон применяют при лечении некоторых видов лейкозий, гепатитов B и C, некоторых кондилом, в больших дозах –

для лечения саркомы Капоши, которая часто встречается у больных СПИ-Дом. При некоторых формах рассеянного склероза применяют β -интерферон, а γ -интерферон – при хроническом грануломатозе. Несмотря на побочное действие, интерфероны применяют и для лечения таких заболеваний, как грипп, различные герпесные заболевания (стоматит, опоясывающий лишай и т.п.), энцефалиты, полиомиелит, цитомегаловирусная инфекция.



Рис. 4.3.30. Препарат интерферона, предназначенный для продажи

Более целесообразно использование индукторов синтеза интерферонов – веществ, вызывающих усиленный синтез интерферона. Среди них обнаружены вещества, являющиеся также стимуляторами специфического иммунитета. Наиболее эффективные индукторы применяют в клинике: полудан – при тяжелых вирусных заболеваниях глаз, мегосин – при половом герпесе.

4.4. Развитие клеточной теории во второй половине XIX в., начало цитологических исследований, изучение структуры клетки

Клеточная теория, сформулированная Шлейденом и Шванном в первой половине XIX в., представляет собой одно из крупных биологических обобщений, утверждающих единство принципа строения и развития мира растений и мира животных. Согласно клеточной теории основным структурным элементом растений и животных является клетка. Во второй половине XIX в. клеточный уровень исследования становится ведущим принципом биологических дисциплин. Хотя обычно Шлейдена и Шванна справедливо считают отцами клеточной теории, на самом деле в ее развитие внесли значительный вклад и другие ученые, и с их имен начинается наука цитология.

В 1850-х годах немецкий врач Рудольф Вирхов (*Rudolf Virchow*, [рис. 4.4.1](#)) при изучении больной ткани устанавливает, что больные клетки происходят от нормальных. Его работы показали, что болезненные процессы сводятся к изменениям в жизнедеятельности элементарных мельчайших частей животного организма – его клеток. Причем процесс разрушения клеток идет постепенно, без внезапного нарушения структуры и содержимого. Ру-

дольф Вирхов стал основателем современной науки патологии. Вместе с Луи Пастером они доказали, что будь то целый организм или часть многоклеточного организма – вначале всегда бывает клетка. В 1858 г. выходит в свет «Клеточная патология» Р. Вирхова. Идея о всеобщем распространении клеточного деления как способа образования новых клеток закрепляется Р. Вирховом в виде афоризма: «*Omnis cellula ex cellula*» (Всякая клетка – из другой клетки). Вскоре было открыто кариокинетическое деление клеток у растений (1875, Э. Страсбургер), затем у животных (1878, русский учёный П. И. Перемежко; 1882, немецкий учёный В. Флемминг).

Несмотря на торжество клеточной теории, остро встают противоречия, отражающие двойственный характер клеточного учения, которое развивалось в рамках механистического представления о природе. Уже у Шванна встречается попытка рассматривать организм как сумму клеток. Эта тенденция получает особое развитие у Вирхова. С одной стороны, Вирхов распространил клеточную область патологии, что способствовало признанию универсальности клеточного учения. Его труды закрепили отказ от теории цитобластемы Шлейдена и Шванна, что привлекло внимание к протоплазме и ядру, признанными наиболее существенными частями клетки. С другой стороны, Вирхов направил развитие клеточной теории по пути чисто механистической трактовки организма. Вирхов возводил клетки в степень самостоятельного существа, вследствие чего организм рассматривался не как целое, а просто как сумма клеток.

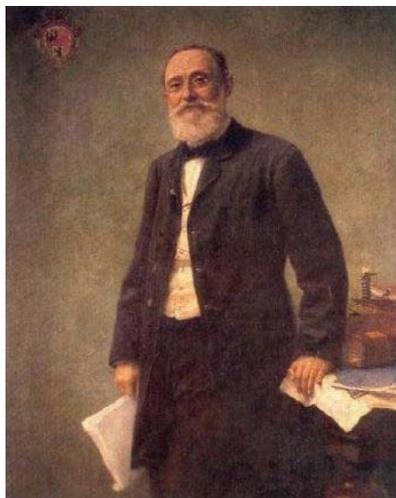


Рис. 4.4.1. Рудольф Вирхов

Постепенно изменяется представление о составе клетки. Выясняется второстепенное значение клеточной оболочки и выдвигается на первый план значение протоплазмы (цитоплазмы) и ядра клеток, что нашло своё выражение в определении клетки, данном Шульце в 1861 г.: «Клетка – это комочек протоплазмы с содержащимся внутри ядром». В 1861 г. Брюкко выдвигает теорию о сложном строении клетки, которую он определяет как «элементарный организм». В 1866 г. Эрнст Геккель установил, что хранение и передачу

наследственной информации осуществляет ядро. Вскоре было описано карокинетическое деление клеток у растений (1875, Э. Страсбургер), затем у животных (1878, русский учёный П. И. Перемежко; 1882, немецкий учёный В. Флемминг).

Сложность строения клетки наталкивает биологов на идею полной самостоятельности клеток. В 1895 выходит «Клеточная физиология» Макса Ферворна (Max Verworn), рассматривавшего любой физиологический процесс, протекающий в организме, как простую сумму физиологических проявлений отдельных клеток. В завершении этой линии развития клеточной теории появилась механистическая теория «клеточного государства», в качестве сторонника которой выступал, в том числе, и Геккель. Согласно данной теории организм сравнивается с государством, а его клетки – с гражданами. Подобная теория противоречила принципу целостности организма.

В середине XIX в. швейцарский физиолог Рудольф Альберт фон Келликер (1817–1905) установил, что яйцеклетка и сперматозоид – это индивидуальные клетки. В 1861 г. Келликер опубликовал учебник по эмбриологии, в котором работа Карла Байера от 1827 г. об открытии человеческой яйцеклетки интерпретировалась в свете клеточной теории. По мнению Келликера каждый многоклеточный организм начинает свою жизнь как одноклеточный. Слияние яйцеклетки и сперматозоида формирует оплодотворенное яйцо, которое, как показал Келликер, все еще является отдельной клеткой. Это слияние, или оплодотворение, – начало развития эмбриона. Позже немецкий зоолог Карл Гегенбар продемонстрировал, что даже крупные яйца птиц – это всего лишь клетка. По мере многократного деления оплодотворенного яйца получающиеся клетки не сильно отличаются от первоначальной. Однако постепенно они дифференцируются настолько, что начинают напоминать структуры взрослого организма. Хотя биологи к середине XIX в. сформулировали понятие оплодотворения, в деталях оно не было описано. Лишь в 1879 г. швейцарский зоолог Германн Фоль наблюдал оплодотворение икры у рыб.

В 1866 г. Эрнст Геккель установил, что хранение и передачу наследственной информации осуществляет ядро. В дополнение к ядру, открытому ранее, в последней четверти XIX в. был обнаружен ряд постоянных составных частей цитоплазмы (органовидов): центросомы (1876, бельгийский учёный Э. ван Бенеден), клеточные гранулы (митохондрии) (1897–1898, немецкий учёный К. Бенда, у животных; 1904, немецкий учёный Ф. Мевес, у растений), сетчатый аппарат (комплекс Гольджи) (1898, итальянский учёный К. Гольджи). Швейцарский учёный Ф. Мишер (1868) установил в ядрах клеток наличие кислоты, которая так и была названа нуклеиновой, т. е. ядерной. Немецкий ботаник Юлиус Сакс (Julius Sachs) в 1865 г. показал, что, хотя листья растений и кажутся ровно окрашенными, хлорофилл неравномерно распределен в растительной клетке и локализуется в маленьких субклеточных включениях, которые позднее назвали хлоропласты. Стало ясно, что фотосинтез протекает именно в хлоропластах и что хлорофилл является обязательным участником этого процесса.

В 1877–1881 годах Э. Руссов и И. Горожанкин впервые наблюдали и описали цитоплазматические соединения между растительными клетками – плазмодесмы. Позднее их формирование и структуру изучали немецкие ботаники Э.Страсбургер и Ю. Сакс. Таким образом, были доказаны взаимосвязь клеток в тканях и органах и, следовательно, материальная основа целостности организма.

Накопленные знания требовали усовершенствования методики детального изучения строения клетки. Методика пришла сама собою и совсем из иной области – из органической химии. Вслед за открытиями Марселена Бертло (Marcelin Berthelo) химики-органики начали разрабатывать методики синтеза органических веществ, которых нет в природе. Многие из них были ярко окрашенными и в 1850-х годах положили начало гигантской индустрии синтетических красителей.

Если содержание клетки действительно гетерогенно, вполне возможно, что некоторые части могут реагировать с определенным химическим агентом и абсорбировать его, в то время как другие части не могут. Если агент является красителем, то в результате некоторые части клетки будут окрашены, в то время как иные – нет. Благодаря такой методике можно наблюдать не замеченные прежде детали строения.

Наиболее известным в биологии экспериментатором в данной области является немецкий цитолог Вальтер Флемминг (1843–1905). Он изучал животные клетки и обнаружил, что внутри ядра клетки имеются пятна материала, интенсивно абсорбируемые красителем. Они ярко выступают на бесцветном фоне. Флемминг назвал этот абсорбирующий материал хроматином (от греческого «цвет»). Когда Флемминг окрашивал сектор растущей ткани, он убивал клетки, однако каждая из них находилась на определенной стадии деления. В 1870-х годах Флемминг начал работать над изучением изменений в хроматиновом (окрашенном) материале, которые сопровождают деление клеток³.

Он обнаружил, что, как только начался процесс деления клеток, окрашенный материал разделился на короткие нитеобразные объекты, которые позже были названы хромосомами (окрашенными телами) (рис. 4.4.2). Поскольку эти нитеобразные хромосомы характерны для делящихся клеток, Флемминг назвал процесс митозом (от греческого «нить»). В решающий момент деления каждая хромосома давала точную копию самой себя. Сдвоенные хромосомы впоследствии расходились, по одной из каждого дуплета – к каждому полюсу. Клетка делилась, и посередине ее формировалась мембрана. На месте одной материнской клетки возникали две дочерние, каждая – с равным числом окрашенного материала (благодаря дублированию хромо-

³ В некоторых источниках указывается, что хромосомы, а значит и митоз, были впервые увидены в растительных клетках швейцарским ботаником Карлом Вилхелмом фон Нагели в 1842 г. По другим данным, первым наблюдал митоз Вилхелм Хофмейстер в 1848–1849 годах.

сом), таким образом, чтобы каждая хромосома дочерней клетки присутствовала когда-то в материнской клетке ([рис. 4.4.3](#)).

В конце XIX в. был открыт митоз как универсальный способ клеточного деления, типичный для всех клеточных организмов, а также клеточные органоиды, и клетку перестали рассматривать как простой комочек протоплазмы.

Термин «хромосомы» был предложен Хенрихом фон Валдайером в 1888 году. Это было нелегко – увидеть хромосомы во время митоза. Те, кто их наблюдали впервые, не могли понимать значения увиденного. Но это не мешало им описать в деталях удивительное поведение тех телец, которые впоследствии были названы хромосомами, во время деления клеток.

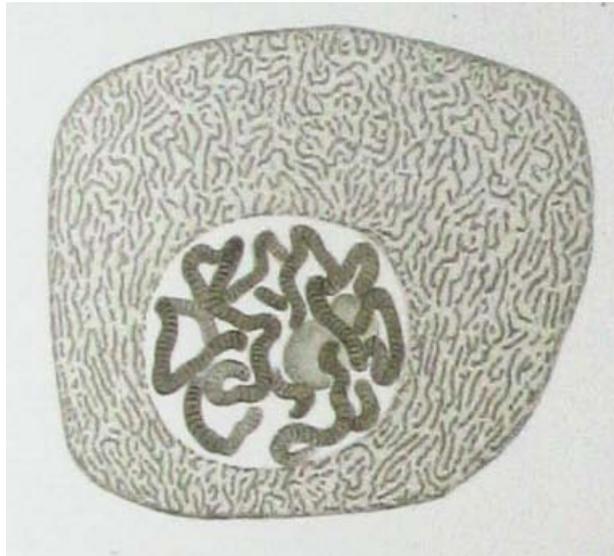


Рис. 4.4.2. Рисунок клеточного ядра, опубликованный Вальтером Флеммингом в 1882 г.

Далее работу продолжил бельгийский цитолог Эдуард ван Бенеден (1864 – 1910). В 1883 г. он описал поведение хромосом в клетках аскарид. В 1887 г. он продемонстрировал два важных факта поведения хромосом. Во-первых, он представил доказательства того, что число хромосом постоянно в разных клетках организма, а во-вторых, что каждый вид характеризуется своим числом хромосом (теперь, к примеру, известно, что каждая клетка человека содержит 46 хромосом). Далее он обнаружил, что формирование половых клеток – яйцеклеток и сперматозоидов – не сопровождается репликацией (удвоением) хромосом. Каждая яйцеклетка и каждый сперматозоид получают только половину обычного набора хромосом. Был открыт мейоз. Именно ему принадлежит заслуга открытия того факта, что число хромосом в яйцеклетках и сперматозоидах вдвое меньше, чем в других клетках организма.

Дальнейшее развитие цитологии связано с именами Августа Вейсмана, которого больше всего в клетке интересовали ядра клеток с хромосомами. Поведение хромосом при делении клеток натолкнуло Вейсмана на мысль,

что именно они являются материальным субстратом наследственности, передаваясь от клетки к клетке, из поколения в поколение. Вейсман подметил, что даже в тех случаях, когда размеры и форма хромосом в разных клетках организма меняются, в зародышевых клетках, из которых образуются половые клетки, хромосомы стабильны. Это и обеспечивает, по мнению Вейсмана, передачу наследственных свойств от родителей к потомкам. Вейсман противопоставил соматические (*soma cells*) и половые клетки (*germ cells*). В 1887 г. Вейсман сформулировал теорию непрерывности зародышевой плазмы. Вейсман считал, что половые клетки зародыша происходят из половых клеток родителей, а не из клеток тела (соматических клеток). По предположению Вейсмана при первом же дроблении оплодотворенного яйца одна из дочерних клеток дает начало половым клеткам, т. е. зародышевой плазме, другая – соматическим клеткам, а мейоз необходим для поддержания диплоидного числа хромосом.

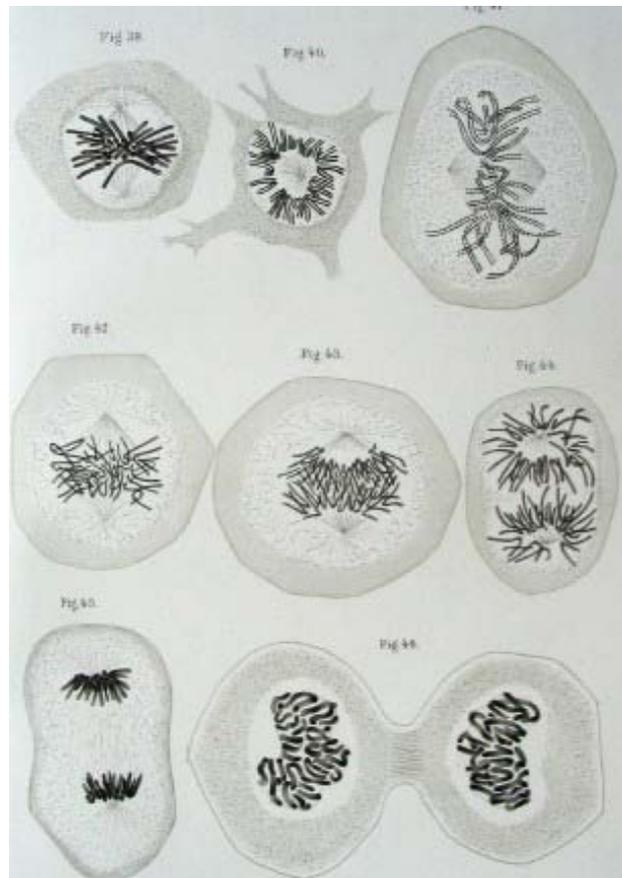


Рис. 4. 4.3. Поведение хромосом при митозе, рисунок Флемминга

Таим образом, усилиями ученых, работавших во второй половине XIX в., было изучено строение клеточного ядра, проведен цитологический анализ таких важнейших биологических процессов, как митоз, мейоз, оплодотворение.

Развитие цитологии в первой половине XX в.

К концу XIX и началу XX в. относится появление первых больших литературных сводок о клетке и ее роли в основных жизненных процессах. Это капитальный труд И. Деляжа «Структура протоплазмы, теории наследственности и важнейшие проблемы общей биологии» (1895), книга Э. Вильсона «Клетка и ее роль в развитии и наследственности» (1896), содержащая богатый цитологический материал, а также монографии А. Г. Гурвича «Морфология и биология клетки» (1904) и М. Гейденгайна «Плазма и клетка» (1907).

Однако именно к концу XIX в. относится пробуждение интереса к клетке как самостоятельной единице, имеющей общебиологическое значение, так как, с одной стороны, обнаружилось, что клетки обладают рядом общих свойств независимо от их происхождения, а с другой стороны, выяснилось, что разные клетки в зависимости от выполняемой ими функции имеют неодинаковые строение и свойства. К углубленному изучению клетки, ее внутренних структур побуждали, в частности, интересы зарождавшейся генетики, искавшей конкретный материальный субстрат наследственности.

Хромосомная теория наследственности

Огромное влияние на развитие цитологии оказало переоткрытие законов Менделя на рубеже XIX и XX вв. В 1900 г. независимо друг от друга, трое ботаников, К. Корренс в Германии, Г. де Фриз в Голландии и Э. Чермак в Австрии обнаружили в своих опытах закономерности, открытые ранее Менделем. Натолкнувшись на его работу, они вновь опубликовали ее в 1901 г. Эта публикация вызвала глубокий интерес к количественным закономерностям наследственности. К тому времени ученые уже обнаружили материальные структуры, роль и поведение которых могли быть однозначно связаны с менделевскими закономерностями. Такую связь усмотрел в самом начале века 1903 г. В. Сэттон – молодой сотрудник известного американского цитолога Э. Вильсона. Каждая клетка имеет фиксированное число пар хромосом. Они способны передавать физические характеристики от клетки к клетке, поскольку при каждом клеточном делении число хромосом аккуратно сохраняется; каждая хромосома реплицируется для того, чтобы сформировать новую клетку. Гипотетические представления Менделя о наследственных факторах, о наличии одинарного набора факторов в гаметах и двойного – в зиготах получили обоснование в исследованиях хромосом. Т. Бовери (1902) представил доказательства в пользу участия хромосом в процессах наследственной передачи, показав, что нормальное развитие морского ежа возможно только при наличии всех хромосом. Указанием на тот, факт, что именно хромосомы наиболее вероятные переносчики наследственной информации, Сэттон и Бовери положили начало новому направлению генетики – хромосомной теории наследственности.

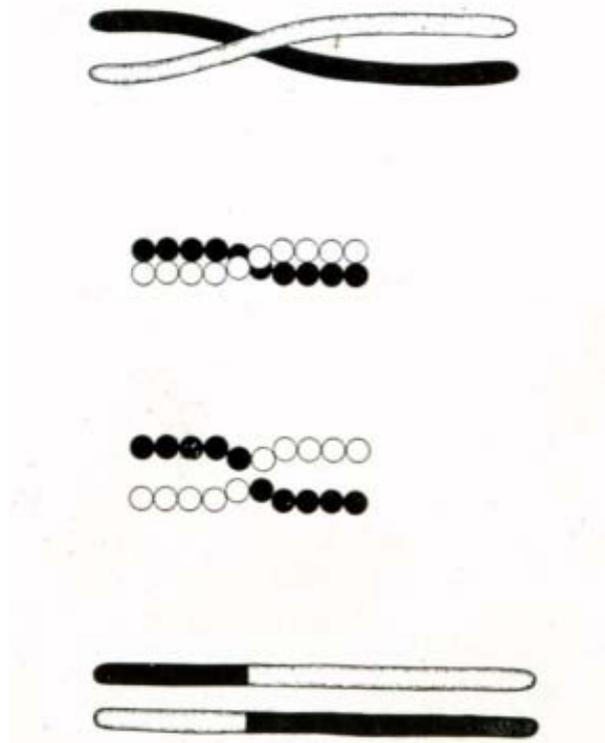


Рис.4.4.4. Рисунок Томаса Моргана, объясняющий кроссинговер хромосом при мейозе

Окончательно роль хромосом как материальных носителей наследственности была доказана в 1911 г. американцем Томасом Хантом Морганом. Морган работал с плодовыми мушками дрозофилами. Его наблюдения за кроссинговером при мейозе клеток дрозофилы доказали, что те самые частицы наследственности, существование которых было предположено Грегором Менделем и которые Йогансен назвал генами (от греческого слова, означающего «дающий жизнь кому-то»), находятся в хромосомах (рис. 4.4.4). В то время индивидуальный ген не мог быть увиден и зафиксирован; однако ученые работали с ним. Морган также сформулировал концепцию о линейном расположении единиц наследственности в хромосомах.

Новые методы исследований

В XIX в. в основном изучали мертвую клетку после ее фиксации и окраски. При этом удавалось описать ряд ее органоидов и структур, но более точное знание структуры и особенно функции органоидов клетки при таком методе исследования было недостижимо. Кроме того, отсутствовала уверенность, что наблюдаемые на препарате картины соответствуют прижизненным. Возникла необходимость, не отказываясь от этого пути исследования, совмещать его с наблюдением живой клетки. Систематическое изучение живых клеток началось только в начале XX в. благодаря открытию возможности переживания клеток в культуре вне организма. Начало разработке метода культуры тканей вне организма было положено в 1907 г. американским учёным Р. Гаррисоном. На кусочках зачатка нервной системы лягушки, поме-

ценных в каплю лимфы, он наблюдал переживание клеток в течение некоторого времени и даже появление и рост у них нервных отростков. Интересные результаты были получены при сочетании этого метода с замедленной микрокиносъёмкой, что дало возможность видеть на экране медленные изменения в клетках, протекающие незаметно для глаза, ускоренными в десятки и сотни раз.

В первые десятилетия XX в. стали применять темнопольный конденсор, с помощью которого объекты под микроскопом исследовались при боковом освещении. Темнопольный микроскоп позволил изучать степень дисперсности и гидратации клеточных структур и обнаруживать некоторые структуры субмикроскопических размеров. Изобретение поляризационного микроскопа дало возможность определять ориентацию частиц в клеточных структурах.

С 1903 г. развивается микроскопирование в ультрафиолетовых лучах, ставшее в дальнейшем важным методом исследования цитохимии клетки, в частности нуклеиновых кислот. Начинает применяться флуоресцентная микроскопия. Разрабатываются новые методы цитохимического анализа, среди них – метод выявления дезоксирибонуклеиновой кислоты (немецкие учёные Р. Фёльген и Г. Розенбек, 1924). Создаются микроманипуляторы, с помощью которых можно производить над клетками разнообразные операции (инъекции в клетку веществ, извлечение и пересадку ядер, локальное повреждение клеточных структур и т.д.).

Было предложено несколько весьма совершенных методов окрашивания клеточных гранул (митохондрий), в том числе суправитальное окрашивание янусом зеленым (Л. Михаэлис, 1900).

В 1923 г. Теодор Сведберг изготовил ультрацентрифугу для проведения исследований в коллоидной химии (Нобелевская премия, 1926). Клеточные гомогенаты, с которыми работали биохимики, также относятся к коллоидным растворам, и многие биологи сразу же стали использовать метод центрифугирования. Благодаря работам американских учёных Р. Уэнсли и М. Герр, использовавшим метод гомогенизации (размельчения) клеток и фракционного центрифугирования, с 1934 г. началось извлечение из клеток отдельных компонентов и изучение их химического и ферментативного состава. Хотя метод дифференциального центрифугирования совершенствовался трудом большого числа ученых, ведущая роль принадлежит Альберу Клоду из Брюссельского университета, сделавшему свои открытия в 1940-е годы. Суть метода проста. Клеточный гомогенат, представляющий собой смесь различных компонентов клетки, подвергался последовательному центрифугированию с увеличением числа оборотов. Таким образом, создавалась искусственная гравитация, под действием которой из коллоидного раствора последовательно осаждались все более легкие частицы. Ускорение, характеризующее вес частицы, стали измерять в единицах «сведберг» и обозначать буквой S. Вначале осаждались неразрушенные клетки. Жидкость переливали в другой сосуд, и центрифугирование продолжалось таким же методом. Далее происходило последовательное выпадение в осадок крупных клеточных фрагментов.

В 1941 г. появляется фазово-контрастный микроскоп, позволяющий различать бесцветные структуры, отличающиеся лишь оптической плотностью или толщиной. Последний метод оказался особенно ценным при изучении живых клеток

Ультраструктура клетки

В первые три десятилетия XX в. усилия учёных были направлены на выяснение свойств и функциональной роли клеточных структур, открытых в последней четверти XIX в. Однако на этом пути они часто обнаруживали новые, ранее не обнаруживаемые органоиды клетки.

Изучение сетчатого аппарата, т. е. комплекса Гольджи, показало его участие в выработке секретов и других веществ в гранулярной форме (советский учёный Д. Н. Насонов, 1923).

Была установлена чрезвычайно высокая лабильность клеточных гранул (митохондрий) и их подверженность влиянию ряда физиологических и патологических факторов. Тем не менее их функции оставались неясными. Отто Варбург (Гейдельбергский университет и Институт физиологии клетки в Берлине), который изучал спектроскопическими методами вещества, участвующие в клеточном дыхании, в 1913 г. выдвинул гипотезу о связи дыхания с клеточными гранулами, однако эта гипотеза в то время не нашла отклика у цитологов.

Описаны частные органоиды специализированных клеток, опорные элементы в ряде клеток (Н. К. Кольцов, 1903–1911), исследованы структурные изменения при различной клеточной деятельности (секреция, сократительная функция, деление клеток, морфогенез структур и т. д.). В растительных клетках прослежено развитие вакуолярной системы, образование крахмала в пластидах (французский учёный А. Гийермон, 1911). Установлена видовая специфичность числа и формы хромосом, что в дальнейшем было использовано для систематики растений и животных, а также для выяснения филогенетического родства в пределах более низких таксономических единиц (кариосистематика). Обнаружено, что в тканях имеются разные классы клеток, отличающихся кратным отношением размеров ядер (немецкий учёный В. Якоби, 1925). Кратное увеличение размера ядер сопровождается соответствующим увеличением (путём эндомитоза) числа хромосом (австрийский учёный Л. Гейтлер, 1941). Исследования действия агентов, нарушающих механизм деления и хромосомный аппарат клеток (проникающее излучение, колхицин, ацетонафтен, трипофлавин и др.), привели к разработке методов искусственного получения полиплоидных форм, что дало возможность вывести ряд ценных сортов культурных растений.

С помощью вновь разработанных цитохимических реакций на гистологических препаратах была установлена локализация в клетке ряда ферментов. Реакция Фельгена позволила положительно решить спорный вопрос о наличии гомолога ядра, содержащего дезоксирибонуклеиновую кислоту у бактерий (советский учёный М. А. Пешков, 1939–1943, французский учёный В. Делапорт, 1939, английский учёный С. Робиноу, 1942) и сине-зелёных водорослей (советские учёные Ю. И. Полянский и Ю. К. Петрушевский, 1929).

Занимаясь дифференциальным центрифугированием клеточных гомогенатов, Альбер Клод на каждом этапе идентифицировал осаждаемые объекты, наблюдая их под микроскопом. Первоначально удалось выделить только несколько основных фракций, подлежащих дальнейшему анализу. Самая крупная фракция субклеточных фрагментов – ядра, пластиды и митохондрии. Исследования Клода подтвердили, что с клеточными гранулами (митохондриями) связаны процессы окисления. Проведя биохимические эксперименты, он открыл в составе митохондрий некоторые из дыхательных ферментов.

Дальнейшее изучение митохондрий американским биохимиком Дэвидом Эзрой Грином обнаружило, что именно в них идут реакции цикла Кребса. Оказалось, что типичная клетка печени содержит около тысячи митохондрий, каждая около пятидесяти микрометра длиной. Альбером Клодом в самой мелкой последней фракции после центрифугирования были найдены обрывки эндоплазматической сети частично с многочисленными, не идентифицированными гранулами, получившие сборное название цитоплазматических частиц. Затем было выяснено, что в состав этой группы входят образования, различающиеся как по своей ультраструктуре, так и по функции. Для обозначения фракции мелких гранул 1949 г. А. Клод ввел термин «микросомы».

В 1949 г. американский биохимик Альберт Лестер Ленинджер связал накопленные знания об АТФ, как энергетической «валюте» клетки, с данными цитологии. Он показал, что окислительное фосфорилирование происходит в митохондриях, которые отделены мембраной от цитоплазмы. Эти органоиды катализируют трансформацию энергии и служат местом локализации окислительных ферментов. Вместе с тем было установлено, что они обладают осмотической, сократительной, регуляторной и генетической функциями. Однако существенные успехи в расшифровке функций клеточных структур достигнуты лишь в современный период развития цитологии, уже во второй половине XX в.

Проницаемость клеток и модели мембраны

В конце XIX в. Э. Пфедфер и Г. де Фриз положили начало изучению клеточной проницаемости, в которой обменные процессы, протекающие в клетках, ставились в тесную связь с наличием полупроницаемой мембраны вокруг клетки. В 1902 г., изучая проницаемость клеточных мембран, немецкий учёный Э. Овертон заметил, что через мембраны легче всего проникают вещества, хорошо растворимые в липидах, и предположил наличие последних в поверхностной клеточной мембране. Однако постепенно стали накапливаться факты, свидетельствовавшие о несоответствии количеств проникающих в клетку веществ их растворимости в липидах, а также поступлению в нее веществ, в липидах совершенно не растворимых. Пытаясь спасти теорию Овертона, его соотечественник А. Натансон (1904) высказал предположение о мозаичном строении мембраны. В 1908–1913 годах немецкий физиолог В. Руланд развил получившую широкую известность теорию ультрафильтра, или «сита», согласно которой в полупроницаемой мембране имеются поры определенного диаметра, через которые в клетку могут проникать лишь

молекулы соответствующих размеров. Однако теория Руланда не объясняла того факта, что проницаемость многих растительных клеток растёт для веществ гомологического ряда по мере увеличения в них числа атомов углерода. Поэтому они предложили соединить липидную теорию с теорией ультрафильтра, допустив тем самым существование двух разнородных механизмов, регулирующих проникновение в клетку молекул различной природы. Эта точка зрения в 1930–1940-е годы получила поддержку многих биологов.

Однако модель мозаичной мембраны оказалась неспособной объяснить стационарное распределение веществ в клетке, качественно отличное от состояния простого водного раствора. Была разработана сорбционная теория проницаемости. Согласно этой теории решающая роль в распределении веществ, проникающих в клетку, принадлежит сорбционным отношениям, устанавливающимся между протоплазмой клетки в целом и окружающей средой. Сорбционная теория основывается на следующих положениях: растворимость веществ в протоплазме должна отличаться от растворимости в обычной воде; важнейшим фактором распределения веществ в клетке являются их адсорбция и химическое связывание в протоплазме. Первоначально казалось, что обе теории совершенно несовместимы. Позже, однако, выяснилось, что их сближение возможно.

В 1926 г. американские биологи Э. Гортер и Ф. Грендел выделили из гемолизированных эритроцитов человека липиды и расположили их в виде мономолекулярного слоя на поверхности воды; общая площадь этого слоя примерно в 2 раза превышала поверхность эритроцитов. Из этого они сделали вывод, что липиды мембраны расположены в виде бимолекулярного слоя. Модель двуслойной мембраны противоречила некоторым общеизвестным фактам: высокая ионная проницаемость и низкое поверхностное натяжение по сравнению с модельными липидными пленками. Поверхностное натяжение клеточной мембраны ($0,1 \text{ мн/м}$, или дин/см) меньше натяжения слоя чистого липида (10 мн/м , или дин/см) и близко к поверхностному натяжению белков. Напрашивался вывод, что в состав мембран входят кроме липидов и другие биологические молекулы, например белки, снижающие поверхностное натяжение. Поэтому было предположено, что в клеточной мембране бимолекулярный липидный слой покрыт с двух сторон слоями белка (структура «сэндвича»).

Методом электропроводности удалось измерить электрическую ёмкость клеточной мембраны, равную 1 мкф/см^2 , и рассчитать толщину её липидного слоя, которая оказалась равной 55 ангстрем. На основе всех этих данных и термодинамических соображений английские биологи Л. Даниелли и Г. Даусон в 1935 г. предложили модель двуслойной мембраны. По их расчетам получалось, что структура двойного слоя наиболее стабильна при физиологических условиях. Изучение клеточной поверхности с помощью поляризационного микроскопа позволило предположить, что молекулы липидов расположены перпендикулярно, а молекулы белка – параллельно клеточной поверхности.

Цитология в 1950–1980-х годах.

В истории биологии отчетливо прослеживается постепенный переход от исследований животных как целого к исследованиям тканей и экстрактов из них. С одной стороны, это позволило детально изучить процессы обмена веществ, а с другой – привело к потере связи между структурой и функцией. Лишь в 1950–1960-е годы, с развитием современных методов, исследования по физиологии клетки начали связывать с функциями субклеточных структур. Ко второй половине XX в. было установлено, что живая клетка представляет собой совершенную «машину», с исключительно сложной структурой, в которой одновременно происходит тысячи реакций разложения и синтеза, разрушения и созидания, благодаря чему поддерживается структура живой материи. Разработка новых методов исследования и успехи смежных дисциплин дали толчок бурному развитию цитологии и привели к стиранию чётких границ между цитологией, биохимией, биофизикой и молекулярной биологией.

Две технологические разработки, сделанные еще до Второй мировой войны, нашли дальнейшее применение в цитологических исследованиях во второй половине XX в. Первое изобретение – электронный микроскоп, а второе – дифференциальное центрифугирование. Все более широкое применение дифференциального центрифугирования и электронного микроскопа дало возможность, с одной стороны, выяснить химический состав определенных структурных компонентов клетки, с другой – связать химические вещества, входящие в ее состав, с определенными органоидами.

На этом этапе развития цитологии особый вклад в изучение клетки внесли Джордж Паладе из Рокфеллеровского института медицинских исследований в Нью-Йорке, Кристиан Рене Де Дюв из того же института. Общим в их работе являлось то, что они отдавали предпочтение методу дифференциального центрифугирования.

Наиболее активный период в деятельности Паладе и Де Дюва приходится на 1950-е годы. Кульминацией работы Де Дюва явилось открытие лизосом. Это открытие в известной мере произошло случайно. Де Дюв и его сотрудники исследовали субклеточные фракции клеток печени крысы. Неожиданно в гомогенате было обнаружено резкое усиление протеолитической и в целом ферментативной активности. Исследование данного феномена показало, что это происходит благодаря содержанию особых частиц, в которых и содержатся ферменты, способные разлагать различные вещества. Разрыв лизосомы на части приводил к лизису (разрушению клеточных структур или самой клетки) – так в живых системах разрушается старое, чтобы дать место новому. Оказалось, что лизосомы есть практически во всех клетках и что они принимают самое деятельное участие в физиологических и патологических процессах, происходящих в клетке. Возник самостоятельный раздел клеточной патологии, который занимается изучением дефектов в структуре и функции лизосом.

Именно в это время в Рокфеллеровском институте медицинских исследований директором центра медицинской электроники работает Владимир Зворыкин (русский по происхождению, изобретатель телевидения), который

приспособил электронный микроскоп для цитологических исследований. Для исследования химических реакций внутри живых клеток Зворыкиным был вскоре создан уникальный микроскоп, воспроизводящий цветное изображение объектов на телевизионном экране. С помощью этого микроскопа можно было рассматривать частицы размером с большую молекулу.

Джордж Паладе в своих исследованиях использовал электронный микроскоп для идентификации клеточных фракций, состоящих из все более мелких частиц. Используя ультрацентрифугу, он выделял субклеточные частицы, после чего искал их в структуре самой клетки, чтобы увидеть эти частицы в первоначальном виде и установить их взаимодействие с другими клеточными органеллами. Он подробно изучил рибосомы и описал ультраструктуру митохондрий, в частности гребешки на внутренней мембране, названные его именем. Многие годы рибосомы, подробно исследованные им, назывались также «гранулами Паладе».

В 1974 г. – с заметным опозданием – трое названных ученых (Клод, Де Дюв и Паладе) были удостоены Нобелевской премии по физиологии и медицине. Такая высокая оценка их труда Нобелевским комитетом при Каролинском институте была продиктована большой важностью исследований клетки, заменивших ныне классический биохимический эксперимент с гомогенными растворами. Эти исследования – свидетельство постепенного объединения биохимии с цитологией на уровне молекулярной биологии, когда химический состав и биологическая структура изучаются в комплексе.

Продолжилось подробное изучение энергетики клетки. Описание ультраструктура митохондрий, сделанное Паладе в 1952 г., позволило к началу 1960-х годов понять, что на внутренней стороне митохондриальной мембраны находятся дыхательные ферменты. В это время сотрудник кафедры зоологии Эдинбургского университета Питер Митчелл опубликовал в журнале *Nature* небольшую статью, где высказал свои соображения о принципиальном значении мембран для протекания химических реакций в клетке. Вскоре после опубликования статьи он ушел из университета, чтобы начать самостоятельные исследования. В 1966 г. Митчелл руководил своей лабораторией, в которой кроме него был всего еще один сотрудник. На опубликованную им в 1961 г. статью никто не обратил внимания, и он решил написать книгу. В ней он развивал теорию, согласно которой химическая энергия, выделяемая при окислении в митохондриях, превращается сначала в электрическую энергию, которая создает мембранный потенциал. Затем электрическая энергия вновь превращается в химическую в форме АТФ. Это все было названо хемиосмотической теорией окислительного фосфорилирования. Однако ни один издатели не хотел печатать книгу Митчелла. Тогда автор сам размножил рукопись и разослал ее биохимикам по всему миру. Отовсюду пошла ожесточенная критика. Но исследования продолжались, и время работало на Митчелла. Детальное изучение митохондриальной мембраны самыми различными методами позволили раскрыть ее тонкую структуру и подтвердили, что в ней находится цепь ферментов, переносчиков электронов. В других экспериментах были непосредственно измерены раз-

ность потенциалов на внешней и внутренней стороне мембран и проходящий электрический ток. Оригинальные идеи Митчелла нашли экспериментальное подтверждение. Митчелл заставил биохимиков начать думать по-новому, что надо знать не только последовательность биохимических реакций в клетке, но и необходимо исследовать их пространственную организацию в клетке. За свою хемиосмотическую теорию Митчелл был удостоен Нобелевской премии в 1978 г. С легкой руки А. Клода митохондрии стали называть «силовыми станциями» клетки.

Хлоропласты труднее, чем митохондрии, поддавались изучению. Это было связано с тем, что их никак не удавалось выделить неповрежденными. Первым, кому удалось это сделать, стал американский биохимик, выходец из Польши, Даниэль Арнон. Работая с листьями шпината, ему только в 1954 г. удалось получить абсолютно неповрежденные хлоропласты, способные выполнять реакции фотосинтеза.

Особенно большие успехи были достигнуты в изучении синтеза белковых веществ, осуществляемого в рибосомах по команде ДНК с помощью различных видов РНК. В середине 50-х годов считалось, что центром белкового синтеза в клетке являются микросомы. Позднее выяснилось, что за белковый синтез ответственна не вся фракция микросом, состоящая из мембран и гранул, а только мелкие рибонуклеопротеидные частицы (эти частицы в 1958 г. были названы Р. Робертсом рибосомами). Было выяснено, что синтез рибосомной РНК происходит в ядрышке, которое можно рассматривать как участок, в котором берут начало основные синтетические процессы клетки. Мысль о роли ядрышка в синтезе специфического белка была впервые высказана Т. Касперссоном (1950), а впоследствии подтверждена рядом исследователей. С рибосомами связан центральный этап этих процессов – синтез специфических белков. Сами рибосомы были впервые описаны Паладе (1953) под названием плотных частиц или гранул. Несколько позже их удалось выделить из клетки и определить содержание в них РНК (Д. Паладе, П. Сикевич, 1956).

Установлено, что проникают вещества в клетку и в клеточные органоиды с помощью особых транспортных систем, обеспечивающих проницаемость биологических мембран. В 1972 г. Сингером и Николсоном (*Singer S.J., G.L. Nicholson*) была предложена жидкостно-мозаичная модель плазматической мембраны. Данная модель основана на предшествующих моделях структурно-функциональной организации мембран клетки. В этой модели живая мембрана представляет собой двумерный раствор глобулярных интегральных белков, диспергированных в жидком фосфолипидном матриксе. Экспериментальные подтверждения данного предположения были получены при искусственно вызванном слиянии двух разных родительских клеток. При образовании плазматической мембраны гибридной клетки происходит быстрое стохастическое перемещение с систематическим упорядочением видоспецифичных белков и фосфолипидов. Такие перемещения в плоскости мембраны были названы латеральной подвижностью (диффузией) компонентов мембран.

Деление клеток и его регуляция

К концу XIX в. цитологи располагали почти исчерпывающими знаниями о морфологической стороне митоза (см. предыдущие разделы). В первой четверти XX в. стали накапливаться данные относительно влияния на митоз внешних воздействий – лучистой энергии, различных химических веществ, температуры, концентрации водородных ионов, электрического тока и т. д. Особенно много исследований было выполнено на культуре ткани.

Наряду с изучением отдельных митозов значительное число исследований было посвящено выяснению закономерностей митотической активности тканей, в частности изучению зависимости клеточной пролиферации от физиологического состояния организма и влияния различных эндогенных и экзогенных факторов. Первые исследования такого характера были выполнены на растительных объектах в самом начале XX в. в связи с изучением периодичности биологических процессов (А. Льюис, 1901; В. Келликот, 1904). В 1920-х годах появился ряд фундаментальных исследований, посвященных суточному ритму клеточных делений в проростке растений (Р. Фризнер, 1920; М. Столфелд, 1921). В 1930–1940-х годах была проведена серия исследований (А. Карлетон, 1934; Ч. Блюменфельд, 1938, 1943; З. Купер, Г. Франклин, 1940; Г. Блюменталь, 1948; и др.), в которых изучалась митотическая активность в очагах клеточного размножения различных лабораторных животных. Значительно меньше таких работ выполнено на очагах клеточного размножения человека (З. Купер, А. Шифф, 1938; А. Бродерс, В. Дублин, 1939; и др.).

Дальнейшее пополнение данных о механизмах клеточного деления шло главным образом за счет изучения наиболее примитивных организмов. Был детально изучен процесс деления у прокариотных (не имеющих оформленного ядра) организмов (бактерий), генетически близкий к митозу (М. А. Пешков, 1966), а также митоз у простейших (И. Б. Райков, 1967), где были найдены крайне своеобразные формы этого процесса. У высших организмов морфологическое изучение митоза шло в основном по линии исследования этого процесса в динамике на живых объектах с помощью микрокино съемки. В этом отношении большое значение имели работы А. Байера и Дж. Моле – Байер (1956, 1961), выполненные на клетках эндосперма некоторых растений. Изучение цитологических основ наследственности обособилось в отдельную отрасль цитологии – цитогенетику.

В выяснении механизма различных этапов клеточного деления особенно большую роль сыграли работы американского исследователя Д. Мезия (1961), изучавшего различные стороны физиологии митоза, в особенности роль митотического аппарата, осуществляющего самый процесс деления.

Созданы различные представления о механизме разделения клеточного тела и о физико-химических изменениях клеток при делении. Электронно-микроскопические, биохимические и генетические исследования увеличили число сторонников гипотезы симбиотического (см. далее) происхождения эукариотической клетки, выдвинутой в конце XIX в.

Однако подавляющее большинство работ XX в. касалось физиологии клеточного деления, и именно в этом разделе проблемы были достигнуты наибольшие успехи. В первой четверти XX в. стали накапливаться данные относительно влияния на митоз внешних воздействий – лучистой энергии, различных химических веществ, температуры, концентрации водородных ионов, электрического тока и т. д. Особенно много исследований было выполнено на культуре ткани.

В противоположность цитологии начального периода, которая уделяла основное внимание самому митозу, ученые стали гораздо больше интересоваться интерфазой. Это стало возможным благодаря новым методам исследования, в первую очередь радиоавтографии. А. Говард и С. Пелк (1951) предложили весь митотический цикл разбить на четыре периода: постмитотический, или пресинтетический (G₁); синтетический (S), во время которого происходит репликация ДНК; постсинтетический, или премитотический (G₂); и, наконец, митоз (M). Накапливается большой фактический материал по продолжительности у самых различных организмов отдельных периодов и всего митотического цикла в целом в норме и при воздействии разнообразных внешних и внутренних факторов – лучистой энергии, вирусов, гормонов и т. д.

Ряд исследований (М. Суонн, 1957, 1958) посвящен энергетике клеточного деления, и хотя многие детали остаются еще невыясненными, стало очевидным, что важная роль принадлежит в этом отношении макроэргическим соединениям, в частности АТФ. Это вещество не только участвует в подготовке клетки к делению, но, по данным Г. Гофман-Берлинга (1959, 1960), оказались ответственными за механические процессы, лежащие в основе расхождения хромосом к полюсам.

Симбиотическая теория

Впервые идеи происхождения более сложных клеток путем симбиотического слияния двух или более простых клеток были высказаны в 1905 г. русским ботаником Константином Мережковским. Мережковский был знаком с работами Андреа Шимпера, который в 1883 г. наблюдал деление хлоропластов, которые очень походили на свободно живущие цианобактерии, что и навело Мережковского на идею, описанной в сноске к тексту публикации, что зеленые растения возникли благодаря симбиотическому слиянию двух организмов. В 1909 г. он представил теорию симбиогенеза (термин Мережковского) в работе «Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов». Суть его теории состояла в наличии двух плазм: микоплазма дает начало всем бактериям и грибам, цианеям и клеточным органеллам – хроматофорам и ядрам. В основе всех животных и растений лежит возникшая позже амебоплазма. В животных микоплазма представлена в ядре, а в растениях – в ядре и пластидах. Теория двух плазм приводила к пересмотру традиционных филогенетических систем и к признанию существования трех царств: микоиды, растения и животные. Два последние царства возникли в результате симбиоза, причем животные – в ре-

зультате простого, а растения – в результате двойного симбиоза. Эта теория требовала упразднения царства Protista. Царство протистов, по мнению Мережковского, не может составлять естественную группу, «ибо нет перехода между симбиозом и не симбиозом. Или симбиоз с цианофициями есть, и тогда это растения, или его нет, и тогда это животные». Теории симбиогенеза долгое время считались в биологии «еретическими».

В 1966 г. Линн Маргулис ([рис. 4.4.5](#)) опубликовала в *Journal of Theoretical biology* статью под названием «Происхождение митозирующих эукариотических клеток», которая сначала была отвергнута пятнадцатью журналами. В своей публикации Маргулис изложила основы того, что сейчас называется современной эндосимбиотической теорией. Сначала теория была отвергнута научным сообществом, однако в данное время она считается одним из крупнейших достижений эволюционной биологии XX в. По этой теории появлению эукариотических клеток предшествовало независимое существование множества прокариотических клеток (организмов). Одна клетка поглощала другую и при этом образовывался новый организм, и таким образом возникли эукариотические клетки. По сравнению с теорией Мережковского Маргулис расширила свои предположения о симбиотическом слиянии на жгутики и реснички, которые были когда-то свободно живущими спирохетами, и на некоторые другие органеллы клетки. Эндосимбиотическая теория получила сильное подтверждение, когда в 1980-х годах было обнаружено, что генетический код хлоропластов и митохондрий отличается от кода ядерной ДНК ([рис. 4.4.6](#)).



Рис. 4.4.5. Линн Маргулис, 2008 г.

Таким образом, во второй половине XX в. были обнаружены неизвестные до этого детали строения ранее открытых клеточных органоидов и ядерных структур; открыты новые ультрамикроскопические компоненты клетки: плазматическая, или клеточная, мембрана, отграничивающая клетку от окружающей среды; эндоплазматический ретикулум (сеть); рибосомы (осуществляющие синтез белка); лизосомы (содержащие гидролитические ферменты); пероксисомы (содержащие ферменты каталазу и уриказу); микротру-

бочки и микрофиламенты (играющие роль в поддержании формы и в обеспечении подвижности клеточных структур); в растительных клетках обнаружены диктиосомы – элементы комплекса Гольджи.

Наряду с обще клеточными структурами выявляются ультрамикроскопические элементы и особенности, присущие специализированным клеткам. С помощью электронной микроскопии показано особое значение мембранных структур в построении различных компонентов клетки. Субмикроскопические исследования дали возможность все известные клетки (и, соответственно, все организмы) разделить на 2 группы: эукариоты (тканевые клетки всех многоклеточных организмов и одноклеточные животные и растения) и прокариоты (бактерии, сине-зелёные водоросли, актиномицеты и риккетсии). Прокариоты – примитивные клетки – отличаются от эукариотов отсутствием типичного ядра, лишены ядрышка, ядерной оболочки, типичных хромосом, митохондрий, комплекса Гольджи. Одно из основных положений классической цитологии о существовании тесных взаимоотношений между ядром и цитоплазмой получило новое подтверждение. Электронная микроскопия показала, что в ядерной оболочке имеются поры, благодаря которым ядро оказывается в прямой связи с эндоплазматической сетью, т. е. с вакуолярной системой всей клетки; данные цитохимического анализа позволяют определить, какие именно вещества, как и когда поступают из ядра в цитоплазму и, вероятно, при определенных условиях, в обратном направлении.

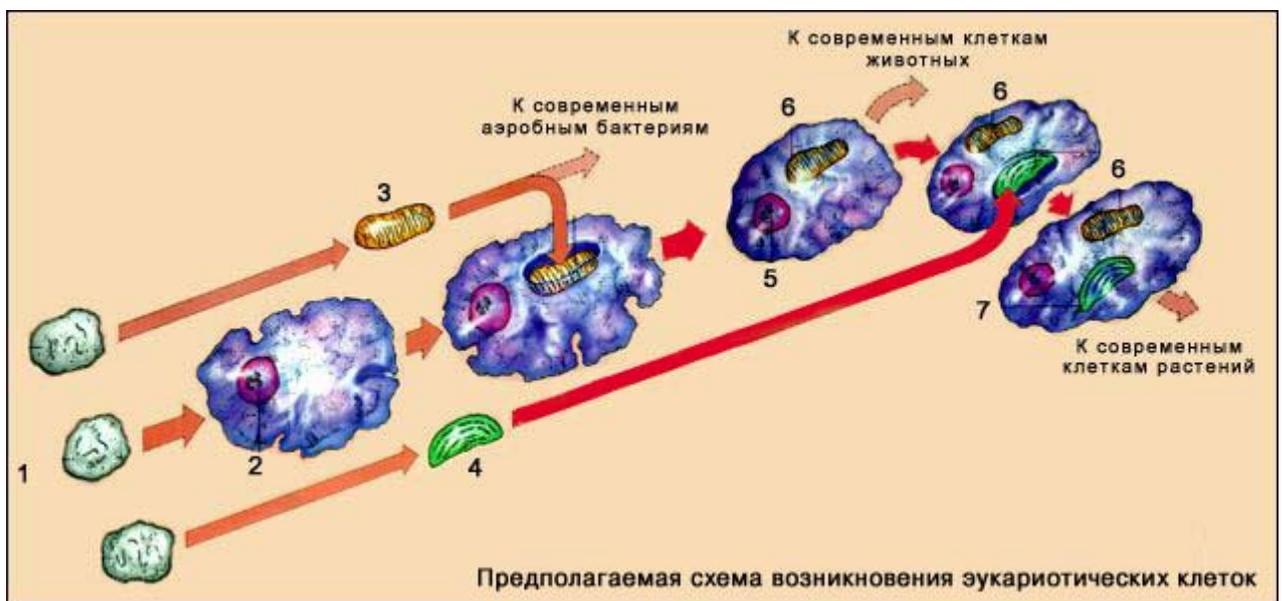


Рис. 4.4.6. Схема симбиотического происхождения эукариотической клетки:

- 1 – предковые прокариотические клетки;
- 2 – предэукариотическая клетка с обособленным ядром;
- 3 – аэробная бактерия (предшественник митохондрии);
- 4 – цианобактерия (предшественник хлоропласта);
- 5 – ядро;
- 6 – митохондрия;
- 7 – хлоропласт

Усовершенствование методов изоляции клеточных компонентов, использование методов аналитической и динамической биохимии применительно к задачам цитологии (меченые радиоактивными изотопами предшественники, автордиография, количественная цитохимия с использованием цитофотометрии, разработка цитохимических методик для электронной микроскопии, применение антител, меченых флуорохромами, для обнаружения под флуоресцентным микроскопом локализации индивидуальных белков; метод гибридизации на срезах и мазках радиоактивных ДНК и РНК для идентификации нуклеиновых кислот клетки и т. д.) привело к уточнению химической топографии клеток и расшифровке функционального значения и биохимической роли многих составных частей клетки. Это потребовало широкого объединения работ в области цитологии с работами по биохимии, биофизике и молекулярной биологии. Для изучения генетических функций клеток большое значение имело открытие содержания ДНК не только в ядре, но и в цитоплазматических элементах клетки – митохондриях, хлоропластах, а по некоторым данным – и в базальных тельцах. Для оценки роли ядерного и цитоплазматического генного аппарата в определении наследственных свойств клетки используется пересадка ядер и митохондрий. Гибридизация соматических клеток становится перспективным методом изучения генного состава отдельных хромосом.

Современная клеточная теория

Современная клеточная теория исходит из единства расчленённости многоклеточных организмов на клетки и целостности организма, основанной на взаимодействии клеток. Чем сложнее организм, тем более выступает его целостность, которая у животных осуществляется нервной и гуморальной системами, а у растений – непосредственной цитоплазматической связью клеток (плазмодесмами и фитогормонами). Клеточная структура является главной формой существования жизни, присущей как растениям, так и животным. Совершенствование клеточной структуры явилось главным направлением эволюционного развития и у растений, и у животных, и клеточное строение прочно удержалось у большинства современных организмов.

Доказана универсальность клеточных органоидов в растительных и животных клетках. Показано, что е. организмы (Procariota), не имеющие оформленного ядра (например, бактериофаги, вирусы, отчасти бактерии, сине-зелёные водоросли); некоторые из них (бактерии, водоросли) часто называют клетками, исходя из наличия у них ДНК, но правильнее оставить понятие клетки за организмами, у которых ДНК оформлена в виде хромосом и находится в ядрах (Eucariota).

Считая клетку всеобщим структурным элементом, клеточная теория рассматривала как вполне гомологичные структуры тканевые клетки и гаметы, протистов и бластомеры. Применимость понятия клетки к протистам является дискуссионным вопросом клеточного учения в том смысле, что многие сложно устроенные многоядерные клетки протистов могут рассматриваться как надклеточные структуры. В тканевых клетках, половых клетках,

протистах проявляется общая клеточная организация, выражающаяся в морфологическом выделении кариоплазмы в виде ядра, однако эти структуры нельзя считать качественно равноценными, вынося за пределы понятия «клетка» все их специфические особенности. В частности, гаметы животных или растений – это не просто клетки многоклеточного организма, а особое гаплоидное поколение их жизненного цикла, обладающее генетическими, морфологическими, а иногда и экологическими особенностями и подверженное независимому действию естественного отбора. В то же время практически все эукариотические клетки, несомненно, имеют общее происхождение и набор гомологичных структур – элементы цитоскелета, рибосомы эукариотического типа и др.

Клеточная структура является главной, но не единственной формой существования жизни. Неклеточными формами жизни можно считать вирусы. Правда, признаки живого (обмен веществ, способность к размножению и т. п.) они проявляют только внутри клеток, вне клеток вирус является сложным химическим веществом. По мнению большинства ученых, в своем происхождении вирусы связаны с клеткой, являются частью ее генетического материала, "одичавшими" генами.

4.5. От экспериментальной эмбриологии к генетике эмбриогенеза

Эмбриология (от эмбрио и ...логия), буквально – наука о зародыше, однако содержание её шире. Эмбриология животных и человека изучает предзародышевое развитие (оогенез, сперматогенез), оплодотворение, зародышевое развитие, т. е. развитие зародыша внутри яйцевых и зародышевых оболочек, личиночный (у многих беспозвоночных, а также у земноводных), постэмбриональный (у рыб, пресмыкающихся и птиц) или постнатальный (у млекопитающих) период развития, продолжающийся до превращения развивающегося организма во взрослый, способный размножаться.

Аналитическая эмбриология. Во все времена человечество проявляло большой интерес к проблеме зарождения жизни, развития человека и животных до рождения. Первобытные племена, культура которых только начинала появляться, испытывали упорный и необычайно сильный интерес к проблеме возникновения жизни. Однако это породило только домыслы и мистические представления. Первые систематизированные знания в области эмбриологии связывают с именем врача древности Гиппократ (460–370 гг. до Р.Х.). Эмбриологические данные ученого вытекают из практики акушерства и гинекологии. В самых значимых для истории эмбриологии трудах «О диете», «О семени», «О природе ребенка» Гиппократ высказывает идеи, согласно которым каждому телу присущи три первичных свойства: тепло, сухость и влажность. Данные свойства никогда не встречаются раздельно. При этом каждое тело способно привлекать себе подобное. Жизнь заключается в одновременном высушивании влаги огнем, в увлажнении огня влагой, в поглощении ог-

нем пищи, поступающей в тело, и поэтому требуется новая пища. Гиппократ предвосхитил идею преформации: «Все части зародыша образуются в одно и то же время. Все члены отделяются друг от друга одновременно и таким же образом растут. Ни один не возникает раньше или позже другого, но те, которые по природе своей толще, появляются прежде тонких, не будучи сформированы раньше».

Великий ученый античной древности **Аристотель** (384–322 гг. до Р.Х.) считается, положил основу общей и сравнительной биологии, поскольку в них виден поворот от суеверий и домыслов, к наблюдению. В своем капитальном труде «О возникновении животных» он обогатил эмбриологию следующим: 1) предложил классификацию животных по эмбриологическим признакам; 2) ввел сравнительный метод изучения и заложил представления о различных путях эмбрионального развития; ему было известно яйцерождение и живорождение; 3) установил различия между первичными и вторичными половыми признаками; 4) отнес определение пола к ранним стадиям эмбрионального развития; 5) выдвинул концепцию неоплодотворенного яйца как сложной машины, части которой придут в движение и станут выполнять свои функции, как только будет поднят главный рычаг; 6) правильно истолковал функцию плаценты и пуповины; 7) связал явления регенерации с явлениями эмбриогенеза; 8) предвосхитил теорию рекапитуляции своим суждением о том, что в процессе эмбрионального развития общие признаки появляются раньше частных; 9) предложил теорию градиентов формообразования своими наблюдениями о более быстром развитии головного конца зародыша. Аристотель фактически положил основу эпигенеза. **Эпигенез** – представление о зародышевом развитии как процессе, осуществляемом путем последовательных новообразований в противовес признанию существования в половых клетках изначального многообразия структур организма, ([рис. 4.5.1](#)).

Идеи Аристотеля господствовали вплоть до эпохи Возрождения и составляли основу теологического мировоззрения.

Придворный врач Вильям Гарвей (1578–1657) в своем труде о зарождении животных (1651) дополнил знания по эмбриологии систематическими данными о развитии куриного яйца и его оболочек (установил место в курином яйце, из которого начинается образование зародыша) ([рис. 4.5.2](#)). Используя свое положение, он имел возможность изучать внутриутробное развитие млекопитающих (косули, лани). В. Гарвей провозгласил доктрину – все живое из яйца – чем почти на столетие опередил Франческо Реди в вопросе о невозможности самозарождения животных.

Им предложен термин «эпигенез» (1661), на позиции которого он решительно встал в отношении животных, имеющих кровь. Дальнейшее становление знаний в этом направлении неразрывно связано с изобретением микроскопа. В 1667 г. Роберт Хук (Гук) (R. Hooke, 1635–1703) английский врач и биолог дал первое описание клетки (по другим данным Р. Гук в 1665 г. году издает книгу «Micrographia», где дает первое описание клеток из среза пробки).

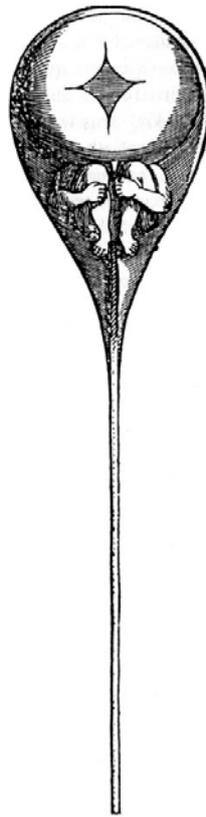


Рис.4.5.1. Карикатура на преформическую теорию. Сперматозоид



Рис. 4.5.2. From William Harvey, *De generatione animalium* (1651) by permission of the Syndics of Cambridge University Library

В 1672 г. голландский врач и анатом Ренье де Грааф (R. de Graaf, 1641–1673) опубликовал «Новый трактат о женских органах, служащих деторождению», где описал зрелый фолликул в яичнике, принятый им ошибочно за яйцо человека. Иногда эту структуру называют графов пузырек. Кроме того, им так же введен термин яичник (ovarium). В 1677 г. Хэм (Hamm) и А. Левенгук (A. Leeuwenhoek, 1632–1723) описали мужские половые клетки –

сперматозоиды, однако значение этих структур ими не было установлено. (Считается, А. Левенгук открыл мир простейших; он подробно описал свои наблюдения над сперматозоидами всех ему доступных млекопитающих, птиц, лягушек, рыб, насекомых, дал множество точных изображений и провел экспериментальные исследования над проникновением их в матку и трубы после совокупления). До XVIII в. в биологии существовали взгляды о том, что в половых клетках уже имеет место полностью сформированный организм, только очень маленький – такое учение получило название преформизма. (Преформизм (из лат. *praeformatio* – предобразование) – теория, основанная на том, что в половых клетках находятся материальные структуры, предопределяющие развитие зародыша и признаки образующегося из него организма).

Экспериментальная эмбриология. Вражда сторонников двух взглядов продолжалась до опубликования работ Ладзаро Спалланцани (*L. Spallanzani, 1729–1799*) и Каспара Фридриха Вольфа (*Kaspar Friedrich Wolff, 1733–1794*), которые впервые применили экспериментальный метод в решении проблем эмбриологии и по праву считаются основоположниками научной эмбриологии. Заслуга Спалланцани состоит в том, что он впервые доказал: для развития организма необходимы как женские, так и мужские половые продукты. К.Ф. Вольф в возрасте 26 лет защитил диссертацию, в которой развил теорию эпигенеза, суть которой сводится к идее прогрессивного роста и дифференцировки как основы развития. Академик Санкт-Петербургской Академии наук Христиан Генрих Пандер (*1794–1865*) в начале XIX в. первым ввел в эмбриологии понятие о зародышевых листках. Он различал их три: серозный, слизистый, средний – кровяной и установил, что в эмбриональном развитии органы образуются при изгибании этих листков. Иоганн Фридрих Меккель (*1781–1833*), создатель теории параллелизма, впервые обратил внимание на то, что современные высшие животные в своем онтогенезе проходят стадии развития низших форм.

В 1828 г. Карл Эрнст фон Бэр (*Karl Ernst von Baer, 1792–1876*) выдвинул концепцию (ее иногда называют законом Бэра), что общие основные черты, характерные для любой крупной группы животных, появляются в процессе развития раньше, чем специфические черты, свойственные разным членам данной группы. Он установил, что развитие идет от простого к сложному, от общего к частному, от однородного к разнородному (1837). Он впервые описал яйцеклетку у млекопитающих и человека (до этого за яйцо принимали графов пузырек). На примере эмбриогенеза цыпленка развил учение о зародышевых листках: выделил анимальный (дающий покровы и нервную систему) и вегетативный листки (дающий сосуды, мышцы, пищеварительный тракт), а также зародышевую хорду. Считается, что его исследования подняли эмбриологию до уровня самостоятельной науки, значимой для всей биологии.

К. Э. фон Бэр и Фриц Мюллер (*Miiller, 1821–1897*) считали, что онтогенез повторяет филогенез, а сам по себе филогенез есть механическая причина онтогенеза (по другим данным, Мюллер впервые высказал идею о река-

питуляции в 1864 г.). Опираясь на факты и идеи этих естествоиспытателей, Эрнст Геккель (*Haeckel*, 1834–1919), в 1868 г. сформулировал так называемый основной биогенетический закон, который в оригинале гласит: «Развитие зародыша (онтогенез) есть сжатое и сокращенное повторение эволюционного развития данной группы организмов (филогенез), и это повторение тем полнее, чем более сохраняется вследствие постоянной преемственности (палингенез – признак или процесс в эмбриогенезе, повторяющий соответствующий признак или процесс филогенеза данного вида).

Нормальная преемственность в развитии за счет палингенезов приводит к утрате полного повторения признаков в индивидуальном развитии вследствие эволюционных адаптивных изменений (ценогенез). В интересах эволюционного учения задачей эмбриологов является обнаружение именно палингенезов в развитии. Кроме того, этот ученый как последователь и пропагандист учения Ч. Дарвина предложил первое «эволюционное древо» животных, в создании которого использовал дарвиновские идеи. Однако суть всех этих идей и взглядов нельзя было понять до тех пор, пока не было установлено, что все животные организмы построены из клеток. В 1839 г. Маттиасом Шлейденом (*Matthias Schleiden*) и Теодором Шванном (*Theodor Schwann*, 1810–1882) создана клеточная теория, и тем самым были заложены основы современной эмбриологии. Стало возможным постулирование основной концепции эмбриологии: организм любой новой особи развивается из одной клетки, образующейся в результате объединения отцовской и материнской половых клеток при оплодотворении. Т. Шванну принадлежит открытие пепсина (1836) и первое описание миелиновой оболочки нервного волокна – шванновской оболочки (1838). Таким образом, создание микроскопа, разработка экспериментального метода и клеточная теория превратили эмбриологию в науку.

Названный исторический период носит название описательной эмбриологии. Его цель – описание основных внешних черт строения зародыша. К концу XIX в. стали появляться работы, описывающие строение и расположение внутренних органов зародыша. Это стало возможным благодаря новым методам изготовления серийных срезов и создание по таким срезам увеличенных восковых моделей зародышей с соблюдением точных пропорций (1880–1890 гг.). В это же время ученых стали интересовать вопросы тонкого клеточного строения зародышей. Однако все работы носили описательный характер: показывали зародыш определенного возраста и пояснения к нему. Большой интерес к эволюционному учению привел к выделению эволюционной эмбриологии, на основе, которой возникла сравнительная эмбриология. Это произошло в конце XIX в. на основе работ А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, Ф. Мюллера, Э. Геккеля и других. В основном использовали зародышей морских беспозвоночных животных как самых простых объектов в работе несложными методами исследования. С накоплением сведений А. О. Ковалевский пришел к выводу: при всех различиях в процессах развития животных различных типов и классов имеется общая для всех них последовательность основных стадий развития. В последующем, по мере накопле-

ния знаний, было показано сходство между эмбриогенезом многих видов животных и человека. Все это подготовило почву для возникновения экспериментальной эмбриологии, цель которой – установить контролирующие и регулирующие механизмы развития, почему данный процесс происходит в данное время и в данном месте, тем, а не иным способом и т.д. Одним из основоположников этого раздела является Вильгельм Ру (Wilhelm Roux, 1850–1924), назвавший ее «механикой развития» (1888). Он провозгласил основным методом эмбриологии – экспериментальный. Основной задачей – не «филогенетические спекуляции», а «каузальный (причинный) анализ» явления развития. Представители «механики развития» (В. Ру, Г. Дриш, Г. Шпеман и др.) произвели множество тонких экспериментов над зародышами (главным образом амфибий) – разделение зародышей на части и прослеживание дальнейшего развития этих частей, пересадка частей зародышей с одних мест тела на другие, изменение химического состава среды, в которой происходит развитие, и т. д. Эти опыты дали много ценного для понимания движущих сил эмбрионального развития

Мозаичная теория регуляции. Гипотеза перспективных потенций и энтелехии.

Учение о наличии полностью сформированного зародыша или его частей в половых клетках организма, господствовало в биологии вплоть до XVIII в., называется преформация. Оно отрицало подлинное новообразование частей зародыша в процессе его развития. Так, первые микроскописты XVII в. (Я. Сваммердам, М. Мальпиги, А. Левенгук и др.) полагали, что зародыш преформирован, т. е. находится в уже сформированном состоянии в яйце (*овисты*) или в семени (*анималькулисты*), а в процессе развития происходит лишь увеличение в размерах и уплотнение прозрачных, ранее невидимых частей. Во 2-й половине XVIII в. под влиянием данных о резких отклонениях развития от нормы, о передаче по наследству индивидуальных признаков со стороны как матери, так и отца, а также о способности организма к *регенерации* получило преобладание учение о развитии организмов как о последовательных новообразованиях (К. Ф. Вольф, *Эпигенез*).

К концу века, после длительного периода накопления фактического материала описательной эмбриологии и цитологии, были сделаны попытки возродить преформизм в существенно новой форме. Наиболее крупная попытка такого рода принадлежала А. Вейсману, который в своей теории объединяет в одно стройное целое механизм наследственности и развития. Признав в хроматине ядра наследственную субстанцию, А. Вейсман предположил, что при дроблении яйца и при последующих клеточных делениях, связанных с развитием зародыша, происходит неравное распределение этой субстанции между отдельными бластомерами и клетками. От этого различного распределения наследственных единиц («детерминантов» и др.) зависит различная судьба продуктов дробления яйца, а затем и отдельных клеток. Его идея была названа «мозаичной» теорией развития была уже вскоре полностью опро-

вергнута экспериментами Г. Дриша и целого ряда других исследователей, которые показали, что качественно неравнонаследственного деления ядра ни на стадиях дробления, ни на более поздних стадиях не бывает. Однако Г. Дриш, опровергнувший предположения А. Вейсмана о неравнонаследственном делении ядра, по сути сам остался на тех же механистических позициях «машинной» теории развития. Он лишь прибавил к ней свою энтелехию как распределяющее начало, не меняя существенно самого представления о механизме развития. Вместо детерминантов Дриш принимает «перспективные потенции». Распределяющий фактор, т. е. энтелехия, осуществляет свою роль последовательного ограничения потенций отдельных частей через местные затормаживания отдельных потенций. В конце концов перспективная потенция части суживается до пределов ее перспективного значения. Легко видеть, что это, по существу, та же мозаика развития, как и у Вейсмана, и тот же преформизм в «потенциях». И здесь, как и у Вейсмана, имеются лишь повторение, распределение и рост.

Теория организационных центров и эмбриональной индукции.

Вместе с тем это течение сыграло свою роль в накоплении знаний по эмбриологии. Так, **Ганс Шпеман** (*Hans Spemann*, 1869–1941) – немецкий эмбриолог, сформулировал теорию «организационных центров», открыл феномен первичной эмбриональной индукции, за что в 1935 г. удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине.

В одном из экспериментов он занимался пересадкой зачатка глаза в различные участки тела зародыша и установил, что кожа над этим зачатком везде превращалась в роговицу. Это навело его на мысль, что различные части эмбриона выделяют вещества, оказывающие влияние на развитие соседних частей [рис. 4.5.3](#). Он все время искал новые подтверждения своей идеи, пересаживая и меняя местами различные части зародыша. У одного эмбриона он врал нервную пластинку, которая обычно развивается в мозг, поместил ее в кожу эмбриона и обнаружил, что там она превратилась в обычную кожу. Он поставил и обратный эксперимент: взяв часть эпидермиса второго эмбриона, он поместил ее на место нервной пластинки в первый, где она развивалась в полноценный мозг. Он сформулировал теорию «организационных центров», описал различные точки зародыша, где выделяются вещества – по действию подобные гормонам, которые влияют на дифференциацию и специализацию клеток. Фактически в опыте Г. Шпемана произошла не только индукция, но и регуляция, аналогичная тем, что были в опытах с перемешиванием клеточного материала. Но главное внимание исследователей всего мира вызвал ясно доказанный факт индукции одной закладки другой.

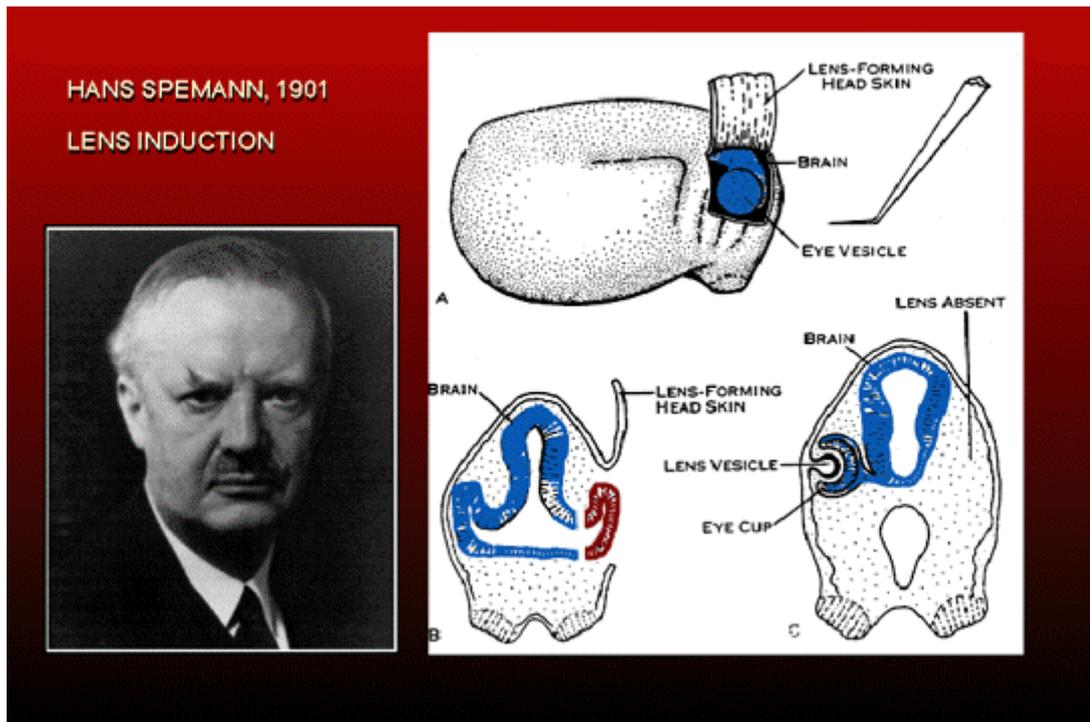


Рис. 4.5.3. Ганс Шпеман

Теория поля. Понятие «поле» заимствовано биологами у физиков, использующих его при характеристике зависимости изменения частиц материи от свойств пространства, в котором находятся эти частицы. В биологию это понятие было введено Бовери в 1901 и 1910 г.

Гипотеза Л. Г. Гурвича разрабатывалась с 1913 г. и была завершена в 1944 г. Первоначальная концепция поля (1922–1930) была чисто идеалистической. Процессы развития зародыша мыслились как материализация «динамически преформированной морфы». Изучая гистологию формирующегося хрусталика и роговицы, а также растущего корешка лука, Гурвич решил, что распределение митоза беспорядочно, хаотично, не детерминировано строго, подчинено закону случая. Он решил создать концепцию, согласно которой поведение «однородных элементов» всех микроморфогенетических процессов регулировалось бы «единым фактором». Морфогенез определяется этим единым фактором – «преформированной морфой». Морфогенез, по Гурвичу, – это перемещение клеток, упорядочивание их пространственного расположения и движение клеток в каждый данный момент определяется законом, связанным с еще не существующей в этот момент структурой, с окончательной конфигурацией зачатка. Первоначальная концепция поля мыслилась им как нематериальный фактор, стоящий над клетками, над материей.

В 1944 г. А. Г. Гурвич написал о новой «теории биологического поля», в которую включил понятие «поле клетки». Область действия этого поля выходит за пределы клетки, и клетки оказывают своими «полями» влияние друг на друга. Этим определяются движения находящихся поблизости клеток. Происходит синтез клеточных полей в единое «актуальное поле». Поля скла-

дываются подобно правилам векторного сложения, но свойства «общего поля» нельзя объяснить только свойствами «полей» клеток. По мере удаления клеток их взаимодействия быстро ослабевают, так как интенсивность действия поля обратно пропорциональна квадрату расстояния. В ходе эмбрионального развития все время происходит эволюция «поля целого», целое в данное мгновение развития определяет ход дальнейшего развития.

Вейс применил понятие поля и к эмбриональному развитию. Яйцо характеризуется единым полем. В результате расчленения поля происходит дифференциация частей и автономизация их. Части зародыша индифферентны и организуются под влиянием целого. Поле, по Вейсу, материально, но оно не химической природы, так как химические факторы могут активировать, а не создавать поле.

Итак, Вейс, не удовлетворяясь одними клеточными параметрами, создал представление о поле как факторе развития, факторе детерминации, предполагая, что клеточный материал, на который действует поле (регенерационная бластема, части зародыша), является сам по себе индифферентным. В развивающемся организме образуются новые и новые поля, так что весь организм оказывается разбитым на ряд сфер действия, соответствующих полям различных органов. Эти представления очень близки к предложениям Е. Гиено о существовании регенерационных территорий – хвоста, правой задней конечности и т. п.

Процесс регенерации представлялся П. Вейсу таким образом: из морфогенетического регенерационного поля – «поля органа» возникают подчиненные поля: кожи, скелета, мускулатуры. Эти поля осуществляют дальнейшую детерминацию, и создаются новые: плечевой кости, локтевого сустава и т. д. Поля находятся в иерархической зависимости друг от друга, развитие регенерата следует представить себе как субординацию полей. Наиболее уязвимо в теории Вейса – представление о пассивности, нуллипотентности клеточных систем, на которые действует поле. Эта теория является, в сущности, крайним выражением взглядов на явления формообразования как на реактивные процессы. Гипотеза Н. К. Кольцова. Ряд ученых пытался создать свое представление о поле. Среди них, несомненно, интересна и в настоящее время гипотеза Н. К. Кольцова. Представления Н. К. Кольцова (1934) о целостности организма и его теории поля чужды витализму. Это попытка рассмотрения данных экспериментальной эмбриологии и генетики в физико-химическом аспекте. Ооцит и яйцо – организованные системы с определенно выраженной полярностью, с определенным расположением клеточных структур. Уже в ооцитах находятся разнообразные вещества и структуры, дающие своеобразную реакцию на кислые и основные красители в зависимости от их рН. Это означает, что различные части клетки могут иметь те или иные положительные или отрицательные заряды. В целой клетке поверхность ее, как правило, заряжена отрицательно, а поверхность ядра и хромосом – положительно. При созревании ооцита создается соответственно его строению электрическое силовое поле, «закрепляющее» это строение. Под влиянием силового поля в клетке должны возникать определенные катафо-

резные токи перемещения веществ, объясняющиеся разностью потенциалов. При активации яйца, вызванной сперматозоидом и партеногенетически, происходят изменения дыхания, pH, иногда резкое, проницаемости мембран и передвижения веществ. Ядра спермия и яйцевой клетки (у голобластических яиц) после сложных передвижений сходятся в центре или по главной оси ближе к анимальному полюсу. По Кольцову, эти явления обусловлены, очевидно, напряжениями перезаряжающихся силовых полей, разностью потенциалов. Таким образом, начинающий развиваться зародыш – это силовое поле. В ходе развития разные пункты силового поля характеризуются разностью потенциалов. Речь идет не только об электрических потенциалах, но и о химических, температурных, гравитационных, диффузионных, капиллярных, механических и др. (рис. 4.5.4)

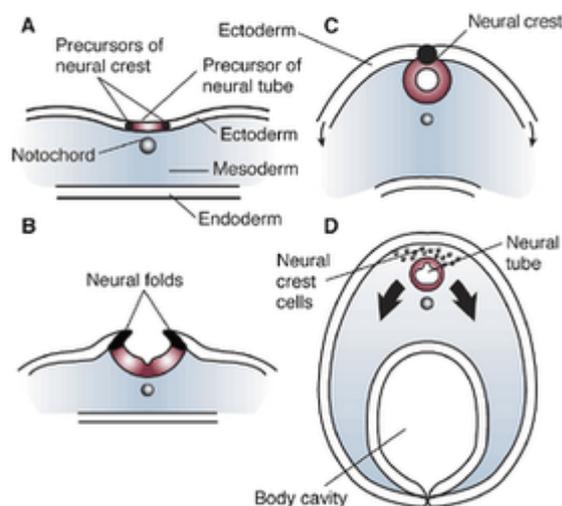


Рис. 4.5.4. Закладка основных органов у эмбриона

Механика развития и менделизм.

Первый настоящий методологический вызов представлениям Геккеля бросил в 1874 г. Вильгельм Гис, искавший непосредственные механические причины онтогенеза в физических свойствах протоплазмы оплодотворенного яйца и в условиях той среды, в которой оно развивается. Эти работы вызвали сильные нападки и насмешки со стороны Геккеля и его последователей; во всеобщем стремлении применять биогенетический закон многие их просто игнорировали. Другие эмбриологи также начинали проводить эксперименты с целью проверки механистических гипотез. В 1883 г. Пфлюгер изучал роль силы тяжести в определении плоскости дробления оплодотворенного яйца. Значение его работ состоит в том, что он применил экспериментальный подход с тем, чтобы выделить и изучить один определенный механический аспект развития. Продвижение экспериментальных исследований ускорилось после того, как в 1887 г. Шабри, работавший на оболочниках, а в 1888 г. Ру, работавший на лягушках, опубликовали результаты экспериментов, в которых они один из бластомеров

двуклеточного зародыша разрушали уколом иглы и наблюдали за развитием оставшегося бластомера.

Бластомеры были не просто жертвами праздного любопытства. Целью экспериментов с их разрушением была проверка предположения, что прогрессивная и дивергентная специализация клеток развивающегося зародыша вызывается неравномерным распределением между ними хромосом, в результате чего разные клетки зародыша оказываются различными вследствие различий в тех наследственных частицах, которые они содержат. Ру полагал, что он продемонстрировал правильность гипотезы о строгой мозаичности развития, однако его взгляды подверг сомнению Дриш, который в 1892 г. провел эксперименты, показавшие, что каждый из разделенных бластомеров дробящихся яиц морского ежа развивается в полноценного зародыша.

К 1894 г. целое поколение эмбриологов, осознавших успешность экспериментального подхода в физиологии и биохимии и огорченных отсутствием точности в филогенетических спекуляциях, было готово откликнуться на призыв Ру к созданию новой науки механики развития. Под механикой Ру понимал причинность; он считал, что задачей механики развития должно быть сведение формообразовательных процессов развития к лежащим в их основе законам природы. Созданная Ру механика развития преобразовала эмбриологию и привела к тому, что вопросы филогении стали играть все меньшую и меньшую роль в деятельности эмбриологов, занимающихся функциональным анализом развития. Механистический и редуccionистский подход сулил реальную возможность разрешить проблемы развития, дав им объяснение на молекулярном уровне. Триумф механики развития вызвал внезапный и полный разрыв между эмбриологией и эволюцией, и в нем уже содержались семена еще и второго разрыва между эмбриологией и генетикой.

Любопытно, что эмбриологи не доказали ошибочности биогенетического закона. Однако вторичное открытие и развитие менделевской генетики на рубеже двух столетий показало, что в сущности биогенетический закон – это всего лишь иллюзия.

Мендель проводил свои обще известные эксперименты по скрещиванию на горохе и опубликовал их результаты в 1865 г. Научная среда того времени, однако, еще не была готова к тому, чтобы признать его теорию наследственности, и его работа не привлекла внимания. К началу 90-х годов широкое использование микроскопа и его применение для исследования строения клеток и их компонентов, а в особенности ядра и хромосом, подготовило почву для революции в биологии. Первым шагом этой революции было упомянутое вторичное открытие законов Менделя Гуго де Фризом, К. Корренсом и Э. фон Чермаком, произошедшее в 1900 г. Все они провели эксперименты по скрещиванию, сходные с экспериментами Менделя, и полученные ими результаты соответствовали тем, о которых Мендель сообщил на 35 лет раньше. Используя разные виды растений, де Фриз, Корренс и Чермак подчеркнули правильность законов Менделя и их всеобщую применимость. Было установлено, что гены дискретны и, судя по их поведению, имеют корпускулярную природу. Они передаются из поколения в поколение вполне предсказуемым и повторяющимся

образом, и, что самое главное, слияния признаков не происходит. Гены встречаются в доминантной и рецессивной формах и определяют различные и контрастирующие признаки, или фенотипы. На эти свойства генов, по-видимому, не оказывают влияния ни условия среды, ни объединение различных генов в гибридных индивидуумах. Скрытый рецессивный признак может вновь проявиться спустя несколько поколений у определенной доли потомков в совершенно таком же виде, в каком он существовал до гибридизации.

Вторым шагом в биологической революции были работы Саттона и Бовери, которые в 1903 г. независимо друг от друга опубликовали данные, указывающие на сходство в поведении генов и хромосом. Эта «хромосомная теория наследственности» нашла поборника в лице Моргана, который сначала был ее противником, а затем стал ее самым влиятельным сторонником и основателем американской школы современной генетики. Морган, специализировавшийся в области экспериментальной эмбриологии, перенес присущий этой области механистический и экспериментальный подход на изучение наследственности. Кульминационной точки его исследования достигли в 1915 г., когда он опубликовал вместе со своими учениками книгу «Механизмы менделевской наследственности». Общее признание взглядов Менделя на наследственность было, конечно, несовместимо с ламаркизмом, а следовательно, серьезно противоречило биогенетическому закону.

В 1893 г. Август Вейсман опубликовал свою «Теорию зародышевой плазмы». Он обратил внимание, что у зародышей многих животных на ранних стадиях развития обособляется группа клеток, которые у взрослого организма дают начало репродуктивным тканям. Эти репродуктивные, или зародышевые, клетки отделены поэтому от остального организма, или сомы, и именно одни лишь эти клетки передают следующему поколению детерминанты (гены). Поэтому для того, чтобы зародышевые клетки могли в соответствии со схемой получить признаки для передачи следующим поколениям, они должны каким-то образом общаться с сомой. В 1909 г. Кастл и Филлипс поставили эксперимент с целью проверки такой возможности. Они скрещивали две линии морских свинок – белую и черную. Это были чистые линии и при скрещивании давали потомков в соотношениях, соответствующих законам Менделя. Скрещивания показали также, что черная окраска доминирует над белой. Затем Кастл и Филлипс пересадили яичники от черных самок белым, а от белых – черным. По достижении зрелости этих самок скрещивали с чистопородными белыми самцами. Полученное потомство соответствовало типу яичников, имевшихся у самок: если яичники происходили от белой самки, то все потомки были белыми, несмотря на то, что яичник находился в теле черной самки. Точно так же, если яичник был трансплантирован от черного донора, то все потомки были черными. Такая автономия клеток зародышевой линии в сочетании с чистотой и постоянством гена, определяющего данный признак, конечно, противоречит представлению о наследовании приобретенных признаков.

Последний удар биогенетическому закону был нанесен, когда стало ясно, что морфология и морфологические адаптации имеют важное значение не

только для взрослого организма, но и для всех стадий его онтогенеза. Работы де Бера, Гарстанга и Гексли, проведенные в первой половине XX в., сыграли решающую роль в становлении этой идеи. Если морфология развивающегося организма имеет такое же важное, а может быть, и еще более важное значение, как его морфология во взрослом состоянии, то это трудно согласовать с геккелевской моделью эволюции. В совокупности менделевская генетика, обособленность клеток зародышевой линии и важность морфологических признаков на всем протяжении развития положили конец рекапитуляции.

Генетическая регуляция онтогенеза. В то время как экспериментальная эмбриология перестала заниматься эволюционными проблемами, генетика, напротив, оказалась в самой гуще распрей по проблемам эволюции. С развитием менделевской генетики появилась надежда дать новое объяснение дарвиновских принципов. Экспериментальная парадигма школы Моргана была привлечена к изучению эволюционных проблем, и начался расцвет основанной Фишером, Холдейном и Райтом школы популяционной генетики. Эти ученые видели в законах и соотношениях, установленных Менделем, количественный и математический подход к эволюции. Новая научная школа оперировала группами или популяциями организмов в общем так же, как школа Моргана оперировала отдельными особями.

Генетика развития представляет собой сейчас одну из наиболее активных областей биологии в отношении как теоретических построений, так и эксперимента. Однако в течение трех первых десятилетий XX в., когда и генетика и биология развития находились в центре внимания ученых, мало кто пытался объединить эти науки. Эмбриологи были поглощены механикой процесса онтогенеза, а генетики занимались выяснением законов, по которым происходит передача признаков. Эти две области биологии развивались в значительной степени разобщено.

Такое, казалось бы, странное отсутствие синтеза этих двух наук было вызвано двумя обстоятельствами. Первым, которое уже обсуждалось, было отрицание экспериментальными эмбриологами биогенетического закона, а вторым – отрыв эмбриологии от генетики. Созданная Ру механика развития представляла собой попытку более точно определить механизмы развития, т. е. выявить в онтогенезе причинно-следственные зависимости, которые можно определять экспериментально. Прямой параллелью этой экспериментальной механистической парадигме служила основанная Т. Г. Морганом и развивавшаяся американская школа генетики. Группа Моргана вобрала в себя многие методологические предпосылки эмбриологов, в частности предпочтение отдавалось экспериментальным методам. Однако слияние генетики с эмбриологией задерживалось из-за того, что эмбриологи отказывались признавать менделевскую генетику важным компонентом онтогенеза. Такое категорическое отрицание было обусловлено тремя причинами. Во-первых, ранние менделисты представляли себе ген как некую частицу, передаваемую потомкам в сперматозоиде и яйце. Именно эти корпускулярные гены, или факторы, обеспечивают развитие индивидуума в процессе онтогенеза. Такое представление, по мне-

нию экспериментальных эмбриологов, попахивало преформизмом – теорией, давно уже впавшей в немилость.

Во-вторых, менделевское направление молчаливо допускало, что при делении соматических клеток компоненты ядра – хромосомы, а следовательно, и гены, точно реплицируются и все клетки получают совершенно идентичные их наборы. Это бросало вызов результатам, полученным экспериментальной эмбриологией. Было хорошо известно, что процесс онтогенеза состоит в последовательном распределении цитоплазмы яйца между клетками, которое сопровождается постепенным сужением ее морфогенетических потенций. Эти два факта, с точки зрения эмбриологов, означали, что гены не могут управлять онтогенезом. Эмбриологи считали, что главная роль принадлежит не ядру, а цитоплазме.

И наконец, в-третьих, между менделистами и эмбриологами существовало глубокое изначальное расхождение: менделевскую генетику интересовала главным образом передача признаков из поколения в поколение, тогда как эмбриология занималась развитием признаков в пределах одного поколения. Те и другие исследования достигли быстрых успехов в начале XX в. Школа Моргана добивалась гигантских успехов в изучении передачи признаков; столь же успешно развивались исследования и европейской групп экспериментальных эмбриологов. Каждое из этих направлений оценивало по достоинству работы другого, но, к сожалению, перекинуть мост через разделявшую их пропасть было невозможно.

Для того чтобы объяснить далеко идущие морфогенетические изменения в чрезвычайно сложной взаимодействующей системе развивающегося зародыша, Гольдшмидт допустил возможность столь же далеко идущих глобальных изменений в пределах ядра. Он предположил, что макроэволюция осуществляется путем макромутаций. Изменению подвергается «хромосома как целое», и изменение этого целого изменяет зародыш тоже в целом. Эта гипотеза, конечно, противоречила широко распространенному представлению о корпускулярной природе менделевского гена. Экспериментальные данные подтверждали это преобладающее мнение, и гипотеза Гольдшмидта приобрела мало сторонников. К сожалению, по причине выдвинутого Гольдшмидтом нетрадиционного объяснения механизма макроэволюции его убеждение о существовании различия между макро- и микроэволюцией оказалось неприемлемым для неodarвинистов.

Почему было так трудно произвести последовательный современный синтез эмбриологических и генетических представлений? Для того чтобы убедительно показать, что гены контролируют онтогенез и как они это делают, необходимо было сначала понять, как функционируют гены и как регулируется их функция. Данные об этом появились, в сущности, лишь после зарождения современной молекулярной биологии – гипотеза Бидла и Татума «один ген – один фермент», расшифровка структуры ДНК Уотсоном и Криком, модель оперона Жакоба и Моно. После всего этого объединение эмбриологии и генетики стало не только возможным, но и весьма плодотворным. Наиболее четко это проявилось в расцвете школ, которые были основаны в 30-х и 40-х годах XX в. Уоддингтоном в Англии, Куртом Штерном в США и Эрнстом Хадорном в Германии.

Генетика развития как экспериментальная наука разрабатывалась подобно тому, как это происходило с механикой развития Вильгельма Ру, с той разницей, что скальпелем ей служили не нарушения процесса онтогенеза посредством физических воздействий, а мутации.

Гомеозисные гены и их мутации. Действие генов теснейшим образом связано с онтогенезом, и эта их связь выявляется при возникновении мутаций, которые резко прерывают развитие организма. Существуют, однако, мутации другого класса, которые изменяют процесс онтогенеза, но не прерывают его. Это гомеозисные мутации, происходящие в гомеозистных генах (рис. 4.5.5). На важную роль и теоретическое значение этого рода изменения развития впервые указал Уильям Бэтсон в своей книге «Материалы к изучению изменчивости», опубликованной в 1894 г. Его соображения при создании термина «гомеозис» и определение этого термина все еще сохраняют силу и привлекают внимание к наиболее существенным чертам этой концепции.

Бэтсон переходит к перечислению примеров гомеозисных изменений у столь различных организмов, как млекопитающие и кольчатые черви. Если говорить о млекопитающих, то описано, например, несколько редких особей вымерших неполнозубых, у которых в крестцовом отделе позвоночника обнаружены позвонки, похожие на грудные. Гораздо чаще, однако, гомеозисные изменения встречаются у членистоногих – животных, целиком построенных из ряда метамерных сегментов; а из членистоногих больше всего сведений о типах и механизмах гомеозиса получено на насекомых.

Остатки некоторых из древнейших вымерших насекомых найдены в слоях, относящихся к каменноугольному периоду. У этих насекомых, как и у современных крылатых насекомых, было четыре крыла, сходные по морфологии с крыльями ныне живущих видов. В отличие от современных насекомых у них была, кроме того, пара крыловидных придатков, или паранотальных лопастей, отходящих от спинки первого грудного сегмента. Эти лопасти считались возможным свидетельством того, что крылья возникли как выступающие наружу складки интегумента. Они могли первоначально служить органами, помогающими насекомому планировать. Примитивные признаки – расположение крыльев на втором и третьем грудных сегментах и наличие паранотальных лопастей – у современных насекомых отсутствуют. Однако они могут возникать в результате гомеозисной мутации у таракана. Росс (Козк) описал у этого примитивного насекомого наследственную мутацию, вызывающую развитие крылоподобных придатков на спинке переднегруди.

Тотипотентность соматических клеток растений и амфибий. Клонирование. Дело в том, что у растений (в отличие от животных) по мере их роста в ходе клеточной специализации – дифференцировки – клетки не теряют так называемых тотипотентных свойств, т. е. не теряют своей способности реализовывать всю генетическую информацию, заложенную в ядре. Поэтому практически любая растительная клетка, сохранившая в процессе дифференцировки свое ядро, может дать начало новому организму. Эта особенность растительных клеток лежит в основе многих методов генетики и селекции.

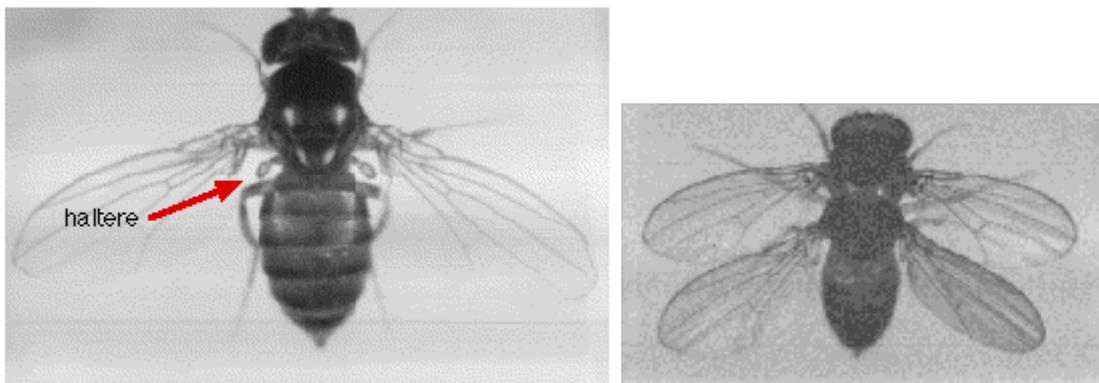


Рис. 4.5.5. Гомеозисная мутация дрозофилы приводит к возникновению второй пары крыльев

При вегетативном размножении и при клонировании гены не распределяются по потомкам, как в случае полового размножения, а сохраняются в полном составе в течение многих поколений. Все организмы, входящие в состав определенного клона, имеют одинаковый набор генов и фенотипически не различаются между собой.

Клетки животных, дифференцируясь, лишаются тотипотентности, и в этом – одно из существенных их отличий от клеток растений. Как будет показано далее, именно здесь – главное препятствие для клонирования взрослых позвоночных животных.

Возможность клонирования эмбрионов позвоночных впервые была показана в начале 50-х годов в опытах на амфибиях. Американские исследователи Бриггс и Кинг разработали микрохирургический метод пересадки ядер эмбриональных клеток с помощью тонкой стеклянной пипетки в лишённые ядра (энуклеированные) яйцеклетки (рис. 4.5.6).

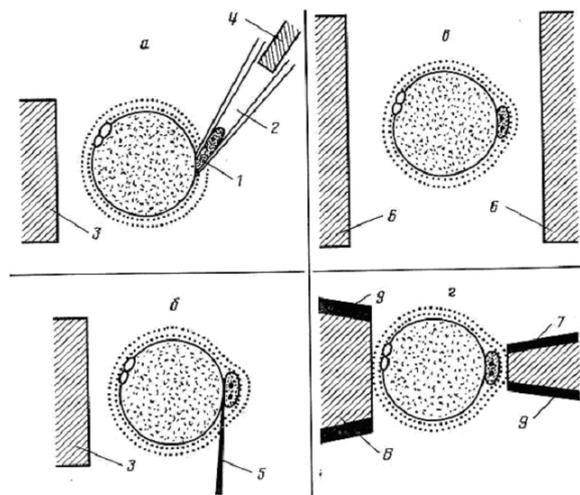


Рис. 4.5.6. Один из примеров пересадки пронуклеоса в яйцеклетку

Они установили, что если брать ядра из клеток зародыша на ранней стадии его развития – бластуле, то примерно в 80 % случаев зародыш благо-

получно развивается дальше и превращается в нормального головастика. Если же развитие зародыша, донора ядра, продвинулось на следующую стадию – гастролу, то лишь менее чем в 20 % случаев оперированные яйцеклетки развивались нормально. Эти результаты позже были подтверждены и в других работах.

Большой вклад в эту область внес английский биолог Гердон. Он первым в опытах с южноафриканскими жабами *Xenopus laevis* (1962) в качестве донора ядер использовал не зародышевые клетки, а уже вполне специализировавшиеся клетки эпителия кишечника плавающего головастика. Ядра яйцеклеток реципиентов он не удалял хирургическим путем, а разрушал ультрафиолетовыми лучами. В большинстве случаев реконструированные яйцеклетки не развивались, но примерно десятая часть их образывала эмбрионы. Из этих эмбрионов 6,5 % достигали стадии бластулы, 2,5 % – стадии головастика и только 1 % развился в половозрелых особей. Однако появление нескольких взрослых особей в таких условиях могло быть связано с тем, что среди клеток эпителия кишечника развивающегося головастика довольно длительное время присутствуют первичные половые клетки, ядра которых могли быть использованы для пересадки. В последующих работах как сам автор, так и многие другие исследователи не смогли подтвердить данные этих первых опытов.

Позже Гердон модифицировал эксперимент. Поскольку большинство реконструированных яйцеклеток (с ядром клетки кишечного эпителия) погибают до завершения стадии гастролы, он попробовал извлечь из них ядра на стадии бластулы и снова пересадить их в новые энуклеированные яйцеклетки (такая процедура называется "серийной пересадкой" в отличие от "первичной пересадки"). Число зародышей с нормальным развитием после этого увеличилось, и они развивались до более поздних стадий по сравнению с зародышами, полученными в результате первичной пересадки ядер.

Затем Гердон вместе с Ласки (1970) стали культивировать *in vitro* (вне организма в питательной среде) клетки почки, легкого и кожи взрослых животных и использовать уже эти клетки в качестве доноров ядер. Примерно 25 % первично реконструированных яйцеклеток развивались до стадии бластулы. При серийных пересадках они развивались до стадии плавающего головастика. Таким образом было показано, что клетки трех разных тканей взрослого позвоночного (*X. laevis*) содержат ядра, которые могут обеспечить развитие по крайней мере до стадии головастика.

В свою очередь, Ди Берардино и Хофнер использовали для трансплантации ядра неделящихся и полностью дифференцированных клеток крови – эритроцитов лягушки *Rana pipiens*. После серийной пересадки таких ядер 10% реконструированных яйцеклеток достигали стадии плавающего головастика. Однако даже с помощью многократных серийных пересадок (более 100 клеточных циклов) реконструированные яйцеклетки дальше стадии головастика не развивались.

Таким образом, во многих работах показано, что в случае амфибий донорами ядер могут быть лишь зародыши на ранних стадиях развития. Неко-

торые авторы называют подобные эксперименты клонированием амфибий, хотя правильнее называть их клонированием эмбрионов амфибий, так как в этом случае размножают бесполом путем не взрослых животных, а зародышей.

Дифференцировка клеток в ходе развития позвоночных сопровождается инактивацией неработающих генов. Поэтому клетки теряют тотипотентность, дифференцировка становится необратимой. В конце концов у одних клеток происходит полное репрессирование генома, у других – в той или иной степени деградирует ДНК, а в некоторых случаях разрушается даже ядро. Однако наряду с дифференцированными клетками культивируемые *in vitro* клеточные популяции содержат малодифференцированные стволовые клетки, которые и могут быть использованы как доноры ядер для клонирования млекопитающих.

Опыты с амфибиями показали, что ядра различных типов клеток одного и того же организма генетически идентичны и в процессе клеточной дифференцировки постепенно теряют способность обеспечивать развитие реконструированных яйцеклеток, однако серийные пересадки ядер и культивирование клеток *in vitro* в какой-то степени увеличивает эту способность.

Успешные опыты с амфибиями заставили ученых задуматься о клонировании эмбрионов млекопитающих, в частности мышей. Мак-Киннел в одной из своих работ отмечал, что все необходимые для этого методы уже существуют, и непонятно, почему мышь до сих пор не клонирована. По его мнению, первыми объектами должны были стать именно мелкие животные, такие как мышь или кролик. Однако предсказание Мак-Киннелла не сбылось, хотя в конце 70-х годов опыты на мышах действительно начались и протекали весьма драматично. К тому времени, заметим, весьма основательно были изучены биология и генетика ранних этапов развития млекопитающих, и в частности мыши как модельного объекта.

Работа методически оказалась довольно трудной, прежде всего потому, что объем яйцеклетки у млекопитающих примерно в тысячу раз меньше, чем у амфибий. Однако эти трудности были успешно преодолены. Экспериментаторы научились микрохирургически удалять пронуклеусы из зигот (оплодотворенных яйцеклеток) мыши и пересаживать в них клеточные ядра ранних эмбрионов. Однако все полученные разными способами зародыши мышей развивались лишь до стадии бластоцисты.

В 1977 г. появилось сенсационное сообщение Хоппе и Илменси о том, что они получили семь взрослых самок мышей, пять из которых имели только материнский, а две – отцовский геном. Это, якобы, зависело от того, какой пронуклеус был оставлен в яйце – женский или мужской, он и определял развитие особи по типу гиногенеза или андрогенеза. Их успех был связан, по описанию авторов, с тем, что, удаляя один пронуклеус, они удваивали число хромосом другого, обрабатывая яйца специальным веществом, затем выращивали полученные диплоидные гомозиготные (с двумя одинаковыми наборами генов) зародыши *in vitro* до стадии бластоцисты и пересаживали в матку самки-реципиента для дальнейшего развития.

Казалось, теперь можно будет быстро получать млекопитающих со 100 %-ной гомозиготностью по всем генам. Это особенно важно в селекции, так как для получения сельскохозяйственных животных, в частности крупного рогатого скота, с закрепленными особо ценными качествами обычными приемами требуются десятки лет работы.

Однако, к сожалению, данные Хоппе и Илменси подтвердить не удалось, хотя многие пытались это сделать. Оказалось, что полученные любым способом диплоидные андрогенетические и гиногенетические зародыши мышей погибают на тех же стадиях, что и диплоидные партеногенетические (развивающиеся из неоплодотворенной яйцеклетки) эмбрионы.

Значительно усовершенствовав методы извлечения ядер и введения их в клетку, Мак-Грат и Солтер провели свою серию экспериментов и сообщили, что высокий выход живых мышей они получили, когда в качестве доноров ядер использовали зиготы, но если донорами были ранние эмбрионы, то реконструированные яйцеклетки, как и прежде, развивались только до стадии бластоцисты.

Метод Мак-Грата и Солтера стал широко использоваться разными экспериментаторами. Так, Манн и Ловел-Бадж выделяли пронуклеусы из яиц, активированных к партеногенезу, и пересаживали их энуклеированные зиготы мышей. В этих случаях эмбрионы погибали на ранних стадиях. Если же наоборот, пронуклеусы получали из оплодотворенных яиц и пересаживали в партеногенетически активированные и лишённые ядра яйца, то такие зародыши развивались нормально до рождения. Сурани с соавторами установили, что если добавить женский пронуклеус из зиготы мыши к гаплоидному набору хромосом яйцеклетки, то нормального развития не происходит, добавление же мужского ядра приводит к нормальному развитию. С другой стороны, рекомбинации мужского и женского пронуклеусов из разных оплодотворенных яйцеклеток мышей обеспечивает нормальное развитие, а комбинация двух мужских или двух женских пронуклеусов останавливает развитие эмбриона.

Эти опыты показали, что для нормального развития млекопитающих требуются два набора хромосом – отцовский и материнский, поэтому ни у одного из известных видов млекопитающих не описан партеногенез. В связи с этим работы Хоппе и Илменси не удалось повторить.

Однако эти исследователи еще дважды будоражили научное сообщество. В 1982 г. они пересадили ядра клеток партеногенетических бластоцист мышей в энуклеированные зиготы. Некоторые из этих реконструированных яйцеклеток нормально развивались, и якобы были получены четыре взрослых самки. В свете сказанного эти результаты весьма маловероятны.

Американские исследователи Стик и Робл, используя методику Мак-Грата и Солтера, получили 6 живых кроликов, пересадив ядра 8 клеточных эмбрионов одной породы в лишённые ядра яйцеклетки кроликов другой породы. Фенотип родившихся полностью соответствовал фенотипу донора.

Однако только 6 из 164 реконструированных яйцеклеток (3,7 %) развились в нормальных животных. Это, конечно, очень низкий выход, практиче-

ски не позволяющий рассчитывать на получение таким методом клона генетически идентичных животных. Ценность этой работы тем не менее в том, что она показала возможность клонирования эмбрионов кроликов.

Работа с реконструированными яйцеклетками крупных домашних животных, коров или овец идет несколько по-другому. Их сначала культивируют не *in vitro*, а *in vivo* – в перевязанном яйцевом овулярии – промежуточного (первого) реципиента. Затем их оттуда вымывают и трансплантируют в матку окончательного (второго) реципиента – коровы или овцы соответственно, где их развитие происходит до рождения детеныша. Уилдсин предложил заключать реконструированные яйцеклетки в агаровый цилиндр, который он затем трансплантировал в перевязанный яйцевод овцы. По данным одних авторов, реконструированные зародыши лучше развиваются в яйцеклетке, чем в культуральной среде, хотя некоторые исследователи получили неплохие результаты и при культивировании.

Американцы Робл и его сотрудники, используя щадящий метод извлечения ядра без прокалывания мембраны яйцеклетки, предложенный Мак-Гратом и Солтером, пересаживали в зиготы так называемые кариопласты – мужской и женский пронуклеусы вместе с окружающей их цитоплазмой, а также ядра 2-, 4- или 8-клеточных эбрионов коровы. Сначала зиготы центрифугировали чтобы освободить пронуклеусы от окружающих их гранул желтка, после чего ядра были хорошо видны под микроскопом, что значительно облегчало их удаление. При помощи манипулятора и заостренной стеклянной микропипетки извлекали один из бластомеров вместе с ядром из ранних зародышей и переносили его в энуклеированную зиготу.

Реконструированные зародыши были заключены в агаровый цилиндр и пересажены в перевязанный яйцевод овцы. Через пять дней культивирования их вымывали, освобождали от агара и исследовали. Реконструированные зародыши в этой работе развивались только в тех случаях, когда в зиготы пересаживали пронуклеусы: 17 % таких зародышей достигли стадии морулы или бластоцисты. Два зародыша были пересажены второму реципиенту – в матку коровы, и развитие их завершилось рождением живых телят. Если в качестве доноров использовали ядра 2-, 4- или 8-клеточных зародышей, то реконструированные яйцеклетки не развивались даже до стадии морулы.

Позже были и более успешные работы. Уилдсин, в частности, сообщил, что ему удалось получить четырех генетически идентичных бычков холстейнской породы в результате пересадки в реципиентные яйцеклетки ядер бластомеров одного 32-клеточного зародыша. Автор утверждал, что большинство ядер сохраняет тотипотентность на 32-клеточной стадии, а значительная их часть даже на 64-клеточной стадии, обеспечивая нормальное развитие реконструированных яйцеклеток до стадии ранней бластоцисты в яйцевом овулярии. После пересадки в матку коров – окончательных реципиентов, как полагает автор, они могут и дальше нормально развиваться.

Бондиоли и соавторы, используя в качестве доноров ядер 16-64-клеточные зародыши коров, трансплантировали 463 реконструированных зародыша в матку синхронизированных реципиентов, и было получено 92 жи-

вых теленка. Семь из них были генетически идентичны, представляя собой клон, полученный в результате пересадки ядер клеток одного донорского эмбриона.

Таким образом, клеточные ядра зародышей крупного рогатого скота достаточно долго сохраняют тотипотентность и могут обеспечить полное развитие реконструированных яйцеклеток. Иначе говоря, методические трудности клонирования зародышей крупного рогатого скота практически решены. Но остается основная задача – найти донорские ядра, обладающие тотипотентностью, для клонирования взрослых животных.

Уиладсин еще в 1986 г. показал, что и у эмбрионов овец на 16-клеточной стадии развития ядра сохраняют тотипотентность. Реконструированные яйцеклетки, содержащие ядра бластомеров 16-клеточных зародышей, развивались нормально до стадии бластоцисты в перевязанном яйцевом овуцели (в агаровом цилиндре), а после освобождения от агара и пересадки в матку овцы – второго реципиента – еще 60 дней. В другом случае донорами служили ядра 8-клеточных зародышей и были получены 3 живых ягненка, фенотип которых соответствовал породе овец – доноров.

В 1989 г. Смит и Уилмут трансплантировали ядра клеток 16-клеточного эмбриона и ранней бластоцисты в лишённые ядра неоплодотворенные яйцеклетки овец. В первом случае было получено два живых ягненка, фенотип которых соответствовал породе овец – доноров ядер. Во втором случае один полностью сформировавшийся ягненок погиб во время родов. Его фенотип также соответствовал породе – донору. Авторы считали, что в ходе дифференцировки эмбриональных клеток происходит инактивация некоторых важных для развития генов, в результате которой ядра бластоцисты уже не могут репрограммироваться в цитоплазме яйцеклетки и обеспечить нормальное развитие реконструированного зародыша. Поэтому, по мнению авторов, в качестве доноров ядер лучше использовать 16-клеточные эмбрионы или культивируемые *in vitro* линии эмбриональных клеток, ядра которых обладают тотипотентностью.

Позднее, в 1993–1995 годах, группа исследователей под руководством Уилмута получила клон овец – 5 идентичных животных, донорами ядер которых была культура эмбриональных клеток. Клеточную культуру получали следующим образом: выделяли микрохирургически эмбриональный диск из 9-дневного овечьего эмбриона (бластоцисты) и культивировали клетки *in vitro* в течение многих пассажей (по крайней мере до 25). Сначала клеточная культура напоминала культуру стволовых недифференцированных эмбриональных клеток, но вскоре, после 2–3-х пассажей, клетки становились уплотненными и морфологически сходными с эпителиальными. Эта линия клеток из 9-дневного зародыша овцы была обозначена как TNT4.

Чтобы донорское ядро и реципиентная цитоплазма находились на сходных стадиях клеточного цикла, останавливали деление культивируемых клеток TNT4 на определенной стадии (G0) и ядра этих клеток пересаживали в энуклеированные яйцеклетки (соответственно на стадии метафазы II). Реконструированные эмбрионы заключали в агар и трансплантировали в пере-

вязанные яйцеводы овец. Через 6 дней эмбрионы вымывали из яйцевода первого реципиента и исследовали под микроскопом. Отбирали те, которые достигли стадии морулы или бластоцисты и пересаживали их в матку овцы – окончательного реципиента, где развитие продолжалось до рождения. Родилось 5 ягнят (самок), из них 2 погибли вскоре после рождения, 3-й в возрасте 10 дней, а 2 оставшихся нормально развивались и достигли 8–9-месячного возраста. Фенотипически все ягнята были сходны с породой овец, от которой получали исходную линию клеток TNT4. Это подтвердил и генетический анализ.

Эта работа, особенно в части культуры эмбриональных клеток, – значительное достижение в клонировании млекопитающих, хотя она и не вызвала столь шумного интереса, как статья того же Уилмута с соавторами, опубликованная в начале 1997 г., где сообщалось, что в результате использования донорского ядра клетки молочной железы овцы было получено клональное животное – овца по кличке Долли ([рис. 4.5.7](#)).



Рис. 4.5.7 .Клонирование овец

Последняя работа методически во многом повторяет предыдущее исследование 1996 г., но в ней ученые использовали не только эмбриональные, но еще и фибробластоподобные клетки (фибробласты – клетки соединительной ткани) плода и клетки молочной железы взрослой овцы. Клетки молочной железы получали от шестилетней овцы породы финн дорсет, находящейся на последнем триместре беременности. Все три типа клеточных культур имели одинаковое число хромосом – 54, как обычно у овец. Эмбриональные клетки использовали в качестве доноров ядер на 7–9-м пассажах культивирования, фибробластоподобные клетки плода – на 4–6-м пассажах и клетки молочной железы – на 3–6-м пассажах. Деление клеток всех трех типов останавливали на стадии G0 и ядра клеток пересаживали в энуклеированные ооциты (яйцеклетки) на стадии метафазы II. Большинство реконструированных эмбрионов сначала культивировали в перевязанном яйцеводе овцы, но

некоторые и *in vitro* – в химически определенной среде. Коэффициент выхода морул или бластоцист при культивировании *in vitro* в одной серии опытов был даже вдвое выше, чем при культивировании в яйцеводе. (Поэтому, видимо, нет необходимости в промежуточном реципиенте и можно обойтись культивированием *in vitro*. Однако для полной уверенности в этом нужны дополнительные данные.)

Выход морул или бластоцист в серии опытов с культурой клеток молочной железы был примерно втрое меньше, чем в двух других сериях, когда в качестве доноров ядер использовали культуру фибробластов плода или эмбриональных клеток. Число живых ягнят в сравнении с числом пересаженных в матку окончательного реципиента морул или бластоцист было также в два раза ниже. В серии опытов с клетками молочной железы из 277 реконструированных яйцеклеток был получен только один живой ягненок, что говорит об очень низкой результативности такого рода экспериментов (0,36 %). Анализ генетических маркеров всех семи родившихся в трех сериях экспериментов живых детенышей показал, что клетки молочной железы были донорами ядер для одного, фибробласты плода – для двух и эмбриональные клетки – четырех ягнят. Овца по кличке Долли развилась из реконструированной яйцеклетки, донором ядра которой была культивируемая клетка молочной железы овцы породы финн дорсет и фенотипически не отличается от овец этой породы, но сильно отличается от овцы-реципиента. Анализ генетических маркеров подтвердил этот результат.

Успех авторов этой работы прежде всего связан с использованием длительных клеточных культур, так как после многих пассажей в культуре клеток могли быть отобраны малодифференцированные стволовые клетки, которые, вероятно, и были использованы как доноры ядер. Большое значение также имел тот факт, что авторы, учитывая результаты своих предыдущих работ, синхронизировали стадии клеточного цикла яйцеклеток реципиентов и клеток доноров.

Если результаты этой последней работы Уилмута с соавторами подтвердятся и будет заметно повышен коэффициент выхода живых животных при использовании в качестве доноров ядер клеток взрослых животных, то это может иметь революционное значение как в биотехнологии животных, так и в племенном животноводстве. Клонирование позволит не только сохранить генотип ценных трансгенных и выдающихся в производственном отношении животных, но и безгранично их размножать.

4.6. Основные направления в физиологии животных и человека

Физиология – наука, способная объяснить человеку, чем занимаются его внутренние органы, пока он живет
Г. Ратнер

Организм как единое целое может существовать только при условии, когда составляющие его органы и ткани функционируют с такой интенсивностью и в таком объеме, которые обеспечивают адекватное уравнивание со средой обитания. По словам И. П. Павлова, живой организм – сложная обособленная система, внутренние силы которой постоянно уравниваются с внешними силами окружающей среды. В основе уравнивания лежат процессы регуляции, управления физиологическими функциями.

Физиология (от греч. φύσις – *природа* и греч. λόγος – *знание*) – наука, изучающая общие и частные закономерности функционирования и регуляции биологических систем разного уровня организации. Физиологию традиционно делят на физиологию растений и физиологию человека и животных.

Первые работы, которые можно отнести к физиологии, были выполнены уже в древности. Однако до XVIII в. физиология развивалась как часть анатомии и медицины. В 1628 г. анатом Уильям Гарвей описал работу сердца и циркуляцию крови в организме, положив начало экспериментальной физиологии.

Нервная система человека и животных долгое время оставалась загадкой для ученых. Она обеспечивает восприятия раздражителей, обработку информации полученной из внешней среды и формулирует своеобразный ответ организма на них. В основе работы этой системы лежит рефлекторный механизм действия.

Учение об условных и безусловных рефлексах И. П. Павлова.

Иван Петрович Павлов ([рис. 4.6.1](#)) родился 26 сентября 1849 г. в Рязани – умер 27 февраля 1936, в г. Ленинграде. Это величайший ученый России, физиолог, создатель науки о высшей нервной деятельности и представлений о процессах регуляции пищеварения; основатель крупнейшей российской физиологической школы; лауреат Нобелевской премии в области медицины и физиологии 1904 г. «За работу по физиологии пищеварения».

Он разработал научный метод, с помощью которого удалось проникнуть в тайны мозга животных и человека. Он создал учение о безусловных и условных рефлексах. Исследования И.П. Павлова в области кровообращения и пищеварения подготовили почву для перехода к физиологическому изучению самой сложной функции организма – психической деятельности.

Предметом непосредственных наблюдений И.П. Павлова была работа слюнных желез у собак ([рис.4.6.2](#)). Известно, что в силу врожденного рефлекторного механизма собака выделяет слюну, когда ей в рот попадет пища; это – натуральный или "безусловный" рефлекс. Опыты Павлова обнаружили, что если, например, всякий раз при кормлении собаки зажигать электриче-

скую лампочку (или давать звонок), то между нервным механизмом зрительного аппарата и рефлекторным механизмом, заведующим выделением слюны, установится определенная связь. В результате повторения подобных опытов уже один вид лампочки сам по себе, без принятия пищи, вызовет слюноотделение. Образуется новая связь, новый путь в нервной системе, "привычка"; это и есть то, что Павлов называет "искусственным" или "условным" рефлексом.

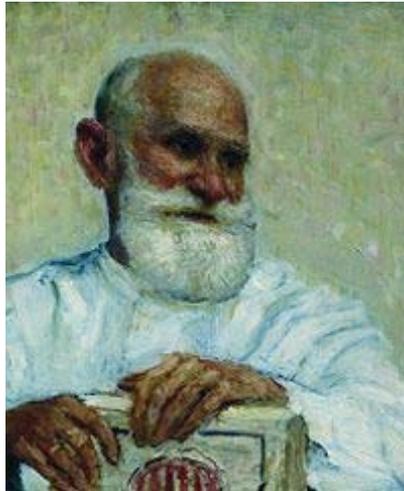


Рис.4.6.1 И. П. Павлов. Портрет работы И. Репина (1924)

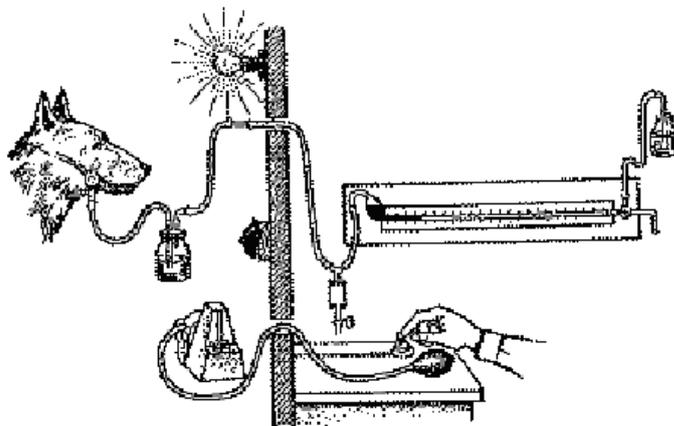


Рис. 4.6.2 Схема исследования слюноотделительных условных рефлексов у собаки

Безусловные рефлексы врожденные, постоянны (инстинкты); условные – непостоянны, временны, приобретены (опыт, привычка). На основе безусловных рефлексов возникают условные связи, определяющие характер индивидуального поведения животного (или человека). Биологическое значение условно-рефлекторной связи огромно; индивидуализируя ответы организма

на внешние раздражения, она бесконечно утончает его ориентировку в окружающем мире.

Созданию новых методов, новых приемов в физиологии Павлов посвятил ряд лет. Им были разработаны специальные операции на органах пищеварительного тракта и введен в практику метод хронического эксперимента, позволивший изучать деятельность пищеварительного аппарата на здоровом животном. В 1879 г. Иван Петрович впервые в истории физиологии произвел операцию, в результате которой получил постоянную фистулу поджелудочной железы. Вокруг одно из двух ее протоков он вырезал небольшой участок кишки, а образовавшиеся в кишке отверстия зашил; вырезанный кусок он вшил в кожную рану так, чтобы сок мог по протоку вытекать наружу. Другой проток железы оставался на месте. По этому протоку сок продолжал изливаться в кишку, и нормальное пищеварение не нарушалось. Через некоторое время рана зажила, и ученый приступил к дальнейшим опытам.

Операция, сделанная Павловым, коренным образом отличалась от тех, которые обычно производились для изучения различных отделов пищеварительного тракта. Впервые появилась возможность изучать на здоровом животном выделение одного из пищеварительных соков в чистом виде (без примеси пищи). Собаки с фистулой поджелудочной железы жили в Павловской лаборатории годами.

Слюна выделяется в полость рта по специальным выводным протокам. Надо было направить не в полость рта, а наружу. Для этого конец протока одной из слюнных желез вместе с небольшим кусочком слизистой оболочки рта Павлов отделил от соседних тканей. Затем через отверстие, проделанное в стенке полости рта, он вывел конец протока наружу и прикрепил его к коже. Уже через несколько дней после операции конец протока, окруженный слизистой оболочкой, хорошо прижился и позволил приступить к опыту.

Работа слюнных желез оказалась очень сложной и разнообразной. С изумительной точностью и постоянством железы отвечают на различные раздражения.

Однако И. П. Павлов не ограничился этими опытами и вместе со своей сотрудницей Шумовой – Симановской сделал своей подопытной собаке, уже имевшей фистулу желудка, еще одну дополнительную операцию: обнажил верхнюю часть пищевода, перерезал его, вывел оба конца наружу и укрепил их по краям раны.

После операции пища, которую съедала собака, вываливалась наружу через отверстие перерезанного пищевода. Собака с фистулой желудка и перерезанным пищеводом несколько часов подряд могла глотать одну и ту же пищу и не насыщаться ею. При таком мнимом кормлении, как и предполагал великий ученый, из фистулы желудка выделялся совершенно чистый желудочный сок, не смешанный ни с пищей, ни со слюной. Таким образом, он смог доказать, что работа желудочных желез подчинена нервной системе и управляется ими. Отпрепарированное животное становилось, по выражению Павлова, «неистощимой фабрикой» желудочного сока. Оно может выделять через фистулу каждый день по 300–400, а иногда и до 700 мл желудочного

сока без вреда для своего здоровья. В станках стояло 10 собак. За 6–7 часов мнимого кормления они давали несколько литров сока, который использовался для лечения людей при некоторых желудочных заболеваниях.

Проведя опыт с мнимым кормлением (наиболее выдающимся опытом в физиологии XIX в., Павлов оставил далеко позади зарубежных ученых. Успех в этом опыте окончательно переключил его на исследование пищеварения.

В то время многие критики Павлова настаивали на том, что мнимое кормление не настоящее. Надо было найти способ собирать чистый желудочный сок в то время, когда пища находится в желудке.

Немецкому физиологу Гейденгайну удалось вырезать небольшой кусок желудка и сделать из него "мешок" с пришитым к коже отверстием. Таким образом, желудок был разделен на две части. В одну, большую, часть по-прежнему через пищевод попадала пища, и затем продолжался дальнейший, нормальный процесс пищеварения, другая, меньшая, часть была полностью отделена от большого желудка и не сообщалась с ним. Такой обособленный, или изолированный, желудок имеет только один выход – через отверстие в брюшной стенке, по которому выделяется наружу чистый желудочный сок. Казалось, что теперь задача полностью решена: малый желудочек отразит работу всего желудка. Собирая из маленького желудка сок и исследуя его состав и свойства, можно подробно проследить за работой большого желудка. Однако опыт не удался. Маленький желудочек работал неправильно. Так, например, опыты с мнимым кормлением всегда сопровождалась большим отделением желудочного сока, а между тем из маленького желудка не выделялось ни одной капли. Павлов предположил, что при его отделении были перерезаны нервные волокна. Надо устранить этот недостаток, говорил Павлов. И тогда маленький изолированный желудок будет точно, как зеркало, отражать работу большого желудка.

Вместе со своим помощником доктором Хижиным Иван Петрович долго и настойчиво разрабатывал новый способ операции. В конце концов, после нескольких неудачных опытов, добился успеха: изолированный желудок был сделан так искусно, что не были повреждены не только кровеносные сосуды, но и нервы. Состав желудочного сока в большой и малой частях оказался одинаков. Теория Павлова целиком и полностью была подтверждена на практике. Это была настоящая научная победа. Теперь никакой критик не мог ни в чем упрекнуть его. К нему пришла всемирная известность, и известность эта была заслуженной.

Опыты на собаках с павловским изолированным желудком показали, что желудочные железы, так же как и слюнные, реагируют на характер поступающей в желудок пищи и, соответственно, меняют, свою работу.

Каждый опыт начинался с кормления животного определенным количеством того или иного продукта, например мяса, хлеба или молока. Оказалось, что переваривающая сила сока, т. е. скорость, с которой он действует на содержащиеся в пище белки, неодинакова при кормлении разными пищевыми продуктами. Желудочные железы, писал Павлов, работают с большой

точностью, давая на пищу всякий раз сколько нужно для данного материала по раз установленной норме (рис. 4.6.3).



Рис. 4.6.3. Собака Павлова, Музей Павлова, 2005

Труды И. П. Павлова получили признание со стороны ученых всего мира. При жизни ему были присвоены почетные звания многочисленных отечественных и иностранных научных учреждений, академий, университетов и различных обществ. В 1935 г. на 15 Международном конгрессе физиологов Иван Петрович был увенчан почетным званием "старейшины физиологов мира". Ни до него ни после ни один биолог не удостоивался такой чести. Опыты И. П. Павлова смогли открыть дорогу для изучения наиболее сложной функции центральной нервной системы человека: высшей нервной деятельности.

Физиология высшей нервной деятельности. Высшая нервная деятельность (ВНД) – это деятельность высших отделов ЦНС, обеспечивающая наиболее совершенное приспособление животных и человека к окружающей среде. К ВНД относится деятельность коры больших полушарий и ближайших подкорковых узлов (подкорковые ядра переднего и промежуточного мозга). По И.П. Павлову, в основе ВНД лежат условные и сложные безусловные рефлексы. В процессе эволюции в поведении начинают доминировать условные рефлексы. Термин «высшая нервная деятельность» введен в науку И.П. Павловым, считавшим его равнозначным понятию «психическая деятельность». В отличие от деятельности коры и ближайших подкорковых узлов работа других отделов нервной системы носит название низшей нервной деятельности и осуществляется по принципу не условных, а безусловных рефлексов. Благодаря высшей нервной деятельности обеспечиваются нормальные взаимодействия организма и внешнего мира. Благодаря низшей нервной деятельности осуществляется регуляция работы внутренних органов и обеспечивается существование организма как единого целого.

Успехи естественных наук уже давно создали предпосылки для раскрытия природы психических явлений. Однако в науке еще долго господствовали религиозно-мистические представления о бесплотной «душе», командующей телом. Поэтому великий французский ученый Рене Декарт (1596–1650), провозгласив принцип рефлекса (дуги Декарта) – отраженного действия как способа деятельности мозга, остановился на половине пути, не

смея распространить его на проявление психической сферы. Такой смелый шаг сделал спустя 200 лет «отец русской физиологии» Иван Михайлович Сеченов (1829–1905).

В 1863 г. И. М. Сеченов опубликовал работу под названием «Рефлексы головного мозга». В ней он привел убедительные доказательства рефлекторной природы психической деятельности, указав, что ни одно впечатление, ни одна мысль не возникают сами по себе, что поводом является действие какой-либо причины – физиологического раздражителя. Он писал, что самые разнообразные переживания, чувства, мысли в итоге ведут, как правило, к каким-то ответным действиям.

По мнению И.М. Сеченова, рефлексы головного мозга включают три звена. Первое, начальное, звено – это возбуждение в органах чувств, вызываемое внешними воздействиями. Второе, центральное, звено – процессы возбуждения и торможения, протекающие в мозге. На их основе возникают психические явления (ощущения, представления, чувства и т. д.). Третье, конечное, звено – движения и действия человека, т. е. его поведение. Все эти звенья взаимосвязаны и обусловлены.

«Рефлексы головного мозга» намного опередили развитие науки во времена Сеченова. Поэтому в некотором отношении его учение оставалось блестящей гипотезой и не было завершено.

Продолжателем идей И.М. Сеченова стал Иван Петрович Павлов. Он разработал научный метод, с помощью которого удалось проникнуть в тайны мозга животных и человека. Он создал учение о безусловных и условных рефлексах. Изучая слюноотделение у собак, И.П. Павлов пришел к гениальному по своей простоте выводу о том, что высшая нервная (психическая) деятельность мозга заключается в установлении новых связей между раздражителями и реакциями, т. е. в образовании новых рефлексов. В этих нервных связях мозга отражаются реальные отношения между событиями окружающей действительности. Открытие элементарного физиологического явления психической работы мозга – условного рефлекса положило начало научному исследованию сложного поведения животных, а также мышления и поступков человека, являющихся предметом изучения физиологии высшей нервной деятельности.

Изучая деятельность сердца, проводя опыты по исследованию работы пищеварительных желез, Иван Петрович неизбежно встречался с воздействием внешних условий, со связью организма с окружающей его средой. Это привело ученого к исследованиям, создавшим новый раздел в физиологии и обессмертившим его имя. Высшая нервная деятельность – вот над изучением чего начал работать Павлов и работал до конца своей жизни.

При изучении работы слюнных желез И. П. Павлов заметил, что собака выделяет слюну не только при виде пищи, но и если услышит шаги человека, несущего ее, или при действии других различных раздражителей, связанных с ее приемом. Рассматривая сущность этого явления, Иван Петрович сумел, опираясь на высказывания Сеченова о рефлекторной природе всех проявлений деятельности головного мозга, понять, что феномен психической секре-

ции дает возможность физиологу объективно изучать так называемую душевную деятельность.

«После настойчивого обдумывания предмета, после нелегкой умственной борьбы я, решил – писал И. П. Павлов, – наконец и перед так называемым психическим возбуждением остаться в роли чистого физиолога, т. е. объективного внешнего наблюдателя и экспериментатора, имеющего дело исключительно с внешними явлениями и их отношениями». При выработке условных рефлексов происходит замыкание связей между нейронами разных областей коры, имеющими разное функциональное значение. Вследствие этого возбуждение клеток коры, ранее безразличное в отношении той или иной деятельности организма, начинает вызывать возбуждение тех корковых нейронов, которые относятся к данной деятельности. Так, световое раздражение, обычно никакого отношения к пищевым рефлексам не имеющее, может быть превращено в агент, вызывающий слюноотделение, если это раздражение несколько раз предшествует кормлению. Таким образом, происходит выработка новых рефлекторных актов – условных рефлексов на раздражения, являющиеся сигналами предстоящего действия агентов.

В течение долгих лет Иван Петрович вместе с многочисленными сотрудниками и учениками разрабатывал учение о высшей нервной деятельности. Шаг за шагом вскрывались тончайшие механизмы корковой деятельности, выяснялись взаимоотношения между корой больших полушарий и нижележащими отделами нервной системы, изучались закономерности протекания процессов возбуждения и торможения в коре. Было установлено, что эти процессы находятся в тесной и неразрывной связи, способны широко иррадиировать, концентрироваться и взаимно действовать друг на друга. На сложном взаимодействии этих двух процессов и основана, по Павлову, вся анализаторная и синтезирующая деятельность коры больших полушарий. Этими представлениями была создана физиологическая основа для изучения деятельности органов чувств, которое до Павлова было построено в основном на субъективном методе исследования.

Глубокое проникновение в динамику корковых процессов позволило Ивану Петровичу показать, что в основе явлений сна и гипноза лежит процесс внутреннего торможения, широко иррадиировавший по коре мозга и спустившийся в подкорковые образования.

Подробные исследования спящих людей показали, что сон – циклическое явление. Обычный восьмичасовой сон состоит из 4–5 циклов, закономерно сменяющих друг друга. Каждый цикл включает в себя две фазы: фазу медленного и фазу быстрого сна. Сразу после засыпания развивается медленный сон. Он характеризуется урежением дыхания, пульса, расслаблением мышц. Через 1–1,5 часа медленный сон постепенно сменяется быстрым, который длится 10–15 минут. Затем начинается новый цикл медленного сна. Эти наблюдения легли в основу работ Павлова о сне и гипнозе и послужили средством формирования и изучения «экспериментальных неврозов».

Исследование условных рефлексов, вырабатываемых на раздражение рецепторов различных органов, позволило изучить все функции организма в

их зависимости от деятельности коры мозга при самых разнообразных условиях жизни организма. Исследование формирования условных рефлексов, происходящего на глазах экспериментатора, позволило также по-новому осветить вопрос о механизме рефлекторной деятельности.

Безусловные рефлексы хотя и являются врожденными, однако некоторые постоянно повторяющиеся и биологически для данного вида наиболее важные условные рефлексы могут при определенных условиях наследственно закрепляться и переходить, в конце концов, также в безусловные рефлексы. При исследовании условных рефлексов было установлено, что особи одного вида могут различаться по типу нервной системы. Тип нервной системы, в определенной мере отражая свойства, приобретаемые по наследству, в то же время складывается и под влиянием условий жизни особи. Воспитывая, например, разных щенков одного помета в различных условиях, исследователи наблюдали изменение типа нервной системы. Было доказано, что эти изменения определяются влиянием факторов внешней среды.

С представлением об аналитической и синтетической деятельности коры мозга Павлов представлял всю кору полушарий как совокупность анализаторов. Анализаторы являются целостными структурными и функциональными образованиями, включающими в себя периферический (воспринимающий отдел (рецепторы), проводниковый отдел (центростремительные нервные волокна и все образования центральной нервной системы, передающие возбуждение от рецепторов в кору головного мозга) и корковый отдел, осуществляющий высший анализ и синтез всех воспринимаемых организмом раздражений. В этом представлении деятельность рецепторов рассматривается в единстве с деятельностью центральной нервной системы. Павлов различал зрительный, слуховой, вкусовой, обонятельный, кожный, двигательный и внутренний анализаторы. В результате деятельности анализаторов отдельные раздражители, исходящие из внешней среды, и их комплексы могут вступать в связь с любыми формами жизнедеятельности организма. Все «произвольные» движения представляют собой результат деятельности двигательного анализатора, который функционирует на основе врожденных рефлексов, вызываемых раздражением этих рецепторов, а также рефлексов, выработанных на раздражение зрительных, слуховых и других рецепторов. Собрав огромный материал, характеризующий нервную деятельность животных, Павлов распространил принципы рефлекторной теории на человека.

Изучая качественные отличия высшей нервной деятельности человека по сравнению с животными, он выдвинул учение о двух сигнальных системах действительности: первой (общей у человека и животных), воспринимающей непосредственное воздействие, сигналы внешней среды, и второй (свойственной только человеку) – речевой системе. Слова, по мнению Павлова, это как бы сигналы сигналов. В своих представлениях о второй сигнальной системе он рассматривал реакции на слова, слышимые, видимые (читаемые) и произносимые, как результат выработки особых условных рефлексов.

Учение о доминанте. Еще одной особенностью функционирования центральной нервной системы является формирование доминирующего очага – доминанты. Доминанта – устойчивый очаг повышенной возбудимости нервных центров, при котором возбуждения, приходящие в центр, служат усилению возбуждения в очаге, тогда как в остальной части нервной системы широко наблюдаются явления торможения. Понятие введено российским физиологом Алексеем Алексеевичем Ухтомским, который разрабатывал учение о доминанте с 1911 г., основываясь на работах Н. Е. Введенского и других физиологов; при этом первые наблюдения, указывающие на идею доминанты, были сделаны за несколько лет до этого.

Самое первое наблюдение, которое легло в основу понятия доминанты, было сделано Ухтомским в 1904 г. Подготавливая демонстрационный опыт для лекции своего учителя, Ухтомский заметил, что у собаки в период подготовки к акту дефекации (опорожнения кишечника) электрическое раздражение двигательных точек коры головного мозга начинает тормозить движение конечностей и, напротив, усиливает возбуждение в центрах дефекации, заложенных в поясничных сегментах спинного мозга. Как только дефекация завершилась, электрическое возбуждение двигательных точек коры головного мозга начало вызывать обычное движение конечностей. Это случайное наблюдение привлекло внимание Ухтомского, который попытался найти объяснение подобному явлению. Серия аналогичных опытов подтвердила мнение исследователя о том, что существует некая закономерность, объясняющая ряд законов деятельности центральной нервной системы, выделенная, описанная и названная Ухтомским доминантой. Однако Ухтомский не обнаружил сведений о доминанте в течение более чем десятилетия, вплоть до 1922 г., когда он выступил с докладом о доминанте. В 1923 г. он публикует работу «Доминанта как рабочий принцип нервных центров»; затем принцип доминанты обсуждается им во многих других, более поздних, работах. Слово «доминанта» Ухтомский заимствовал из книги Рихарда Авенариуса «Критика чистого опыта».

В настоящее время оно вошло в повседневный клинический обиход. В психологии доминанта принята как физиологическая основа и предпосылка поведения. Под доминантой Ухтомский понимал временно господствующий в центральной нервной системе рефлекс или рефлекторное поведение. Господствующий в центральной нервной системе очаг возбуждения преобразует и изменяет работу прочих рефлекторных аппаратов в целом. Так, например, если в организме в данный момент осуществляется рефлекторный акт, связанный с приемом пищи, то он перестает реагировать на те раздражители, которые в других условиях вызывали бы у него защитные рефлексы. То же самое можно сказать и в отношении защитного рефлекса, полового рефлекса и т. д., когда при осуществлении одних рефлекторных движений исключается возможность выполнения других.

Введение методов электроэнцефалографии. Как уже было описано, в своих опытах А. А. Ухтомский использовал регистрацию электрической ак-

тивности головного мозга. Этот метод получил название электроэнцефалографии (рис. 4.6.4)



Рис. 4.6.4. Электроэнцефалография

Электроэнцефалография (ЭЭГ) (электро- + греч. *enkephalos* – головной мозг + греч. *grapho* – писать, изображать) – раздел электрофизиологии, изучающий закономерности суммарной электрической активности мозга, отводимой с поверхности кожи головы, а также метод записи таких потенциалов.

Электроэнцефалография дает возможность качественного и количественного анализа функционального состояния головного мозга и его реакций при действии раздражителей. Запись ЭЭГ широко применяется в диагностической и лечебной работе (особенно часто при эпилепсии), в анестезиологии, а также при изучении деятельности мозга, связанной с реализацией таких функций, как восприятие, память, адаптация и т. д.

Начало изучению электрических процессов мозга было положено Д. Реймоном (Du Bois Reymond) в 1849 г., который показал, что мозг, также как нерв и мышца, обладает электрогенными свойствами.

24 августа 1875 г. английский врач Ричард Кэтон (*R. Caton*) сделал доклад на заседании Британской медицинской ассоциации. В этом докладе он представил научному сообществу свои данные по регистрации от мозга кроликов и обезьян слабых токов. В том же году независимо от Кэтона русский физиолог В. Я. Данилевский в докторской диссертации изложил данные, полученные при изучении электрической активности мозга у собак. В своей работе он отметил наличие спонтанных потенциалов, а также изменения, вызываемые различными стимулами.

В 1882 г. И.М. Сеченов опубликовал работу «Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки», в которой впервые был установлен факт наличия ритмической электрической активности мозга. В 1884 г. Н. Е. Введенский для изучения работы нервных центров применил телефонический метод регистрации, прослушивая в телефон активность продолговатого мозга лягушки и коры больших полушарий кролика. Введенский подтвердил ос-

новные наблюдения Сеченова и показал, что спонтанную ритмическую активность можно обнаружить и в коре больших полушарий млекопитающих.

Начало электроэнцефалографическим исследованиям положил В. В. Правдич – Неминский, опубликовав в 1913 г. первую электроэнцефалограмму, записанную с мозга собаки. В своих исследованиях он использовал струнный гальванометр. Также Правдич – Неминский вводит термин электроцереброграмма.

Первая запись ЭЭГ человека получена австрийским психиатром Гансом Бергером. Он же предложил запись биотоков мозга называть «электроэнцефалограмма». Работы Бергера, а также сам метод энцефалографии получили широкое признание лишь после того как в мае 1934 г. Эдриан (Adrian) и Мэттьюс (Matthews) впервые убедительно продемонстрировали «ритм Бергера» на собрании Физиологического общества в Кембридже.

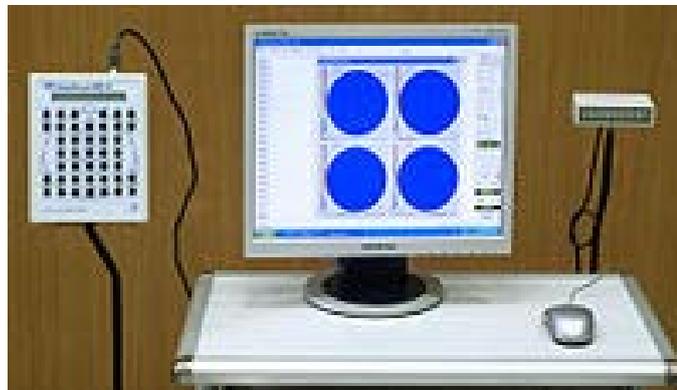


Рис. 4.6.5. Электроэнцефалограф «Нейровизор-БММ 40» производства ЗАО «НПФ "Биосс"» (Россия)

Регистрация ЭЭГ производится специальными электродами (наиболее распространенные мостиковые, чашечковые и игольчатые) (рис. 4.6.5). В настоящее время чаще всего используется расположение электродов по международным системам «10–20 %» или «10–10 %». Каждый электрод подключен к усилителю. Для записи ЭЭГ может использоваться бумажная лента или сигнал может преобразовываться с помощью АЦП и записываться в файл на компьютер. Наиболее распространена запись с частотой дискретизации 250 Гц. Запись потенциалов с каждого электрода осуществляется относительно нулевого потенциала референта, за который принимается мочка уха или кончик носа. В настоящее время получает все большее распространение перерасчет потенциала относительно взвешенного среднего референта, за который принимаются все каналы с определенными весовыми коэффициентами (*Lemos, Hjorth*). При таком расчете возможные артефакты локализуются, а влияние соседних отведений друг на друга уменьшается.

Главные результаты изучения физиологии вегетативной нервной системы, пищеварения, кровообращения и сердца, органов чувств, выделения, нервов и мышц

Отец медицины Гиппократ (460–377 гг. до н. э.) представлял организм человека как некое единство жидких сред и психического склада личности, подчеркивал связь человека со средой обитания и то, что движение является основной формой данной связи. Это определяло его подход к комплексному лечению больного. Аналогичный в принципе подход был характерен для врачей древнего Китая, Индии, Ближнего Востока и Европы.

В Средние века господствовали далекие от реалий представления, основанные на постулатах римского анатома Галена, и засилие церкви определило неопределимую преграду между телом и душой.

Эпоха Возрождения (XVI–XVII вв.) с ее возросшими потребностями общественного производства пробудила к жизни науку и культуру, а несомненные успехи физики и химии, обращение к ним врачей определили стремление объяснить деятельность организма человека на основе происходящих в нем химических (ятрохимия) и физических (ятрофизика) процессов. Однако уровень знаний наук того времени, конечно же, не мог составить сколько-нибудь полное и адекватное представление о физиологических функциях.

Вместе с тем изобретение микроскопа и углубление знаний о микроскопическом строении тканей животных побуждает к исследованию функционального назначения открываемых структур. Успехи химии и изучения кругооборота веществ в природе направляют интересы человека к судьбе поступающих в его организм веществ, что становится предметом исследовательского интереса. Совершенствование точных наук, естествознания в целом и философии определяет обращение человеческой мысли к механизмам движения. Так, Р. Декарт (1596–1650) формулирует рефлекторный принцип организации движений, в основе которого лежит побуждающий их стимул.

Особое место в науке о человеке сыграло открытие английским врачом В. Гарвеем (1578–1657) кровообращения. Обладая обширными анатомическими знаниями, В. Гарвей проводил экспериментальные исследования на животных и наблюдения на людях, основал физиологию как науку, основным методом которой является эксперимент. Официальной датой возникновения физиологии человека и животных как науки принят 1628 г. – год выхода в свет трактата В. Гарвея «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных». Это произведение послужило стимулом к изучению деятельности организма в экспериментах на животных как основного объективного источника знаний.

В XVII в. выполняется ряд исследований по физиологии мышц, дыхания, обмена веществ. В Европе в XVIII в. возникает учение о «животном электричестве» (Л. Гальвани, 1737–1798), переросшее в один из ведущих разделов современной науки – электрофизиологию. Получает дальнейшее развитие принцип рефлекторной деятельности (И. Прокхаска, 1749–1820). Вносится много ценного в понимание деятельности систем кровообращения

(С. Хелс, 1667–1761), дыхания (Д. Пристли, 1733–1804), обмена веществ (А. Лавуазье, 1743–1794).

В этот период открывается Российская академия наук (1724), где Д. Бернулли выполнил первые в России экспериментальные исследования движения крови по кровеносным сосудам. В России солидные физиологические открытия сделаны М. В. Ломоносовым (1711–1765).

XIX в. – период расцвета аналитической физиологии, когда были сделаны выдающиеся открытия практически по всем физиологическим системам. Это происходило одновременно с бурным ростом естествознания, обретением фундаментальных знаний о природе: открытие закона сохранения энергии, клеточного строения организмов, формирование основ учения об эволюции жизни на Земле. Особое значение в развитии физиологии сыграли новые методические подходы и изобретения выдающихся физиологов той поры, о чем сказано в предыдущем разделе. Все это определило в середине XIX в. выделение физиологии в самостоятельную науку. В университетах России, Англии создаются физиологические лаборатории, интенсифицируются физиологические исследования в Европе.

Во второй половине XIX–начале XX в. физиология в России становится одной из передовых в мировой науке, в чем выдающуюся роль сыграли столичные школы И. М. Сеченова, И. П. Павлова, известные школы Казани, Киева, Одессы, Томска, Екатеринбурга. Российская наука при всей ее самобытности, методологической оригинальности поддерживала теснейшие творческие связи с ведущими физиологическими школами Западной Европы, а затем и Америки.

XX в. – период интеграции и специализации наук не обошел величайшими открытиями и физиологию. В 40–50-х годах утверждается мембранная теория биоэлектрических потенциалов (А. Л. Ходжкин, Э. Ф. Хаксли, Б. Катц). Роль этой теории в установлении ионных механизмов возбуждения нейронов в 1963 г. отмечается Нобелевской премией (Д. К. Экклс, Э. Ф. Хаксли, А. Л. Ходжкин). Делаются принципиальные открытия в области цитофизиологии и цитохимии.

Конец XIX и начало XX в. – период определяющих успехов в области физиологии нервов и мышц как возбудимых тканей (Дюбуа – Реймон, Э. Ф. Пфлюгер, П. Г. Гейденгайн, Ю. Бернштейн, Г. Л. Гельмгольц). В России особенно заметные исследования в этом разделе науки выполняются Н. Е. Введенским, В. Я. Данилевским (1852–1939), В. Ю. Чаговцем (1873–1941). За открытия теплообразования в мышцах А. В. Хиллу (1886–1977) и О. Ф. Мейергофу (1884–1951) присуждается Нобелевская премия. Достижением XX века, отмеченным Нобелевской премией 1936 г., явилось открытие химического механизма передачи нервного импульса в синапсах О. Леви (1873–1961) и Г. Х. Дейлом (1875–1968). Развитие этого направления в трудах У. Эйлера, Д. Аксельрода и Б. Катца было отмечено Нобелевской премией в 1970 г. А. Д. Эрлангер и Г. Гассер были отмечены в 1944 г. той же премией за успехи в изучении проведения импульсов по нервным волокнам. В решение проблемы возбуждения нервов и мышц в этот период существенный вклад вно-

сят и советские физиологи – А. А. Ухтомский, А. Ф. Самойлов (1867–1930), Д. С. Воронцов (1886–1965).

XIX и XX вв. ознаменованы многими значительными успехами в изучении функций мозга.

Физиология висцеральных органов в истории науки занимает весьма заметное место со времени возникновения физиологии до наших дней. XIX и XX в. ознаменованы крупными открытиями по механизмам регуляции деятельности сердца и кровеносных сосудов: К. Людвиг (1816–1895), И. Ф. Цион (1842–1912), К. Бернар (1813–1878), Ф. В. Овсянников (1827–1906), В. Эйнтховеи (1860–1927), Э. Г. Стерлинг (1866–1927) и др.

За исследования капиллярного кровообращения в 1920 г. Нобелевской премии был удостоен А. Крог (1874–1949). В советское время крупный научный вклад в физиологию сердечно-сосудистой системы внесли В. В. Парин (1903–1971), В. Н. Черниговский, А. М. Чернух и др.

Богат XX в. успехами в области физиологии дыхания, особенно его регуляции (Н. А. Миславский, К. Гейманс, Д. С. Холдейн). За работы в этой области К. Гейманс получил Нобелевскую премию в 1939 г. Крупные открытия были сделаны по биохимии газообмена и клеточного дыхания (А. Крог, Д. Баркрофт), а О. Г. Варбург (1883–1970) за открытие ферментативного механизма клеточного дыхания была присуждена Нобелевская премия в 1931 г. Велик вклад в физиологию дыхательного центра М. В. Сергиевского (1898–1982).

Физиологией пищеварения в разное время занимались выдающиеся физиологи Европы и Америки (К. Людвиг, К. Бернар, Р. Геденгайн, Э. Старлинг и др.), но «пересоздал физиологию пищеварения» (так сказано в дипломе Нобелевского лауреата 1904 г.) И. П. Павлов – первый среди физиологов мира и первый российский ученый, удостоенный этого высокого звания. Внутриклеточному пищеварению были посвящены работы еще одного Нобелевского лауреата – И. И. Мечникова (1845–1916). В лаборатории И. П. Павлова работали Е. С. Лондон, И. П. Разенков, Г. В. Фольборг, Б. П. Бабкин и др., которые продолжили славные традиции первооткрывателей в области физиологии пищеварения. Выдающуюся роль в этой области науки сыграл А. М. Уголев (1926–1992), которому принадлежат честь открытия мембранного кишечного пищеварения и определение его места в пищеварительном конвейере, современные концепции эндокринной деятельности желудочно-кишечного тракта, эволюции секреторных процессов, теория адекватного питания и другие оригинальные теории и гипотезы в физиологии.

В физиологии висцеральных систем формировались основные концепции функциональной организации автономной (вегетативной) нервной системы.

XX в. богат открытиями в области изучения деятельности эндокринных желез. В 1923 г. Нобелевская премия присуждена Ф. Г. Бантингу, Д. Маклеоду и Ч. Г. Бесту за работы по инсулину. Этой премии в 1947 г. удостоен Б. А. Усай за открытия в области физиологии гипофиза. Работы по изучению функции этой железы были отмечены и в 1977 г. – Р. Гиймен, Э. В. Шалли и

Р. С. Ялоу. В 1950 г. Нобелевской премии за исследование функции надпочечников удостоены Ф. Ш. Хенч, Э. К. Кендалл и Т. Рейхштейн.

В 1971 г. Нобелевским лауреатом стал Э. У. Сазерленд, который открыл роль АМФ в регуляции обмена веществ, показал его значение как посредника в гормональном воздействии на обмен веществ.

Отечественным физиологам принадлежит приоритет в создании искусственного сердца (А. А. Брюхоненко), записи ЭЭГ (В. В. Правдич – Неминский), создании таких важных и новых направлений в науке, как космическая физиология, физиология труда, физиология спорта, исследования физиологических механизмов адаптации, регуляции механизмов реализации многих физиологических функций. Эти и многие другие исследования имеют первостепенное значение для медицины.

Эндокринология. Еще одной системой контролирующей работу всех внутренних органов является система эндокринных желез. Вещества, образующиеся в этих железах, выделяются в кровоток и воздействуют на органы или клетки мишени, изменяя их функцию. В 1902 г. два английских физиолога – Эрнест Генри Старлинг и Уильям Мэддок Бэйлисс обнаружили, что если уничтожить все нервные окончания, ведущие к поджелудочной железе, то она все равно будет выполнять свою функцию. Железа начинает производить пищеварительные соки, как только в кишечный тракт поступает кислотное содержимое желудка. Выяснилось, что внутренняя оболочка тонкого кишечника под влиянием желудочной кислоты выделяет вещество, названное Старлингом и Бэйлиссом секретин.

Два года спустя Старлинг предложил называть все вещества, выбрасываемые в кровоток эндокринной железой, гормонами (от греческого слова, означающего «вызывающий активность»). Гормоны служат для побуждения к деятельности того или иного органа.

Гормональная теория зарекомендовала себя исключительно полезной, поскольку вскоре было обнаружено множество гормонов, поступающих в кровоток в следовых (крайне малых) количествах, которые поддерживают жизненно важный баланс химических компонентов тела либо приносят хорошо контролируемые изменения там, где они необходимы. Японско-американский химик Йокихи Така-мини в 1901 г. выделил из адреналиновой железы вещество, которое сейчас называется эпинефрин (коммерческое наименование – адреналин). Именно адреналин стал первым выделенным, с известной структурой и применяемым гормоном.

Обмен веществ в организме является гормоноконтролируемым. Магнус-Леви в свое время показал взаимосвязь между изменениями в обмене веществ и заболеванием щитовидной железы. Американский биохимик Эдуард Кальвин Кендалл в 1916 г. выделил из щитовидной железы вещество, названное им тироксин. Выяснилось, что производство этого гормона в небольших количествах контролирует общий обмен веществ.

Наиболее показательный результат работы гормонов – взаимосвязь их содержания с заболеванием диабетом. Нарушения здесь касаются процесса усвоения глюкозы для высвобождения энергии, в результате чего происходит

резкое повышение содержания сахара в крови. В результате тело освобождается от избытка сахара через мочу, и присутствие сахара в моче является симптомом приближающегося диабета. До XX в. заболевание неизменно приводило к смерти.

В 1893 г. у немецких физиологов Йозефа фон Меринга (1849–1908) и Оскара Минковского (1858–1931) возникло подозрение, что диабет каким-то образом связан с деятельностью поджелудочной железы. При удалении поджелудочной железы у подопытных животных в проведенных учеными опытах диабет развивался стремительно. На основании гормональной теории Старлинга и Бэйлисса было логичным предположить, что поджелудочная железа производит гормон, контролирующий процесс разложения сахара.

Попытки выделить гормон из поджелудочной железы, как Кендалл изолировал тироксин из щитовидной железы, провалились. Конечно, главной функцией поджелудочной железы является производство желудочных соков – таким образом, чтобы в них было большое содержание протеинрасщепляющих энзимов. Если гормон сам по себе является протеином (что было доказано позднее), он разрушится в процессе экстракции.

В 1920 г. канадский физик Фредерик Грант Бантинг (1891–1941) провел опыт с перевязыванием поджелудочной железы у животных. Сама железа при этом не удалялась.

Аппарат пищеварительных соков при этом дегенерирует, поскольку пищеварительные соки не поставляются; однако порции, которыми гормон выбрасывается в кровь, надеялся Бантинг, останутся эффективными. В 1921 г. он со своим ассистентом Чарлзом Гербертом Вестом проверил свое предположение на практике. Ему удалось выделить гормон инсулин. Использование инсулина позволило контролировать развитие диабета, и хотя диабет неизлечим и больным приходится всю жизнь проходить лечение, но жизнь их удается спасти и сделать вполне нормальной.

Впоследствии были выделены и другие гормоны. Половые гормоны (контролирующие развитие вторичных половых признаков в подростковом возрасте и полового цикла у женщин) из яичников и яичек выделил немецкий химик Адольф Фридрих Йоханнес Бутенандт в 1929 г.

Кендалл, первооткрыватель тироксина, а также польский химик Тадеуш Рейхштейн выделили целое семейство гормонов-кортикоидов из открытых порций (или кортекса) адреналиновых желез. В 1948 г. сотрудник Кендалла Филип Шоултер Хенч показал, что один из кортикоидов – кортизон – дает положительное влияние на излечение ревматоидного артрита.

Гипофиз – небольшая структура у основания черепа – в 1924 г. был исследован аргентинским физиологом Бернардо Альберто Хуссеем. Он показал, что гипофиз имеет связь с процессом утилизации сахаров. Позже выяснилось, что у гипофиза есть и другие крайне важные функции. Китайско-американский биохимик Чао Хао Ли в 1930-х годах выделил из гипофиза ряд различных гормонов. Один из них – «гормон роста», контролирующий процесс роста. Когда гормон выделяется в избыточных количествах, рост получается гигантским, когда в недостаточных – наблюдается карликовость.

Группы крови. Кровь – жидкая среда организма – привлекала внимание многих ученых. Любопытно, что первые документированные переливания крови проводились ещё в XVII в., но представляли собой скорее медицинские казусы. К примеру, французский врач того времени Жан-Батист Дени переливал кровь ягнят и телят буйным умалишённым в надежде, что она своей «мягкостью и свежестью успокоит сердце и кипение крови» больных. Этот метод был запрещён решением французского суда после того, как в результате очередной подобной процедуры один из пациентов умер.

Переливания крови человеку от человека появились на регулярной основе в начале XIX в. в Англии. Остались воспоминания одной из первых пациенток, потерявшей много крови при родах и получившей затем четверть литра донорской крови. По её словам, она ощутила, «будто сама жизнь проникает в её организм».

Со временем, однако, выяснилось, что и переливание крови от одного человека другому вовсе не всегда проходит успешно. Необходимо, чтобы кровь донора «прижилась» в организме того, кому эту кровь вливают (реципиента), оказалась с ней совместимой.

Австрийский врач Карл Ландштейнер (1868–1943) нашел ключик к успеху. В 1900 г. венский бактериолог К. Ландштейнер, лауреат Нобелевской премии, сделал открытие о том, что кровь различных людей разделяется по признаку групповой принадлежности (система групп крови АВ0), этот факт был подтвержден в 1901 г. рядом исследователей, причем ценность данного нового лечебного метода была убедительно продемонстрирована и применена в медицинской практике для спасения жизни тяжелобольных. Не случайно, что именно день рождения К. Ландштейнера – 14 июня впоследствии был выбран Всемирным днем донора крови (Международная федерация обществ Красного Креста и красного Полумесяца, Международная федерация организаций доноров крови и Международное общество по переливанию крови, Всемирная организация здравоохранения).

Ландштейнер открыл три группы крови; в 1907 г. Лански и в 1910 г. Масс – выделили IV группу. В 1907 г. Хектон, исследуя агглютинацию в процессе трансфузии, указал на несовместимость групп крови как на истинную причину тяжелых осложнений. В том же году Гриэль впервые использует в практике учение об изоагглютинационных свойствах крови. В 1909 г. он сообщил о 61 успешном переливании крови. Вслед за Гриэлем принцип подбора доноров, используемый и другими американскими хирургами, стал основываться на изоагглютинационных свойствах крови (Оттенберг, 1908; Борнхейм, 1912).

Теперь следовало доказать, что в определенных комбинациях переливание крови может быть безопасным; в других привнесенные с донорской кровью красные кровяные тельца будут свертываться с последующим фатальным результатом. Переливание крови, основанное на тщательном изучении групп крови как донора, так и акцептора, стало неотъемлемой частью практической медицины.

Позже было открыто, что все группы крови наследуются в соответствии с законами Менделя, и теперь на этом основан тест на отцовство. Так, оба родителя, если они имеют кровь группы А, не могут зачать ребенка с кровью группы В, и такой ребенок либо был подменен после рождения, либо его отец кто-то другой.

Группы крови имеют также отношение к застарелой дискуссии о расах. Ни одна раса не может считаться превосходящей, если у каждой имеются в наборе все группы.

Частота встречаемости групп крови может помочь проследить исторические и прочие миграции населения. К примеру, процент крови группы В наиболее высок среди населения Центральной Азии и снижается как на Восток, так и на Запад. То, что эта группа крови встречается и в Европе, объясняется периодическими нашествиями кочевников.

Реакция организма на чужеродный белок. Надо сказать, что, как правило, разного рода антитела вырабатываются в организме в результате контакта с какими-то чужеродными агентами. Процесс этот называется иммунизацией, и именно он защищает нас от инфекций. Кровь – носитель антител, поэтому может считаться главным противником инфекции. (Трудно поверить, что век назад врачи полагали, будто лучший способ помочь больному – пустить ему кровь.)

Использование крови против микроорганизмов началось после опубликования работ двух ассистентов Коха – немецких бактериологов Эмиля Адольфа фон Беринга и Пауля Эрлиха. Фон Беринг обнаружил, что можно делать инъекции животным определенной бактерией, заставив организм вырабатывать против нее антитела, которые будут концентрироваться в жидкой составляющей крови (кровяной сыворотке). Если сыворотку затем взять от подопытного животного, то можно сделать «прививку» другому животному, у которого появится иммунитет к данной болезни.

Фон Берингу также пришла идея попытаться делать прививку сывороткой детям, больным дифтерией – смертельной болезнью, свирепствовавшей в те годы. Давно было установлено на практике, что если ребенок выживал в борьбе с заболеванием, то он получал на всю жизнь иммунитет. Но зачем было подвергать детей риску и выжидать, когда организм сам выработает антитела? Почему не взять антитела, выработанные организмом животного, и не сделать инъекцию этой сывороткой ребенку? Такие прививки хорошо себя зарекомендовали во время эпидемии дифтерии 1892 г.

Эрлих, работая вместе с фон Берингом, выработал точные дозы и методику прививки. После успешного дуэта между ними произошла размолвка, и впоследствии Эрлих работал один. Именно его можно назвать основателем серологии – науки о методике применения сыворотки крови. (Где дело касается установления иммунитета, эта отрасль науки именуется иммунологией.)

Бельгийский бактериолог Жюль Борде (1870—1961) стал еще одним выдающимся специалистом в серологии. В 1898 г., работая в Париже с Мечниковым, он открыл, что, если нагревать сыворотку крови до 55°C, антитела остаются неповрежденными, поскольку комбинируются с определенными

химическими веществами (антигенами), в то время как бактерицидная способность сыворотки уничтожается. Видимо, для бактерицидной работы сыворотки крови необходим какой-то компонент.

В 1901 г. Борде доказал, что этот компонент утилизируется при реакции антител с антигеном. Этот процесс назван был биологической комплиментарной фиксацией, и его до сих пор используют в диагностике сифилиса. Методику разработал в 1906 г. немецкий бактериолог Август фон Вассерман (1866–1925), поэтому она сейчас называется реакцией Вассермана. При этой реакции кровяная сыворотка реагирует с определенными антигенами. Если в сыворотке данного пациента присутствуют антитела к бактериям сифилиса, задействуется комплиментарная фиксация. Потеря комплиментарности свидетельствует о заражении сифилисом. Если комплиментарность не потеряна, реакция не состоялась, значит, сифилиса нет.

Механизм создания иммунитета не всегда утилизируется благоприятно. Организм может развить способность производить антитела против любого чужеродного протеина, даже против такого, который кажется безвредным. Когда организм так «настроен», он реагирует на протеин весьма «неуютным» для самочувствия образом: набухшая слизистая оболочка, насморк, кашель, слезящиеся глаза, судорожное сжимание бронхиол вплоть до астмы. В таких случаях говорят об аллергии.

Весьма распространенной является аллергия на пищевой компонент, и тогда у больного начинается жжение, зуд и покраснение кожи. Массовое проявление имеет аллергия на цветочную пыльцу, на цветочные запахи – например, ошибочно названная сенная лихорадка. Поскольку антитела формируются против протеинов других человеческих особей, следует вывод: каждый человек – это химическая индивидуальность. Поэтому не стоит пересаживать ни кожу, ни любой орган от одного человека другому. Это аналогично проблемам с переливанием крови, поскольку организм после пересадки начинает продуцировать антитела против пересаженного агента. Дело осложняется тем, что разделить органы и кожу на типы и группы не удастся.

Биологи научились сохранять некоторое время живые донорские органы, но им не удается справиться с указанной проблемой. Сердце, удаленное у подопытного животного, остается работающим, и еще в 1880 г. английский врач Сидней Рингер (1834–1910) разработал физиологический раствор, содержащий различные неорганические соли в пропорциях, аналогичных пропорциям крови. Этот раствор позволяет сохранять органы живыми.

Работу по разработке и использованию физиологических растворов для хранения живых органов довел до совершенства американский хирург Алексис Каррель (1873–1944). Ему удавалось в течение 20 лет сохранять сердце куриного эмбриона живым и даже растущим.

Итак, если бы не антитела, то трансплантация органов была бы делом решенным. Но даже при всем том сейчас успешно и массовым образом производится трансплантация роговицы глаза; в 1960-х годах было сделано несколько успешных трансплантаций почек.

В 1949 г. австралийский врач Фрэнк Макфарлан Вернет (1899–1985) предположил, что способность организма формировать антитела против чужеродных протеинов не является врожденной, а может приобретаться в течение жизни, однако приобретение этой способности может произойти на первых порах после рождения.

В 1961 г. было обнаружено, что вилочковая железа, функция которой до тех пор была неизвестна ученым, «отвечает» за способность организма формировать антитела. Эта железа производит лимфоциты (разновидность белых кровяных телец), чья функция – формирование антител. Вскоре после рождения лимфоциты, произведенные вилочковой железой, путешествуют к лимфатическим узлам и затем – в кровотоки. По истечении некоторого времени лимфатические узлы могут сами продолжать исполнять свою функцию, и в пубертатном возрасте вилочковая железа ссыхается и прекращает свою деятельность.

От зоопсихологии до этологии. Изучение деятельности организма человека необратимым образом сопряжена с изучением его психических функций. Учение о высшей нервной деятельности было только началом в исследованиях поведения человека. На этой почве начали развиваться науки психология и этология – науки об изучении «души» и поведения животных и человека.

Этология – полевая дисциплина зоологии, изучающая поведение животных. Согласно словарю Брокгауза – учение о характере отдельного лица или народа; термин «этология» предложен Миллем. Другое определение: этология – это наука, изучающая модели поведения, в основе которых лежат инстинкты.

Основоположник этологии, лауреат Нобелевской премии Конрад Лоренц, называл этологию «морфологией поведения животного». Термин «этология» взят из греческого языка, слово этос (ἦθος) – в греческом языке означает нравы, характер. Термин стал известен в 1902 г. в Англии благодаря работам американского энтомолога Уильяма Мортон Уилера (William Morton Wheeler). Ранее совершенно в другом смысле этот термин был предложен Джоном Стюартом Миллем (1843 г.), однако его интерпретация так и не стала общепринятой.

Этология окончательно сформировалась в 30-е годы XX в. на базе полевой зоологии и эволюционной теории как наука о сравнительном описании поведения особи. Становление этологии связывают главным образом с работами Конрада Лоренца и Николаса Тинбергена, хотя они сами первоначально не называли себя этологами. Затем этот термин стал употребляться для того, чтобы различать специалистов по изучению животных в естественных условиях от сравнительных психологов и бихевиористов в США, работавших преимущественно аналитическими методами в лабораториях.

Гипотезы К. Лоренца и Н. Тинбергена. Эти этологи проводили анализ полового поведения преимущественно у птиц и высших позвоночных. Они обратили внимание на факторы, вызывающие у партнеров возбуждение при спаривании. Определив эти стимулы, они создали искусственные модели,

вызывающие аналогичную реакцию. Такие объекты, или сигналы, они называли «релизерами» (releasers). Релизеры, по их мнению, служат пусковыми механизмами для освобождения внутренней энергии, которая хранится в организме и может «выходить наружу» только по определенным каналам. Для лучшего понимания можно представить следующую модель. «Психологическая энергия» животного аналогична водохранилищу, которое окружено каналами с закрытыми створами шлюзов. Релизеры выступают в качестве ключей к шлюзам. Если сигнал – ключ подходит к шлюзу, то вода – «психологическая энергия» выплескивается в канал. Выброс воды аналогичен поведенческому акту. Эта общая теория поведения была реализована в конкретных наблюдениях. К. Лоренц и Н. Тинберген внесли большой вклад в разработку проблем инстинкта, импринтинга, запечатления и врожденных пусковых механизмов поведения. К. Лоренц сформулировал одну из важнейших гипотез в современной этологии – теорию коммуникаций, а Н. Тинберген развил ее положения и разработал основы анализа социального поведения животных. Тинбергену принадлежит краткая формулировка основных проблем, вокруг которых должно концентрироваться внимание исследователей поведения. Согласно его определению анализ поведенческого акта только тогда можно считать полноценным, если исследователь пытается определить:

- **приспособительную функцию** – как поведенческий акт влияет на способность животного выживать и оставлять потомство;
- **причину** – какие воздействия запускают поведенческий акт;
- **развитие в онтогенезе** – как поведение меняется с годами, в течение индивидуального развития и какой предыдущий опыт необходим для проявления поведения;
- **эволюционное развитие** – каковы различия и сходства похожих поведенческих актов у родственных видов и как эти поведенческие акты могли возникнуть и развиваться в процессе филогенеза.

Работы этих исследователей трудно переоценить, но целостной аксиоматики этологии в их исследованиях так и не возникло. Только в 1963 г. Н. Тинберген смог внятно сформулировать основные задачи и методы этологии, которые, по его мнению, нуждаются в решении и использовании. Он писал, что для понимания любого поведения животного необходимо выяснить причины совершения поведенческого акта, затем установить закономерности развития этого поведенческого акта в онтогенезе, определить его роль в выживании особи и наметить пути эволюции данной формы поведения. Понятно, что эта стратегия развития зоопсихологии не охватывает даже половины задач, ясно определенных В. Вагнером. Тем не менее К. Лоренц и Н. Тинберген заново сформулировали четыре перечисленных направления, которые считаются наиболее значительными достижениями в этологии и отмечены в 1973 г. Нобелевской премией по медицине.

Первым зоопсихологом рационального направления был Аристотель. Он сравнивал разнообразных существ, которых ему присылал из своих походов Александр Македонский. Сопоставляя животных с человеком, Аристотель считал, что животные обладают психическими способностями, «следст-

венными и аналогичными» психическим способностям людей. Более того, он был убежден, что различные экземпляры животных из одной группы и одного вида могут быть психологически развиты неодинаково. Аристотель признавал межвидовые психологические различия, а самыми сообразительными из мира животных считал слонов. Признавая за животными способности к обучению, запоминанию чувствованию, Аристотель отделял их психологические свойства от человеческих. Он писал: «Но единственное животное, способное размышлять и рассуждать, есть человек. ...он один может рассматривать то, чему научился».

Рациональные взгляды Аристотеля лежат в основе и современной этологии. Однако они опередили свое время на несколько тысячелетий. Только в середине XVIII в. появились исследователи, которые пришли к аналогичным выводам, этот век дал целую плеяду замечательных исследователей поведения животных. Благодаря описаниям жизни животных и первым зоопсихологическим обобщениям, сделанным Бюффоном, Реомюром, Галлером, Реймарусом, Кондильяком, Леруа и Ламарком, возникли представления о причинах различий между человеком и животными, понятие инстинкта, были высказаны первые идеи об эволюции поведения. Безусловным родоначальником зоопсихологии нового времени является Ж. Бюффон (1707–1788). Он создал капитальный 36-томный труд, посвященный образу жизни животных. По сути дела, им было начато систематическое собирание фактического материала по этологии. Кроме натуралистических описаний поведения животных, Бюффон неоднократно высказывался по поводу их психических способностей. Еще в начале своей научной деятельности он писал, что «нельзя не признать памяти у животных, и памяти деятельной, обширной и, может быть, более верной, чем наша. Я далеко не отнимаю всего у животных; напротив, приписываю им все, кроме мысли и рассуждения: в них есть чувство, даже в высшей степени, нежели у нас, в них есть сознание своего настоящего существования, но нет сознания существования прошедшего; они принимают впечатления, но им недостает способности сравнивать их, т. е. силы, образующей понятия, потому что понятия суть только сопоставленные впечатления или, лучше, сочетания впечатлений». Эти слова практически повторяют высказывания Аристотеля, но в их основе лежат зафиксированные многочисленные наблюдения автора за поведением млекопитающих.

Бюффон практически не касался проблем поведения беспозвоночных. Первым шагом в этологии беспозвоночных была работа Реомюра, посвященная изучению жизни насекомых. Он провел множество точных наблюдений за поведением насекомых, описал их питание, размножение и средства коммуникации. Основываясь на собственных наблюдениях, Реомюр пришел к весьма нетривиальным выводам. В 1742 г. он писал, что видит в этих животных (насекомых), как и во всяких других, действия, дающие повод думать, что у них есть ум в известной степени. Предположение о наличии примитивного «ума» у насекомых было настолько прогрессивным, что привлекло внимание многих мыслителей и ученых к разработке этологических проблем.

Почти одновременно с Реомюром проблемами анализа психических способностей животных занимался Галлер (1758), Реймарус (Reimarus, 1770) и Кондильяк (Condillac, 1755). В их работах были впервые сформулированы основные свойства психических способностей животных. По их мнению, животные могут чувствовать, представлять, сравнивать и судить о вещах и событиях. Кроме этого, было доказано наличие памяти и определено различие между «умом» животных и их инстинктивным поведением.

Формулировка понятия инстинкта как врожденного свойства животных привела к возникновению двух гипотез его происхождения. Одну из них высказал Кондильяк (1755), а другую Леруа (1781). Кондильяк увидел связь между инстинктом и мышлением. Эта догадка привела его к формулировке гипотезы о «генезисе инстинктов». Ее суть заключается в том, что инстинкт рассматривается как результат редукции разумных способностей. Некие привычки, возникшие в результате удачного решения однажды появившейся задачи, превращаются в автоматические формы поведения, которые, в свою очередь, сохраняются и передаются по наследству. Леруа предложил совершенно иной вариант толкования отношений инстинкта и мышления. Он исходил из того, что инстинкт – низшая психологическая способность. С точки зрения Леруа, инстинкт является элементарной способностью, которая превращается в высшее психическое свойство в результате длительных усложнений.

В современной зоопсихологии существует множество теорий, гипотез, моделей и просто мнений, которые носят философский или лингвистический характер. Практически применить их, хотя бы фрагментарно, почти невозможно, зато они могут успешно объяснить уже состоявшееся событие любой сложности. Поэтому рассмотрение некоторых современных моделей поведения представляет известный воспитательный интерес, поскольку начинающие этологи склонны к аналогичным обобщениям.

Современные зоопсихологи едины во взглядах на классическую этологию как на науку о поведении животных. Большая часть как теоретиков, так и практиков этологии считает, что существует четыре основных вопроса, на которые следует искать ответ при изучении конкретной формы поведения. Во-первых, необходимо выяснить, как реализуется поведение особи. Во-вторых, следует установить последовательность развития и становления этой формы поведения в онтогенезе. В-третьих, требуется определить основные пути эволюции наблюдаемого поведения. В-четвертых, надо исследовать значение этой формы поведения для выживания особи. Этот набор вопросов не вызывает сомнений, но способы их разрешения вызывают оживленные дискуссии.

Сам взгляд на этологию различается в среде естествоиспытателей. По мнению одних исследователей, собственно этологией следует называть наблюдение за поведением животных в дикой природе. Некоторые либеральные ученые, принадлежащие к этому направлению, допускают существование антропогенной этологии. Под этим названием подразумевается наблюдение за животными в местах жизни или деятельности человека.

С другой точки зрения, к этологии следует отнести и экспериментальную зоопсихологию, что совершенно отрицается сторонниками классического «созерцательного» направления. Экспериментальная зоопсихология включает в себя лабораторные исследования, моделирование нестандартных поведенческих ситуаций, контроль за ними и глубокий статистический анализ полученных результатов.

Существует и третья точка зрения, которая рассматривает зоопсихологию как интегративное слияние нескольких наук. В этом случае она включает в себя наблюдение за животными в природе, поведенческие эксперименты и морфофункциональные исследования мозга. Силовое разделение этих направлений на этологию, экспериментальную психологию и физиологию довольно искусственно. Если мы отбросим хотя бы одну из составляющих, то не сможем заменить ее никакими аксиомами или лингвистическими конструкциями. Поведение можно изучить только тогда, когда поступок животного через причины и механизмы прослежен вплоть до своих физических первоисточников в головном мозге. Если этого не делать, то этология навсегда останется набором случайных фактов и умозрительных фантазий.

К сожалению, этология пока далека от миропонимания физики, продуманности математики или организованности систематики. Этологии уготован расцвет в XXI в., когда самих объектов науки останется намного меньше, чем в XIX столетии – времени ее зарождения. В этологии существует огромное количество теорий и гипотез, которые могут возбуждать интерес. Перечислить их все невозможно, но с некоторыми имеет смысл познакомиться как с примерами попыток осмысления поведения животных.

4.7. Экология и биосфера

Введение понятия экологии

Кто именно ввел сам термин «экология» в научный обиход – точно не известно. Пальма первенства отдается немецкому биологу Эрнсту Геккелю. В 1866 г. молодой профессор в своем капитальном труде «Всеобщая морфология организмов», классифицируя разделы биологии, впервые употребил термин «экология». «Всеобщая морфология» вышла в свет в октябре 1866 г., а предисловие к ней написано 14 сентября 1866 г. Считается, что эту дату и следует принять за официальный день рождения термина «экология».

«Под экологией, – писал Геккель, – мы понимаем сумму знаний, относящихся к экономике природы: изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой, как органической, так и неорганической, и прежде всего – его дружественных или враждебных взаимоотношений с теми животными и растениями, с которыми оно прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология – это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими

борьбу за существование». В разделе «Экология и хорология» Геккель пишет, что под экологией подразумевается общая наука об отношениях организма к окружающей среде, куда мы относим все «условия существования» в широком смысле этого слова. Они частично органической, частично неорганической природы; поскольку они оказывают влияние на форму организмов, то тем самым они заставляют их приспособляться к этим условиям.

Немецкого ученого в какой-то мере можно назвать провидцем с той точки зрения, что он, быть может неосознанно, предвидел всю важность проблем, которые призвана была решать экология. Геккель, дальновидный биолог, поддерживающий теорию Дарвина, сдабривал свои труды новыми и зачастую гармонично звучащими словами, большинство из которых в настоящее время забыто. «Экология» была самой удачной его находкой, если судить по популярности этого слова и тем научным достижениям, которые оно стимулировало.

В 1895 г. датский ученый **Е. Варминг** (1841–1924) ввел термин «экология» в ботанику для обозначения самостоятельной научной дисциплины – экологии растений. Русский ученый **В.В. Докучаев** (1846–1903) создал учение о природных зонах и учение о почве как особом биокосном теле (системе). Идеи В. В. Докучаева положили начало развитию геоботаники и ландшафтоведения, ведь почва – это неотъемлемый компонент практически всех экосистем суши нашей планеты.

Важным шагом на пути экологии к описанию целостных природных комплексов стало введение немецким гидробиологом Карлом Мебиусом (1825–1908) в 1877 г. понятия о биоценозе. Заслуга Мебиуса в том, что он не только установил наличие органических сообществ и предложил для них название «биоценоз», но и сумел раскрыть многие закономерности их формирования и развития, тем самым были заложены основы важного направления в экологии – биоценологии. Термин «биоценоз» получил распространение в научной литературе на немецком и русских языках, а в англоязычных странах этому понятию соответствует термин «сообщество».

Таким образом, К. Мебиус одним из первых применил к исследованию объектов живой природы особый подход, который получил в наши дни название системного подхода. Этот подход ориентирует исследователя на раскрытие целостных свойств объектов и механизмов, их обеспечивающих, на выявление многообразных связей в биологической системе и разработку эффективной стратегии ее изучения. Следует отметить, что в современной науке системная парадигма (господствующая теоретическая концепция, система взглядов) доминирует, а в экологии системный подход к рассмотрению объектов живой природы является основным.

Аутоэкология и синэкология

Вскоре пришло время более детального исследования окружающей среды, в которой обитают те или иные виды. Возник новый раздел экологии – аутоэкология, изучающая взаимоотношения организма (особи, вида) с окружающей его средой. Аутоэкология имела и по сей день имеет большое прикладное значение, особенно в области биологических методов борьбы с вредителями растений, исследований переносчиков болезней и профилактики, переносимых паразитами инфекций.

Однако каждый отдельный вид даже при изучении его с другими видами, оказывающими на него непосредственное влияние, является всего-навсего мельчайшей частичкой среди тысяч видов таких же растений, животных и микроорганизмов, которые обитают в той же зоне – в лесу, на лугу, в водоеме или на побережье. Осознание этого факта привело к появлению в середине 1920-х годов синэкологии (от греч. приставки «син», означающей «вместе»), или биоценологии, исследующей взаимоотношения популяций, сообществ и экосистем со средой. Термин «синэкология» был предложен швейцарским ботаником Шретером в 1902 г. На 3-м Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе в 1910 г. ботаники наряду с другими вопросами обсуждали программу экологических исследований. Был поставлен вопрос о разделении экологии на два раздела: экологию особей и экологию сообществ; синэкология официально оформилась в качестве составной части экологии.

Концепция экосистемы

Однако окончательно предпосылки для утверждения системной концепции созрели в ходе интенсивного развития экспериментальной и теоретической экологии в 1920–1930-е годы XX в. Были сформулированы основные задачи изучения популяций и сообществ, предложены математические модели роста численности популяций и их взаимодействий, проведены лабораторные опыты по проверке этих моделей. Установлены математические законы, описывающие динамику популяций взаимодействующих групп особей. Это модельные уравнения А. Лотки, В. Вольтерра, принцип (закон) конкурентного исключения Гаузе. Появились такие основополагающие концепции, как «пирамида чисел», «цепь питания», «пирамида биомасс». Постепенно, к середине XX в., в экологии определились две важные тенденции: одна из них положительная – в самых разных направлениях экология наконец-то стала применять строго научный подход. Между тем одновременно сложилась тенденция, когда экология начала все более расплывать свои усилия по слишком многим направлениям. Прежде всего это было связано с бурным развитием молодых наук, отпочковавшихся от классических химических, физических, биологических и других. На этом этапе развития экологии остро почувствовалась нехватка базовой единицы изучения. У других оформившихся на-

ук такая единица присутствовала. В физике это был атом, в гистологии – ткань, в физиологии – орган, в цитологии – клетка. Отсутствие четко определяемой единицы изучения несколько тормозило развитие экологии. Такой единицей изучения стала экологическая система, или экосистема. Ее можно определить как ограниченное во времени и пространстве единство, включающее не только все обитающие в нем организмы, но и физические характеристики климата и почв, а также все взаимодействия между различными организмами и между этими организмами и физическими условиями.

Термин «экосистема» впервые был предложен английским экологом Артуром Тенсли в 1935 г., но, конечно, представления о ней возникли значительно раньше. Концепция экосистемы согласуется с общей теорией систем Людвиг фон Бергаланфи, согласно которой целое представляет собой нечто большее, чем сумма составляющих его элементов, поскольку главная характеристика целого – взаимодействие, протекающее между его различными элементами. Годом рождения **общей экологии** как науки об экосистемах принято считать 1935 г. – год выхода в свет учения об экосистемах английского геоботаника А. Тенсли. В 1942 г. сходные идеи опубликовал русский ученый **В. Н. Сукачев**, выдвинувший систему понятий о биогеоценозе. Биогеоценоз В.Н. Сукачева – практически полный аналог экосистемы А. Тенсли.

Экосистемные исследования

Однако исследования, которые с полным основанием можно назвать экосистемными, начали проводиться значительно раньше, а бесспорными лидерами здесь были гидробиологи. Гидробиология, а особенно лимнология с самого начала были комплексными науками, имевшими дело сразу со многими живыми организмами, и с их средой. Изучались при этом не только взаимодействия организмов, не только их зависимость от среды, но и, что не менее важно, – влияние самих организмов на физическую среду. Нередко объектом исследований для лимнологов был целый водоем, в котором физические, химические и биологические процессы теснейшим образом взаимосвязаны. Уже в самом начале XX в. американский лимнолог Эдвард Бердж (1851–1950) с помощью строгих количественных методов изучает «дыхание озер» – сезонную динамику содержания в воде растворенного кислорода, которая зависит как от процессов перемешивания водной массы и диффузии кислорода из воздуха, так и от жизнедеятельности организмов. Существенно, что среди последних как производители кислорода (планктонные водоросли), так и его потребители (большинство бактерий и все животные).

В 1930-х годах большие успехи в изучении круговорота вещества и трансформации энергии были достигнуты в Советской России на Косинской лимнологической станции под Москвой. Возглавлял станцию в это время Леонид Леонидович Россолимо (1894–1977), предложивший так называемый «балансовый подход», уделяющий основное внимание круговороту веществ и трансформации энергии. В рамках этого подхода начал свои исследования

первичной продукции (т. е. создания автотрофами органического вещества) и Г. Г. Винберг, используя остроумный метод «темных и светлых склянок». Суть его в том, что о количестве образовавшегося при фотосинтезе органического вещества судят по количеству выделившегося кислорода. Спустя три года аналогичные измерения были осуществлены в США Г. А. Райли. Инициатором этих работ был Джордж Эвелин Хатчинсон (1903–1991), который своими собственными исследованиями, а также горячей поддержкой начинающий многих талантливых молодых ученых оказал значительное влияние на развитие экологии не только в США, но и во всем мире. Перу Хатчинсона принадлежит «Трактат по лимнологии» – серия из четырех томов, представляющая собой самую полную в мире сводку по жизни озер. В 1942 г. в журнале «Экологика» вышла статья ученика Хатчинсона, молодого и, к сожалению, очень рано умершего эколога – Раймонда Линдемана (1915–1942), в которой была предложена общая схема трансформации энергии в экосистеме. В частности, было теоретически продемонстрировано, что при переходе энергии с одного трофического уровня на другой (от растений к травоядным животным, от травоядных – к хищникам) количество ее уменьшается и организм каждого последующего уровня оказывается доступной только малая часть (не более 10 %) от той энергии, что была в распоряжении организмов предыдущего уровня.

Для самой возможности проведения экосистемных исследований очень важным было то, что при колоссальном разнообразии форм организмов, существующих в природе, число основных биохимических процессов, определяющих их жизнедеятельность (а следовательно – и число основных биогеохимических ролей!), весьма ограничено. Так, например, самые разные растения (и цианобактерии) осуществляют фотосинтез, при котором образуется органическое вещество и выделяется свободный кислород. А поскольку конечные продукты одинаковы, то можно суммировать результаты активности сразу большого числа организмов, например, всех планктонных водорослей в пруду, или всех растений в лесу, и таким образом оценить первичную продукцию пруда или леса. Ученые, стоявшие у истоков экосистемного подхода, хорошо это понимали, а разработанные ими представления легли в основу тех крупномасштабных исследований продуктивности разных экосистем, которые получили развитие в разных природных зонах уже в 1960–1970-х годах.

Учение В. И. Вернадского о биосфере

К экосистемному подходу примыкает по своей методологии и изучение биосферы. Термин «биосфера» для обозначения области на поверхности нашей планеты, охваченной жизнью, был предложен в конце XIX в. австрийским геологом Эдуардом Зюссом (1831–1914). Однако в деталях представление о биосфере как о системе биогеохимических циклов, основной движущей силой которых является активность живых организмов («живого вещества»),

было разработано уже в 1920–1930-х годах российским ученым Владимиром Ивановичем Вернадским (1863–1945). Что касается непосредственных оценок этих процессов, то их получение и постоянное уточнение развернулось только во второй половине XX в., и продолжается до сих пор.

Открытие биосферы В.И. Вернадским в начале XX столетия принадлежит к величайшим научным открытиям человечества, соизмеримым с теорией видообразования, законом сохранения энергии, общей теорией относительности, открытием наследственного кода у живых организмов и теорией расширяющейся Вселенной. В.И. Вернадский доказал, что жизнь на земле – явление общепланетарное и космическое, что биосфера – это вещественно-энергетическая система, обеспечивающая биологический круговорот химических элементов и эволюцию всех живых организмов, включая и человека. Владимир Иванович Вернадский был первым, кто увидел в биосфере сложную и хорошо отрегулированную за много сотен миллионов лет эволюции общепланетарную биогеохимическую систему. Не только состав атмосферы и гидросферы обязаны мы работе биосферы, но и сама земная кора – это продукт биосферы.

Развитие экологии в последние десятилетия XX в.

Во второй половине XX в. завершается становление экологии как самостоятельной науки, имеющей собственную теорию и методологию, свой круг проблем и свои подходы к их решению. Математические модели постепенно становятся более реалистичными: их предсказания могут быть проверены в эксперименте или наблюдениями в природе. Сами же эксперименты и наблюдения все чаще планируются и проводятся так, чтобы полученные результаты позволяли принять или опровергнуть заранее выдвинутую гипотезу.

Заметный вклад в становление методологии современной экологии внесли работы американского исследователя Роберта Макартура (1930–1972), удачно сочетавшего в себе таланты математика и биолога-натуралиста. Макартур исследовал закономерности соотношения численностей разных видов, входящих в одно сообщество, выбор хищником наиболее оптимальной жертвы, зависимость числа видов, населяющих остров, от его размера и удаленности от материка, степень допустимого перекрытия экологических ниш сосуществующих видов и ряд других задач. Констатируя наличие в природе некой повторяющейся регулярности («паттерна»), Макартур предлагал одну или несколько альтернативных гипотез, объясняющих механизм возникновения данной регулярности, строил соответствующие математические модели, а затем сопоставлял их с эмпирическими данными. Свою точку зрения Макартур очень четко сформулировал в книге «Географическая экология» (1972), написанной им, когда он был неизлечимо болен, за несколько месяцев до своей безвременной кончины.

Подход, который развивали Макартур и его последователи, был ориентирован прежде всего на выяснение общих принципов устройства (структуры) любых сообществ. Однако в рамках подхода, получившего распространение несколько позже, в 1980-х годах, основное внимание было перенесено на процессы и механизмы, в результате которых происходило формирование

этой структуры. Например, при изучении конкурентного вытеснения одного вида другим экологи стали интересоваться прежде всего механизмами этого вытеснения и теми особенностями видов, которые предопределяют исход их взаимодействия. Выяснилось, например, что при конкуренции разных видов растений за элементы минерального питания (азот или фосфор) победителем часто оказывается не тот вид, который в принципе (при отсутствии дефицита ресурсов) может расти быстрее, а тот, который способен поддерживать хотя бы минимальный рост при более низкой концентрации в среде этого элемента. Особое внимание исследователи стали уделять эволюции жизненного цикла и разным стратегиям выживания. Поскольку возможности организмов всегда ограничены, а за каждое эволюционное приобретение организмам приходится чем-то расплачиваться, то между отдельными признаками неизбежно возникают четко выраженные отрицательные корреляции (так называемые «трейдоффы»). Нельзя, например, растению очень быстро расти и в то же время образовывать надежные средства защиты от травоядных животных. Изучение подобных корреляций позволяет выяснить, как, в принципе, достигается сама возможность существования организмов в тех или иных условиях.

В современной экологии по-прежнему сохраняют свою актуальность некоторые проблемы, имеющие уже давнюю историю исследований: например, установление общих закономерностей динамики обилия организмов, оценка роли разных факторов, ограничивающих рост популяций, выяснение причин циклических (регулярных) колебаний численности. В этой области достигнут значительный прогресс – для многих конкретных популяций выявлены механизмы регуляции их численности, в том числе и тех, которые порождают циклические изменения численности. Продолжаются и исследования взаимоотношений типа «хищник–жертва», конкуренции, а также взаимовыгодного сотрудничества разных видов – мутуализма. Новым направлением последних лет является так называемая макроэкология – сравнительное изучение разных видов в масштабах больших пространств (сопоставимых с размерами континентов).

Громадный прогресс в конце XX в. достигнут в изучении круговорота веществ и потока энергии. Прежде всего это связано с совершенствованием количественных методов оценки интенсивности тех или иных процессов, а также с растущими возможностями широкомасштабного применения этих методов. Примером может быть дистанционное (со спутников) определение содержания хлорофилла в поверхностных водах моря, позволяющее составить карты распределения фитопланктона для всего Мирового океана и оценить сезонные изменения его продукции.

Современная экология – это быстро развивающаяся наука, характеризующаяся своим кругом проблем, своей теорией и своей методологией. Сложная структура экологии определяется тем, что объекты ее относятся к очень разным уровням организации: от целой биосферы и крупных экосистем до популяций, причем популяция нередко рассматривается как совокупность отдельных особей. Масштабы пространства и времени, в которых происходят изменения этих объектов и которые должны быть охвачены ис-

следованиями, также варьируют чрезвычайно широко: от тысяч километров до метров и сантиметров, от тысячелетий до недель и суток. В 1970-е годы формируется экология человека. По мере давления на окружающую среду возрастает практическое значение экологии, ее проблемами широко интересуются философы и социологи.

4.8. Антропология и эволюция человека

Антропология и эволюция человека. Не так давно казалось, что родословная *Homo sapiens* вот-вот будет составлена. Не хватало лишь одного-двух промежуточных звеньев, чтобы путь от человекоподобной обезьяны до человека разумного предстал во всей своей последовательности.

Однако последние годы принесли палеоантропологии немало открытий: найдены окаменелые останки предшественников человека, которые делают эволюционное древо все более усложненным, на нем появляются новые тупиковые ветви, а некоторые предшественники *Homo sapiens*, вероятнее всего, существовали одновременно.

Первые ископаемые гоминиды. Открытия Д. Джохансона, Л., М., Р. и Д. Лики и концепции происхождения человека

Занимаясь с 1976 г. поисками останков медведей, испанский палеонтолог Тринидад Торрес неожиданно наткнулся на кости древних человекоподобных существ. Они были погребены на восемнадцатиметровой глубине в горах Сьерра де Атапуэрка в пещере, где сложились благоприятные условия для их сохранения. Испанцы уже собрали 86 костей и зубов (а с фрагментами – 1 600 окаменелостей), принадлежавших шести молодым особям. Возраст останков примерно 780 000 лет – самый древний из всего найденного палеоантропологами в Европе (рис. 4.8.1).

В 1997 г. об открытии испанцев сообщил американский журнал «Science». Особое внимание привлекло описание лицевой части черепа мальчика примерно одиннадцати лет. Вместо выпуклой формы, характерной для дальних предков человека, эта часть головы такая же плоская, как у современных нам людей. И если бы сейчас мальчик тех далеких времен появился на улице города, то, несмотря на сотни тысяч лет, отделяющих время его жизни от нас, никто бы не заметил в лице ребенка чего-то необычного, хотя его нижняя челюсть и несколько тяжеловата и резче выступают надбровные дуги. То же можно сказать и о строении всех исследованных черепов, обнаруженных в пещере.

Испанские исследователи видят в своей находке представителей еще не известной науке разновидности предшественников *Homo sapiens*. Они дали ему имя *Homo antecessor* – «Человек, который идет вперед», подчеркивая этим, что он предшественник всех европейцев. Испанские ученые думают, что найденный ими новый вид предка человека обязывает пересмотреть важ-

ную главу в истории человеческого рода – выход людей из Африки и заселение ими Европы.



Рис. 4.8.1. Половина из найденных испанскими учеными 86 костей древнего человека несет на себе следы рубцов, сделанных каменными ножами. Кости, содержавшие мозг, были расколоты. Все это говорит о каннибализме

Долгое время считалось, что *Homo erectus* прямой потомок африканского *Homo habilis* – «Человека умелого» и непосредственный предшественник *Homo sapiens*. Однако окаменелости, найденные у озера Туркана в Кении, доказывают, что африканские корни *Homo erectus* по меньшей мере на 1,9 миллиона лет должны быть отодвинуты назад. Выяснилось, что он только спустя миллион лет покинул свою восточноафриканскую родину и распространился в Европе и юго-восточной Азии.

Когда в 1891 г. голландский врач Э. Дюбуа на острове Ява впервые открыл окаменелости человекоподобного существа, названного *Homo erectus*, он посчитал, что человек произошел в Азии, и палеоантропологи с ним согласились. Позже останки «Человека выпрямленного» были найдены и в Китае, и на Ближнем Востоке, и в Европе. Однако тогда существовали трудности с определением возраста окаменелостей, а потому не было возможности точно вычислить время его расселения.

Многие ученые тогда же решили, что *Homo erectus* надо лишить его центрального места в линии развития, ведущей к человеку, а кое-кто просто посчитал его восточноазиатской боковой ветвью. Лишь точные датировки находок смогли доказать, что эта форма гоминидов простилась со своей африканской родиной гораздо раньше, чем считалось, и взяла курс на Азию.

С другой стороны, яванский *Homo erectus* вымер не 250 000 лет назад, как утверждали первые датировки, а всего 40 000 лет назад. Это стало известно благодаря работам американского исследователя К. Свишера, который в 1996 г. более совершенными методами определил возраст яванских захоронений: между 53 000 и 27 000 годами. Это означает, что *Homo erectus*

жил еще на Яве, когда последние волны переселенцев, людей вида *Homo sapiens*, внешне уже похожих на нас, пришли из Африки в Азию.

Одновременное существование разных форм предшественников *Homo sapiens* тем не менее не зачеркивает гипотезу о том, что «Человек современный» развился в Африке.

Пестрая толпа разных предшественников человека населяла в прошедшие четыре-пять миллионов лет африканский континент. Только здесь они получили возможность выдвинуться из мира животных.

Высокую научную ценность получили обнаруженные в 1974 г. английским палеонтологом Лики и Джохансоном останки *Australopithecus afarensis* – «Южной обезьяны из Афара» (Восточная Африка). Останки – женского пола, отчего они получили собственное имя «Люси». Она умерла 3,7 миллиона лет назад. По мнению этих антропологов, Люси была родоначальницей на древе эволюции человека.

Два десятилетия спустя, летом 1995 г., «Люси» лишилась звания чемпиона по возрасту. На берегу озера Туркана, в той же Восточной Африке, был найден *Australopithecus anamensis* – «Южная обезьяна с озера». Возраст останков – от 3,9 до 4,2 миллиона лет. Это существо было прямоходящим и по своему строению находится на прямой линии общего развития гоминидов – далеких предков человека, но также и человекообразных обезьян.

Годом раньше, в 1994 г., в Эфиопии был открыт *Ardipithecus ramidus* – «Стоящая на корне наземная обезьяна» (т. е. – стоящая у истоков). Ее возраст оценили в 4,4 миллиона лет, но посчитали, что она относится к вымершей ветви, отошедшей от прямой линии развития наших предков. Этот старейший (из ныне известных) предшественник, ходящий по земле на двух ногах, вероятно, очень близок к общему корню человека и человекообразной обезьяны (рис. 4.8.2).



Рис. 4.8.2. Так, по реконструкции ученых, выглядит первая ходящая на двух ногах обезьяна, жившая восемь миллионов лет назад в Тоскане и на Сицилии. У нее круглое лицо, маленький череп, узкая грудь, длинные руки, кости нижних конечностей похожи на те, что свойственны ранним формам человека. Объем мозга – 500 см^3 (объем мозга современного человека в среднем равен $1\,400 \text{ см}^3$)

Новое волнение среди палеоантропологов вызвали в 1995 г. раскопки французских исследователей в Чаде – примерно в 2 500 км западнее мест, где были сделаны все предыдущие находки в Восточной Африке. Новый вид получил имя *Australopithecus bahrelgazali* – «Южная обезьяна с реки Газелей».

Итак, продвигаясь по древу эволюции от древних времен, мы подошли к периоду, близкому к появлению непосредственных предков человека, – к появлению *Homo sapiens*. Однако и при рассмотрении наших ближайших предков среди ученых идет спор. Самое близкое по времени к «Человеку разумному» существо – неандерталец. Что же он такое в системе развития гоминидов?

Данные молекулярной биологии, сравнительной биохимии и этологии о филогенетической близости человека с человекообразными обезьянами. Некоторые антропологи уже многие годы стараются стереть границы между нашими далекими предками – *Homo sapiens* и неандертальцами. Они не хотят отказываться от мысли, что последние находятся в ближайшем родстве с человеком, почти двоюродные братья. Как и *Homo sapiens*, они создавали прекрасные инструменты, оружие, строили жилища. Они заботились о раненых и хоронили своих единоплеменников в могилах. Известно, что археологи нашли в одном из таких захоронений засохшие цветы – последняя дань покойному от оставшихся жить. Как можно лишить этих, видимо, способных глубоко чувствовать существ даже отдаленного родства с человеком, – спрашивают озадаченные ученые.

Однако недавно проведенный сравнительный генный анализ, по всей видимости, окончательно развенчал неандертальца, убедительно доказав, что он всего лишь прапраправнук общего с человеком предка, а примерно 600 000 лет назад ветвь неандертальцев отделилась от ствола, по которому шло развитие *Homo sapiens*. Доказательством тому служит находка общего предка человека и неандертальца: кости его пролежали в одной из испанских пещер 780 000 лет – именно о нем речь шла в начале статьи.

«Он был близок к нам» – девиз Музея неандертальца, открытого в 1996 г. близ немецкого города Дюссельдорфа. Сторонники нашего родства с неандертальцем поднимают вопрос: насколько точны генетические анализы? Между тем авторитет мюнхенских ученых – доктора Матиаса Крингса и профессора Сванте Пээбо, взявшихся за сравнительный анализ двух ДНК, и скрупулезность их исследований не подлежат сомнению. Со стороны молекулярных биологов и генетиков работы мюнхенской группы не вызвали ни малейшего возражения.

Как же проводится молекулярно-генетическое исследование? Добыть наследственный материал из костей, пролежавших в земле десятки тысяч лет, – работа нелегкая. После смерти живого существа его ДНК со временем распадается на все более мелкие части. Чтобы иметь шансы добыть нужный генетический материал, надо располагать неповрежденными массивными костями, сохранившимися в холоде, поясняли ученые.

С этой точки зрения находка останков неандертальца в каменоломне Неандерталья в 1856 г. была счастливой для науки. Они лежали в маленькой

пещере замурованные слоем извести, способной сохранить кости от разрушительных веществ и бактерий, да и температура в пещере была довольно низкой. Тогда же, в XX в., найденные кости покрыли консервирующим лаком. И еще одно существенное обстоятельство. Левая рука неандертальца, по-видимому, еще в его молодые годы была сломана и оставалась неподвижной, так что всю тяжелую работу он делал только правой рукой. Следовательно, костная ткань правой руки стала прочнее, и клетки, лежащие внутри кости, сохранились лучше.

Именно поэтому из 300 останков неандертальцев, найденных в Европе и в Передней Азии, для выделения ДНК были выбраны именно кости, обнаруженные в 1856 г. Работы возглавил доктор Ральф Шмитц. С ним вместе работали специалисты судебной медицины, патологоанатомы, палеохронологи, антропологи и, разумеется, генетики.

Летом 1996 г. препаратор Хайке Крайницки взяла в руки пилу, чтобы отрезать от бесценной кости маленькие образцы для исследований. «У нас в этот момент было чувство, словно мы вырезаем кусок из портрета Моны Лизы», – вспоминал позже доктор Шмитц. В течение двух дней ювелирной работы было вырезано из плечевой кости, локтя, бедра и ребра восемь полужайб весом от 0,8 до 3,5 грамма. Эта кость больше всего подходила для генного анализа. В выпиленном куске найдено достаточное количество наследственного материала.

Семь из них получил патолог и исследователь предыстории человека профессор Геттингенского университета Михаэль Шульц. На основе строения костной ткани, исследуемой под микроскопом, профессор рассчитывал узнать, испытывал ли неандерталец недостаток витамина С, в каком возрасте он сломал свою левую руку, хорошо ли питался, часто ли выпадали периоды голода? Ответы на вопросы дадут ученому возможность составить индивидуальную биографию ископаемого существа и сравнить ее с такими же данными, которые будут получены от других современников неандертальцев и от наших предков, живших в одно время с неандертальцами. Возможно, такие сопоставления помогут выяснить, почему неандертальцы вымерли.

Согласно ныне существующей точке зрения они погибли из-за слабой иммунной системы: неандертальцы легко заболели, и смертность детей у них была очень высока. Кроме того, они были оптимально приспособлены к суровому времени ледникового периода. Мощные костяки и мускулатура требовали большого содержания в пище мяса и жиров, в то время как более изящно сложенные люди – *Homo sapiens* – обходились меньшим количеством пищи и были более склонны к странствиям. В межледниковые, теплые, периоды первобытные люди составили серьезную конкуренцию неандертальцам в добывании пропитания.

Очень важный и интересный вопрос: были ли дети от смешанных браков неандертальцев и *Homo sapiens*? Ведь анатомические следы участия в этом неандертальцев могли со временем исчезнуть. Разрешению загадки был посвящен восьмой образец пробы, кусочек из плечевой кости правой руки.

Его получил палеогенетик из Мюнхенского университета Матиас Крингс. Для опытов понадобилось всего 0,4 грамма костной ткани.

С помощью растворителей и центрифугирования ученый выделил крохотные количества наследственного вещества. Предметом исследования стали обрывки ДНК из митохондрий – энергетических центров клетки. Основанием для выбора именно этих частиц послужило то обстоятельство, что в каждой клетке находятся тысячи митохондрий (а ядро клетки содержит всего одну ДНК). Благодаря этому возрастала вероятность найти хотя бы часть материала наследственности. Крингсу повезло: в его распоряжении оказалось несколько дюжин молекул, представляющих обрывки ДНК.

Их хватило ученому, потому что он мог прибегнуть к способу, освоенному в последнее время генетиками, к цепной реакции полимеразы. Таким образом он размножил обрывки молекул, добытые им из костей неандертальца, до количества, необходимого для надежного анализа.

Затем он определил комбинацию четырех нуклеотидов – А, Г, Ц и Т, из которых состоит наследственное вещество любого живого существа. Поскольку последовательность этих четырех генетических «букв» в процессе эволюции из-за случайных мутаций меняется, то можно установить, насколько близко или далеко родство тех либо иных живых существ. Чем больше отличается одна от другой последовательность «букв» в ДНК двух организмов, тем дальше на дереве эволюции стоит их общий предок.

Крингс исследовал тот участок ДНК-митохондрий, в котором насчитывалось 379 нуклеотидов, что составляло 0,00001 % ДНК, этого носителя наследственности человека. Он сравнил эту последовательность нуклеотидов с той, что встречается у тысяч современных нам людей. Результат был сенсационным.

Все ныне живущие люди, откуда бы они ни происходили – из Африки, Европы, Америки или Австралии, отличаются друг от друга в среднем на восемь нуклеотидов. Отрезок ДНК неандертальца отличается от ДНК нынешнего человека на 27, а ДНК шимпанзе – на 55 нуклеотидов. Таким образом, наш ископаемый дальний «родственник» находится где-то в середине между шимпанзе и человеком.

Современная наука считает, что линии развития шимпанзе и человека разделились примерно 4 или 5 миллионов лет назад. Результат, полученный Крингсом, однако, не означает, что ветвь неандертальцев отошла от ствола эволюции человека как раз посередине, т. е. 2–2,5 миллиона лет назад. Нужно ввести ряд поправок, считает ученый, поскольку ДНК с разной скоростью подвергаются мутации; возможны случаи, когда изменения происходят за один раз, но затрагивают сразу несколько нуклеотидов. Это позволило ученым предположить, что общий предок человека и неандертальца жил примерно 550 000–690 000 лет назад.

Для большей уверенности в своих результатах доктор Матиас Крингс и профессор Сванте Пээбо отправили кусочек костной пробы в независимую лабораторию Пенсильванского университета. Когда там подтвердили пра-

тельность выводов немецких ученых, открылась дорога к научной публикации.

Проблема скрещивания предшественников человека и неандертальцев пока остается открытой. Расхождение в 27 нуклеотидов еще не говорит о том, что эти пары в принципе не могли бы иметь детей, заключает Крингс. Однако с большой вероятностью можно сказать, что неандертальцы не повлияли на набор генов человека.

Какова же близость людей рас между собой? Получившие известность исследования митохондриальной ДНК представителей разных рас выявили общность происхождения всех ныне живущих людей по женской линии. В 1987 г. А. Уилсон и его коллеги из Калифорнийского университета в Беркли получили мтДНК от 147 представителей различных рас. В исследуемом фрагменте они определили количество индивидуальных мутаций, а также их координаты и тип. Анализ показал, что все мтДНК возникли от одной предковой последовательности. По степени их разнообразия Уилсон оценил время, прошедшее с тех пор, как существовала предковая последовательность. В соответствии с его выводами, общая «праматерь», к которой восходят все типы мтДНК современных людей, жила в Восточной Африке менее 200 тыс. лет назад. Установить последовательность возникновения мутаций в поколениях предков у обследованных индивидов тогда не удалось, но работы последних лет подтвердили выводы Уилсона. После работ Уилсона обладательницу предковой мтДНК окрестили «митохондриальной Евой».

Проблемы расообразования. Расы – это исторически сложившиеся группировки (группы популяции) людей разной численности, характеризующиеся сходством морфологических и физиологических свойств, а также общностью занимаемых ими территорий. Развиваясь под влиянием исторических факторов и относясь к одному виду (*H. sapiens*), раса отличается от народа, или этноса, который, обладая определенной территорией расселения, может содержать несколько расовых комплексов. К одной и той же расе может принадлежать ряд народов и носителей многих языков. Большинство ученых сходятся во мнении, что существует 3 крупных расы, которые, в свою очередь, распадаются на более мелкие. В настоящее время по мнению разных ученых, насчитывается 34–40 рас. Расы отличаются друг от друга по 30–40 элементам. Расовые особенности наследственны и являются приспособительными к условиям существования.

О существовании рас люди знали еще до нашей эры. Тогда же были предприняты и первые попытки объяснить их происхождение. Например, в мифах древних греков возникновение людей с черной кожей объяснялось неосторожностью сына бога Гелиоса Фаэтона, который на солнечной колеснице так приблизился к Земле, что обжег стоявших на ней белых людей. Греческие философы в объяснениях причин возникновения рас большое значение придавали климату. В соответствии с библейской историей родоначальниками белой, желтой и черной рас были сыновья Ноя – любимый Богом Яфет, Сим и проклятый Богом Хам соответственно.

Стремления систематизировать представления о физических типах народов, населяющих земной шар, датируются XVII в., когда, опираясь на различия людей в строении лица, цвета кожи, волос, глаз, а также особенности языка и культурных традиций, французский врач Ф. Бёрнье впервые в 1684 г. разделил человечество на три расы – европеоидную, негроидную и монголоидную. Сходную классификацию предлагал К. Линней, который, признавая человечество в качестве единого вида, выделял дополнительную (четвертую) расу – лапландскую (население северных районов Швеции и Финляндии). В 1775 г. Ж. Блюменбах разделил род человеческий на пять рас – кавказскую (белую), монгольскую (желтую), эфиопскую (черную), американскую (красную) и малайскую (коричневую), а в 1889 г. русский ученый И. Е. Деникер – на шесть основных и более чем на двадцать дополнительных рас.

На основании результатов изучения антигенов крови (серологических различий) У. Бойдом в 1953 г. было выделено в человечестве пять рас. Несмотря на наличие современных научных классификаций, в наше время очень широко распространено подразделение человечества на европеоидов, негроидов, монголоидов и австралоидов.

Представления о происхождении рас и первичных очагах расообразования отражены в нескольких гипотезах. В соответствии с гипотезой полицентризма, или полифилии, автором которой является Ф. Вайденрайх (1947), существовало четыре очага расообразования – в Европе или Передней Азии, в Африке южнее Сахары, в Восточной Азии, в Юго-Восточной Азии и на Больших Зондских островах. В Европе или Передней Азии сложился очаг расообразования, где на основе европейских и переднеазиатских неандертальцев возникли европеоиды. В Африке из африканских неандертальцев образовались негроиды, в Восточной Азии синантропы дали начало монголоидам, а в Юго-Восточной Азии и на Больших Зондских островах развитие питекантропов и яванских неандертальцев привело к формированию австралоидов. Следовательно, европеоиды, негроиды, монголоиды и австралоиды имеют свои собственные очаги расообразования. Главным в расогенезе были мутации и естественный отбор. Однако эта гипотеза вызывает возражения. Во-первых, в эволюции не известны случаи, когда идентичные эволюционные результаты воспроизводились бы несколько раз. Более того, эволюционные изменения всегда новые. Во-вторых, научных данных о том, что каждая раса обладает своим собственным очагом расообразования, не существует. В рамках гипотезы полицентризма позднее Г. Ф. Дебец (1950) и Н. Тома (1960) предложили два варианта происхождения рас. По первому варианту, очаг расообразования европеоидов и африканских негроидов существовал в Передней Азии, тогда как очаг расообразования монголоидов и австралоидов был приурочен к Восточной и Юго-Восточной Азии. Европеоиды передвигались в пределах Европейского материка и прилегающих к нему районов Передней Азии. По второму варианту, европеоиды, африканские негроиды и австралоиды составляют один ствол расообразования, тогда как азиатские монголоиды и американоиды – другой. В соответствии с гипотезой моноцентризма, или монофилии (Я. Я. Рогинский, 1949), которая основана на признании-

общности происхождения, социально-психического развития, а так же одинакового уровня физического и умственного развития всех рас, последние возникли от одного предка, на одной территории. Но последняя измерялась многими тысячами квадратных километров. Предполагается, что формирование рас произошло на территориях Восточного Средиземноморья, Передней и, возможно, Южной Азии.

Выделяют четыре этапа расообразования (В. П. Алексеев, 1985). На первом этапе имело место формирование первичных очагов расообразования (территории, на которых происходит этот процесс) и основных расовых стволов, – западного (европеоиды, негроиды и австралоиды) и восточного (азиатские монголоиды и монголоиды и американоиды). Хронологически это приходится на эпохи низшего или среднего палеолита (около 200 000 лет назад), т. е. совпадает с возникновением человека современного типа. Следовательно, основные расовые сочетания в западных и восточных районах Старого Света складывались одновременно с оформлением признаков, присущих современному человеку, а также с переселением части человечества в Новый Свет. На втором этапе происходило выделение вторичных очагов расообразования и формирование ветвей в пределах основных расовых стволов. Хронологически этот этап приходится на верхний палеолит и частично мезолит (около 15 000–20 000 лет назад). На третьем этапе расообразования происходило становление локальных рас. По времени это канун мезолита и неолита (около 10 000–12 000 лет назад). На четвертом этапе возникли четвертичные очаги расообразования и сформировались популяции с углубленной расовой дифференциацией, сходной с современной. Это началось в эпоху бронзы и раннего железа, т. е. в IV–III тысячелетиях до нашей эры.

Человек как уникальный биологический вид. Проблема эволюции современного человека

Что бы там ни утверждали приверженцы креационизма – концепции, согласно которой органическая жизнь, человечество, планета Земля и вообще весь мир созданы неким высшим божеством или сверхсуществом, серьёзные учёные относятся к подобным воззрениям более чем скептически. Дарвинская теория эволюции, изложенная им в книге под названием «Происхождение видов путём естественного отбора», в сочетании с теорией наследственности, разработанной Менделем, является общепринятой, поскольку современная наука накопила немало доказательств её истинности. Палеонтологические, биогеографические, сравнительно-анатомические, эмбриологические и молекулярные свидетельства эволюции подтверждают факт происхождения всех ныне живущих на Земле организмов от одного общего предка, что позволяет более или менее точно реконструировать историю жизни на нашей планете. Понятно, что все эти природные законы в полной мере относятся и к человеку: пусть даже расхожая фраза «человек произошёл от обезьяны» – это некоторое упрощение, но то, что биологический вид *Homo sapiens* является продуктом многомиллионной эволюции, сомнений не вызывает.

Однако небезынтересно было бы узнать, как пойдёт эволюция дальше. Вопрос тем более важный, что человечество – впервые за всю историю суще-

ствования жизни на Земле – обладает сейчас реальными техническими возможностями влиять на ход эволюции. Ведь тот факт, что человек стал – или же провозгласил себя – царём природы, вовсе не отменяет эволюционные механизмы естественного отбора. Продолжает, в частности, действовать закон экономичности и рациональности эволюции: органы и функции организма, не находящие применения, дегенерируют и со временем полностью утрачиваются.

Большинство специалистов в области эволюционной биологии полагают, что человек будет становиться всё менее мускулистым, поскольку условия жизни по мере развития цивилизации предъявляют всё более скромные требования к скелетно-мышечному аппарату. Стальные мышцы, мощные суставы, кости с многократным запасом прочности – всё это, с точки зрения эволюции, совершенно бессмысленное расточительство в новых условиях. Британский палеонтолог и антрополог Джей Сток (*Jay Stock*), научный сотрудник Кембриджского университета, говорит: «Есть немало оснований утверждать, что эволюция продолжается. Мы знаем, например, что вследствие развития сельского хозяйства и изменений, которые претерпело питание человека, его зубы и челюстные кости уменьшились в размере. Но изменения происходят и на генетическом уровне: мы видим, что всё более широкое распространение получает ген, кодирующий лактазу, она же бета-галактозидаза, – это тот фермент, который секретируется в тонком кишечнике и расщепляет лактозу – молочный сахар – на глюкозу и галактозу, позволяя нам тем самым усваивать молоко. В мире, особенно в Юго-Восточной Азии и в Африке, ещё много людей, у которых этот фермент обладает крайне низкой активностью или вообще отсутствует, что лишает их способности усваивать молоко. Однако этот генетический дефект встречается всё реже, и связано это с распространением молочного животноводства и с тенденцией подкармливать новорождённых коровьим молоком».

На протяжении миллионов лет эволюция превращала человека в прямоходящее существо. Теперь же нам приходится много сидеть, и мы расплачиваемся за это болями в спине, ущемлением или выпадением межпозвоночных дисков. Однако поскольку этот недуг не уменьшает шансов на продолжение рода, вряд ли можно рассчитывать на то, что эволюция позволит нам со временем приспособиться к сидячему образу жизни. Точно так же и острота зрения сейчас уже не является критерием естественного отбора, поэтому и в этом вопросе надеяться на помощь эволюции не стоит, лучше обзавестись очками. Зато во многих регионах мира растёт доля людей, невосприимчивых к возбудителям некоторых смертельно опасных заболеваний. Джей Сток поясняет, что целый ряд генов, особенно в последние годы, активно видоизменяются. Мы отмечаем увеличение доли людей, обладающих повышенным иммунитетом к малярии и даже к СПИДу. Налицо естественный отбор на генетическом уровне.

В то же время Джей Сток подчёркивает, что всё большее значение в эволюции человека обретают культурные, социальные и технические факторы. Мало того, сейчас мы уже вплотную приблизились к той стадии развития

цивилизации, которая позволит нам целенаправленно управлять ходом нашей биологической эволюции. Генетическое вмешательство в развитие эмбриона? Итальянский учёный Фульвио Мавильо (Fulvio Mavilio), профессор молекулярной биологии в университете Модены, не видит тут никаких проблем: «Лично я это приветствовал бы. Наши гены на протяжении долгой истории человечества и так изменялись, будь то под действием окружающей среды или в результате социального отбора. И мы уже давно используем научно-технические достижения – например, в борьбе с болезнями. Так чем всё это принципиально отличается от целенаправленной генетической модификации человека? Это всего лишь более эффективный путь для достижения той же цели. Представим себе на минутку, что мы могли бы таким способом избавиться от рака, но не делаем этого. Через сто лет наши потомки упрекнут нас в глупости».

Эту же точку зрения разделяет британская специалистка в области биоэтики Сэра Чан (Sarah Chan) из Манчестерского университета. Она не только одобряет генетическую модификацию человека, но и выступает за совершенствование головного мозга путём вживления в него нейрочипов. Конечно, это связано с определённым риском, но этика требует соотнести риск с шансами на успех. Если вмешательство в ход эволюции может повысить качество жизни человека, если генетическая модификация позволит справиться с наследственными болезнями или повысить сопротивляемость человека в борьбе с инфекциями – как это делается с помощью прививок, то было бы непростительно упускать такую возможность, считает Сэра Чан.

Профессор биоэтики Тюбингенского университета Эве-Мари Энгельс (*Eve-Marie Engels*) хоть и признаёт, что провести границу между обычной терапией и искусственным усовершенствованием человека очень нелегко, решительно не согласна с тезисом, будто новые технологии способны сделать человека лучше: «Улучшение ли это на самом деле, мы пока не знаем. То есть такую цель – улучшить природу человека, или хотя бы данного конкретного индивидуума – перед собой поставить можно, но что из этого выйдет, сказать трудно. Вот это и заставляет меня относиться ко всем такого рода затеям скептически».

Но одно ясно: если человек действительно научится активно влиять на ход эволюции, то воспользоваться этими технологиями смогут поначалу лишь состоятельные люди в богатых странах. Однако человек все время пытается усовершенствовать себя, уменьшить количество представителей с наследственными заболеваниями и «синтезировать» так называемого «идельного» человека. В XX в. селекция человека стало особенно популярной, и появилось специальное название для данной науки – евгеника.

Евгеника и генетика. Позитивная и негативная селекции человека. Евгеника (от греч. *ευγενες* – «хорошего рода», «породистый») – учение о наследственном здоровье человека, а также о путях улучшения его наследственных свойств. В современной науке многие проблемы евгеники, особенно борьба с наследственными заболеваниями, решаются в рамках генетики че-

ловека. В связи с быстрым развитием генетики вообще и геномики в частности евгеника как самостоятельная наука утратила свой смысл.

Различают позитивную и негативную евгенику.

Цель позитивной евгеники – содействие воспроизводству людей с признаками, которые рассматриваются как ценные для общества (отсутствие наследственных заболеваний, хорошее физическое развитие, иногда – высокий интеллект).

Цель негативной евгеники – прекращение воспроизводства лиц, имеющих наследственные дефекты, либо тех, кого в данном обществе считают физически или умственно неполноценными.

Грань между негативной и позитивной евгеникой условна и основные мировые религии в настоящее время отвергают оба вида евгеники. В Китае, Индии широко практикуют диагностику пола плода и часто abortируют девочек. Например, по данным индийско-канадских исследований, примерно 500 тыс. нерожденных девочек abortируются в Индии каждый год. В этой стране приходится 927 девочек на каждых 1 000 мальчиков в возрасте до 6 лет. В мире это соотношение в среднем составляет 1 050 девочек к 1 000 мальчиков». Тем самым нарушается естественное соотношение мальчиков и девочек, что приводит к негативным последствиям для общества. Это скорее можно назвать негативной евгеникой – искусственным устранением из популяции людей, которые в данном социуме воспринимаются как нежелательные.

Основы селекции были известны скотоводческим народам с глубокой древности. В Спарте неполноценных по тем или иным критериям детей, с отклонениями от норм, принятых в Спарте, бросали в пропасть. Ещё Платон писал, что не следует растить детей с дефектами или рожденных от неполноценных родителей. Неполноценным, а также жертвам собственных пороков должно быть отказано в медицинской помощи, а «моральных вырожденков» следует казнить. С другой стороны, идеальное общество, по Платону, обязано поощрять временные союзы избранных мужчин и женщин с тем, чтобы они оставляли высококачественное потомство. Во многих культурах изнасилование считается преступлением.

Основные принципы евгеники были сформулированы английским психологом Фрэнсисом Гальтоном в конце 1883 г. Он предложил изучать явления, которые могут улучшить наследственные качества будущих поколений (одаренность, умственные способности, здоровье). Первые эскизы теории были представлены им в 1865 г. в статье «Наследственный талант и характер» («*Hereditary Talent and Character*»), более детально разработаны в книге «Наследование таланта» («*Hereditary Genius*», 1869).

Гальтон в 1883 г. ввел понятие евгеники для обозначения научной и практической деятельности по выведению улучшенных сортов культурных растений и пород домашних животных, а также по охране и улучшению наследственности человека.

Гальтон был расистом и считал африканцев неполноценными. В своей книге «Тропическая Южная Африка» он написал, что эти дикари напраши-

ваются на рабство. У них, вообще говоря, отсутствует независимость, они идут за хозяином, как спаниель. «Слабые нации мира неизбежно должны уступить дорогу более благородным вариантам человечества». Он также считал, что бедные и больные недостойны иметь потомство.

В этот же период были сформированы основные идеи социального дарвинизма, оказавшие сильное влияние на умонастроения философов того времени. Ф. Гальтон ввёл термин «евгеника» в 1883 г., в своей книге «Исследование человеческих способностей и их развития» («*Inquiries into Human Faculty and Its Development*»). В 1904 г. Гальтон определил евгенику как «науку, занимающуюся всеми факторами, улучшающими врождённые качества расы».

Позже Келликотт определил евгенику как «социальное управление эволюцией человека».

Евгенические теории нашли широкое применение в разных странах. Правительства некоторых стран реализовали те или иные практические шаги по улучшению человеческих качеств. На Международном Конгрессе по вопросам евгеники, т. е. науки об улучшении человеческой породы, который проходил в Нью-Йорке в 1932 г., один из ученых специалистов-евгеников прямо заявил – нет никакого сомнения, что если бы в Соединенных Штатах закон о стерилизации применялся бы в большей мере, то в результате меньше чем через сто лет мы ликвидировали бы по меньшей мере 90 % преступлений, безумия, слабоумия, идиотизма и половых извращений, не говоря уже о многих других формах дефективности и дегенерации. Таким образом, в течение столетия наши сумасшедшие дома, тюрьмы и психиатрические клиники были бы почти очищены от своих жертв человеческого горя и страдания.

Сторонники евгеники хотели улучшить человеческий вид через обязательную стерилизацию преступников и лиц с асоциальным поведением: бродяг, алкоголиков, насильников, «половых извращенцев». Подобные программы осуществлялись в 1920–1930 гг. в ряде штатов США, в 1930–1970 гг. в Швеции и др. (рис. 4.8.3).

В нацистской Германии (1933–1945) использовалась стерилизация и умерщвление по отношению к «неполноценным лицам»: психическим больным, гомосексуалистам, цыганам. Затем последовало их уничтожение, а также тотальное уничтожение евреев.

Нацистские евгенические программы, которые проводились в рамках предотвращения вырождения немецкого народа как представителя «арийской расы»:

- программа эвтаназии Т-4 – уничтожение психических больных, и вообще больных более 5 лет как нетрудоспособных;
- уничтожение гомосексуалистов;
- лебенсборн – зачатие и воспитание в детских домах детей от служащих СС, прошедших расовый отбор, т. е. не содержащих «примесей» еврейской и вообще не арийской крови у их предков.
- окончательное решение еврейского вопроса (полное уничтожение);

- план «Ост» – захват восточных территорий и «сокращение» местного населения как относящегося к низшей расе.

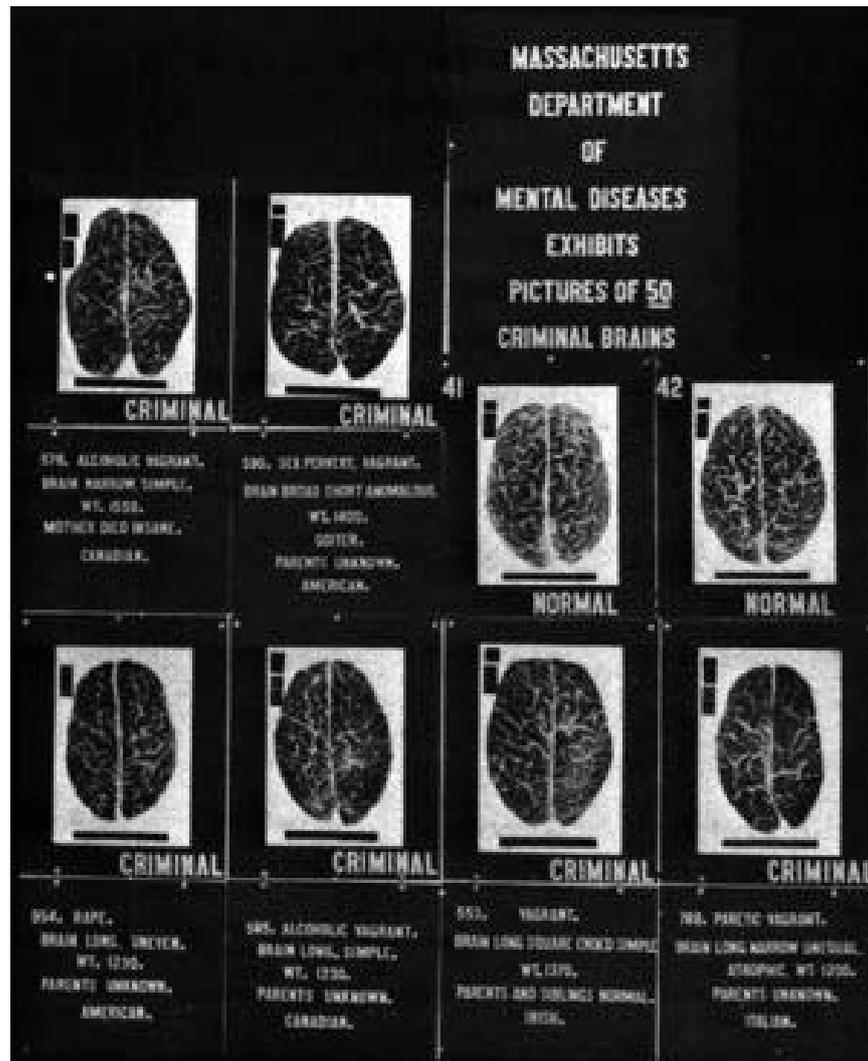


Рис. 4.8.3. Мозг преступников, университетская библиотека штата Пенсильвания, 1920-е годы

До настоящего времени в некоторых штатах США предусмотрена возможность замены пожизненного заключения лиц, совершивших преступления на сексуальной почве, – на добровольную кастрацию. В этом случае кастрация выполняет одновременно превентивно-карательную роль.

Так правомочен ли человек судить о том, какой признак полезен, а какой нет? Нам решать, кому из людей существовать, а кому погибнуть?

Биосоциология и эволюция морали. Изучение мышления составляет одну из актуальных проблем современных наук о поведении животных, поскольку только оно служит источником данных для реконструкции процесса возникновения и развития этой когнитивной функции на ранних этапах антропогенеза.

У истоков изучения этой проблемы стоял Ч. Дарвин (1871), который указывал, что наряду с инстинктами и ассоциациями у них имеется и «спо-

способность к рассуждению» (reasoning). При этом он подчеркивал, что разница между психикой человека и высших животных, как бы она ни была велика, это, конечно, разница в степени, а не в качестве.

Мышление человека обеспечивает активное овладение законами окружающей среды для решения задач в новых ситуациях. Оно основано на обобщенном и опосредованном отражении действительности, а также на оперировании символами. Важно подчеркнуть, что, согласно Лурия, акт мышления возникает, когда субъект оказывается в ситуации, относительно выхода из которой у него нет готового решения – привычного или врожденного.

Для обозначения этой когнитивной способности животных употребляют самые разнообразные термины, как русские, так и английские. В этой связи уместно привести высказывание Н.Н. Ладыгиной – Коте (1925), что при анализе высших когнитивных функций животных следует отбрасывать все обычно взаимно перемешиваемые понятия, такие как ум, разум, рассудок, и заменять их термином «мышление», подразумевая под этим последним только логическое, самостоятельное мышление, сопровождающееся процессами абстрагирования, образованием понятий, суждений, умозаключении. Ладыгина – Коте (1963) отмечала также, что о наличии интеллекта может свидетельствовать только установление новых адаптивных связей в новой для животного ситуации.

Многогранность этой психической функции человека определила и разнообразие методик для изучения мышления животных. Часть из них направлена на то, чтобы выяснить, способны ли животные к обобщению, абстрагированию, символизации и умозаключениям. Другая оценивает способность к решению новых задач в новых, экстренно возникших ситуациях, для выхода из которых у особи нет «готового» решения. Начало экспериментальному изучению этой стороны мышления положил В. Келер (1925). Он считал, что шимпанзе могут решать новые для них задачи не методом проб и ошибок, а на основе «разумного постижения» логических связей между стимулами или событиями. Для обозначения этой способности он ввел понятие «ин-сайт» и доказал наличие такого феномена у антропоидов.

Благодаря В. Келеру началось изучение орудийной деятельности, которая и до сих пор остается одной из важнейших экспериментальных моделей. Чтобы спровоцировать обезьян на употребление (а иногда и изготовление) орудий – посторонних предметов для достижения видимой, но физически недоступной приманки – исследователи подвешивали ее на большой высоте, или размещали за пределами досягаемости, предлагая ящички, палки, тесемки и т. п. для преодоления расстояния, помещали ее в разного рода узкие трубки, создавали специальные устройства, для проникновения в которые также требовались какие-то приспособления. Наконец, в знаменитых опытах в лаборатории И. П. Павлова для получения приманки требовалось потушить огонь спиртовки, добывая воду разными способами.

В работах многочисленных исследователей, в том числе отечественных, начиная с Н. Н. Ладыгиной–Коте, И. П. Павлова и его сотрудников, Г. З.

Рогинского, Э. Г. Вацуро, М. А. Дерягиной, М. Л. Бутовской, Л. А. Фирсова, С. Л. Новоселовой, *W. K ehler, R. Y erkes, S.T. P arker, K.R. Gi bson, E. Visalberghi* и многих других была подтверждена способность приматов адекватно использовать орудия в ситуации, «для выхода из которой у них не было готового решения». При анализе структуры орудийных действий был выявлен ряд особенностей, обеспечивающих нахождение адекватного решения:

- принятие решения осуществляется не в результате прямых проб и ошибок, а за счет «разумного постижения структуры задачи», т. е. выявления причинно-следственных отношений между ее компонентами;
- при решении задачи шимпанзе действуют не наугад, а анализируют ее пространственные компоненты – расстояние до приманки и длину палки или тесемки, высоту пирамиды, которая необходима, чтобы до нее дотянуться;
- антропоиды планируют свои действия и предвидят их результат, что позволяет им достигать цели, применяя орудия разнообразными способами;
- применение орудий у антропоидов включает «фазу приготовления» и достижение «промежуточной цели», за счет «объединения в единую деятельность двух отдельных операций». Это удовлетворяет критерию достижения высшей стадии эволюции психики животных – стадии интеллекта по А. Н. Леонтьеву (1983).

В качестве примера решения задачи, иллюстрирующего эти свойства, в частности, включающего несколько «фаз приготовления», можно привести эпизод, описанный Л.А. Фирсовым. Для того, чтобы выбраться из вольеры, две молодые самки шимпанзе – Лада и Нева – отломали палку от стоявшего внутри вольеры стола, с ее помощью содрали штору с удаленного окна лаборатории. Закидывая штору как лассо, они сбросили ключи со стоящего далеко от решетки стола, затем подтянули их к себе (с помощью той же шторы) и открыли замок. Всю эту операцию они проделали в течение короткого промежутка времени, а при воссоздании исходной ситуации – ключи оставлены на удаленном от решетки столе – с охотой все повторили. "Надо быть слишком предубежденным к психическим возможностям антропоидов, – пишет Фирсов, – чтобы во всем описанном увидеть только совпадение. Общим для поведения обезьян ... было отсутствие простого перебора вариантов. Эти акты точно развертывавшейся поведенческой цепи, вероятно, отражают реализацию уже принятого решения».

Значение этих работ состояло также в том, что они выявили особенности, достоверно отличающие поведение антропоидов от поведения остальных приматов, для которых спонтанное употребление орудий по собственной воле совершенно не характерно. Более того, в работах С. Л. Новоселовой (2001) было показано, что при систематическом применении орудий шимпанзе не просто заучивает цепь движений, а «выделяет в серии совершаемых им орудийных действий общие для них существенные признаки» и формирует «обобщенный способ действия». В отличие от них капуцины совершают новые пробы и ошибки при решении каждой новой задачи. Столь же радикальные различия в орудийном поведении шимпанзе и капуцинов выявила Э.

Визалберги (Visalberghi, 1997). Этот очень важный вывод подтверждается и при анализе других сторон мышления приматов.

Изучение орудийной деятельности доказывало наличие зачатков мышления прежде всего у ближайших родственников человека – человекообразных обезьян. Не меньшее значение имел и их поиск у широкого спектра более далеких от человека и более примитивных видов. В 60–80-е годы XX в. Л. В. Крушинский (1986) разработал несколько задач для сравнительного изучения мышления, которое он называл рассудочной деятельностью животных. Он называл эти задачи элементарными логическими, поскольку решить их можно было при первом же предъявлении, не за счет совершения проб и ошибок, а на основе анализа и понимания («улавливания») лежащей в их основе эмпирической закономерности. В отличие от орудийных задач эти методики можно было применять к представителям самых разных видов, а их результаты были доступны объективной количественной оценке.

К настоящему времени доказательства наличия у животных элементов мышления представляются все более убедительными благодаря своему разнообразию и многократной проверке в ряде лабораторий, и голоса скептиков звучат все слабее. В заключение нужно еще раз отметить: для того, чтобы глубоко понять поведение животного, тем более столь сложную его функцию, как зачатки мышления, целесообразно анализировать его как можно в более широком диапазоне ситуаций. Современные представления о высших психических функциях животных основаны на разноплановом комплексе знаний, почерпнутых как из экспериментов ученых разных направлений, так и из наблюдений за поведением в природной среде обитания. Благодаря последним разработаны методики лабораторных экспериментов, которые в той или иной мере воспроизводят ситуации, отмеченные в естественном поведении животных. С помощью указанных методик получена сравнительная характеристика развития элементарного мышления у ряда видов птиц и млекопитающих. Наряду с этим длительные и регулярные наблюдения в природе выявили ряд проявлений мышления животных, ранее не описанных в лабораторных экспериментах. Полученное благодаря таким наблюдениям знание полного репертуара видоспецифического поведения позволяет исключать случаи, которые ранее ошибочно относили к проявлениям мышления. Тенденция будущих исследований элементарного мышления животных состоит во все более тщательном анализе природы предположительно разумных актов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

К главе 1

1. Бейли, Н. Математика в биологии и медицине / Н. Бейли. – М. : Мир, 1970.
2. Вопросы философии. – 1964. – № 9. – 35 с.
3. История биология (с древнейших времен до наших дней) / под ред. С. Р. Микулинского. – М. : Наука, 1972.
4. История биологии (с начала XX века до наших дней) / под ред. Л. Я. Бляхера. – М. : Наука, 1975.
5. Кузнецова, Н. И. Социокультурные проблемы формирования науки в России (XVIII–середина XIX вв.) / Н. И. Кузнецова. – М. : УРСС, 1997. – С. 1–11.
6. Кун, Т. Структура научных революций / Т. Кун. – М. : Прогресс, 1977. – 300 с.
7. Лакатос, И. Фальсификация и методология научно-исследовательских программ / И. Лакатос. – М. : Медиум, Моск. филос. фонд, 1995. – 236 с.
8. Лихачев, Д. С. Прошлое – будущему / Д. С. Лихачев. – Л., 1985. – С. 50–51.
9. Мелков, Ю. О. Автореф. дис. ... канд. филос. наук : 09.00.09 / Київський національний ун-т ім. Тараса Шевченка. – Киев, 2002.
10. Мешалкин, Ю. П. Основы биофизики : учеб. пособие / Ю. П. Мешалкин. – Новосибирск : Изд-во Новосибирск. гос. техн. ун-та, 2000.
11. Очиров, Д. – Д. Э. Методологическая физика / Д. – Д. Э. Очиров. – Улан-Удэ : Изд-во ВСГТУ, 2004. – 346 с.
12. Петров, М. К. Как создавали науку? / М. К. Петров // Природа. – 1977. – № 9. – С. 81.
13. Плавильщиков, Н. Н. Гомункулос (Очерки из истории биологии) / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Детская литература, 1971.
14. Розин, В. М. Методологические проблемы биологии и возможные пути их решения / В. М. Розин // Методология биологии: новые идеи (синэргетика, семиотика, коэволюция). – М. : Эдиториал УРСС, 2001. – С. 94–111.
15. Поппер, К. Логика и рост научного знания / К. Поппер. – М. : Прогресс, 1983. – С. 62, 63.
16. Рузавин, Г. И. Методология научного исследования : учеб. пособие для вузов / Г. И. Рузавин. – М. : ЮНИТИ-ДАНА, 1999. – 317 с.
17. Советский энциклопедический словарь / глав. ред. А. М. Прохоров. – М. : Сов. энциклопедия, 1987. – С. 142.
18. Щедровицкий, Г. П. Философия. Наука. Методология / Г. П. Щедровицкий. – М. : Шк. культ. политики, 1997. – 656 с.
19. Яскевич, Я. С. Методология и этика в современной науке: поиск открытой рациональности : учеб.-метод. пособие / Я. С. Яскевич. — Минск : БГЭУ, 2007. – 186 с.

К главе 2

1. История биология (с древнейших времен до наших дней) / под ред. С. Р. Микулинского. – М. : Наука, 1972.
2. <http://www.island-of-freedom.com/LEIBNIZ.HTM>
3. <http://www.philosophy.ru/library/gaid/02/8.html>
4. <http://westwood.fortunecity.com/italian/224/vinci/galleria.htm>
5. Ваганов, А. Музеефикация Интернета. – НГ-Наука. 2000 г. 19 июля.
6. Смит, Р. Разнообразие историко-научных исследований в Великобритании // ВИЕТ. – 2000. – № 2. – С. 51–72.
7. Beyond 2000: Science Education for the Future. King's College London, 1998.
8. Рычков, Н. П. Журнал или дневные записки капитана Рычкова по разным провинциям Российского государства, 1769 и 1770 году / Н. П. Рычков. – СПб., 1770.
9. Паллас, П. С. Путешествие по разным провинциям Российской империи : Ч. 1–3 / П.С. Паллас. – СПб., 1773. – 88 с.
10. Георги, И. Г. Описание всех обитающих в Российском государстве народов: их жит. обрядов, обыкновений, одежд, жилищ, упражнений, забав, вероисповеданий и др. достопамятностей / И. Г. Георги. – СПб., 1799. – Ч. 1–2
11. Лепехин, И. Дневные записки путешествия академика Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства: в 1768, 1769 и 1770 году : Ч. 1–2 / И. Лепехин. – СПб., 1795. – 1802 с.
12. Фальк И. П. Записки путешествия академика Фалька / И. П. Фальк. – СПб., 1824. – Ч. 1–2. – 25 с.
13. Гнучева, В. Ф. Материалы для истории экспедиций Академии наук в XVIII и XIX веках / В. Ф. Гнучева // Труды Архива АН СССР. – М.–Л., 1940. – Вып. 4.
14. Лебедев, Д. М. Русские географические открытия и исследования / Д. М. Лебедев, В. А. Есаков. – М., 1971.

К главе 3

1. Базилевская, Н. А. Краткая история ботаники / Н. А. Базилевская, И. П. Белоконь, А. А. Щербаков. – М. : Наука, 1968.
2. Бляхер, Л. Я. Очерк истории морфологии животных / Л. Я. Бляхер. – М. : Изд-во АН СССР, 1962.
3. История биологии : в 2 т. – М. : Наука, 1972. – Т. 1; 1975, – Т. 2.
4. Развитие эволюционной теории в СССР. – Л. : Наука, 1983.
5. Баженов, Л. Б. Основные вопросы теории гипотезы / Л. Б. Баженов. – М. : Высш. шк., 1961.
6. Пуанкаре А. О науке / А. Пуанкаре. – М. : Наука, 1983.
7. Эйнштейн, А. Физика и реальность / А. Эйнштейн. – М. : Наука, 1965.
8. Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии Н. Н. Воронцов. – М., 1999.

9. Всеобщая история химии. Возникновение и развитие химии с древнейших времен до XVII в. / отв. ред. Ю. И. Соловьев. – М. : Наука, 1980. – 399 с.

К главе 4

1. .374.ru. От простого к сложному. – Режим доступа: <http://374.ru>.
2. Answer.com. – Режим доступа : <http://www.answers.com>.
3. Beyond 2000: Science Education for the Future. King's College London, 1998.
4. Diggreader. – Режим доступа : <http://www.diggreader.ru>.
5. Discover. – Режим доступа : <http://discovermagazine.com>,
6. Genomics. – Режим доступа : <http://www.watisgenomics.nl>.
7. Hopkins marine station. – Режим доступа: <http://www-marine.stanford.edu>.
8. <http://westwood.fortunecity.com/italian/224/vinci/galleria.htm>
9. Mayr E. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance. Cambridge (Mass); London: Belknap Press, 1982.
10. School of Physics. / Georgia institute of technology. –Atlanta, USA, 2007 – Режим доступа : <http://www.physics.gatech.edu>,
11. Wikimedia Commons. – Режим доступа : <http://commons.wikimedia.org>,
12. Азимов, А. Краткая история биологии. От алхимии до генетики : пер. с англ. Л. А. Игоревского / А. Азимов. – М. : ЗАО Центрполиграф, 2004. – 223 с.
13. Алхимик. – Режим доступа : <http://www.alhimik.ru>.
14. Бляхер, Л. Я. Очерк истории морфологии животных / Л. Я. Бляхер. – М. : Изд-во АН СССР, 1962.
15. Ваганов, А. Музеефикация Интернета. НГ-Наука. 2000 г. 19 июля.
16. Википедия. – Режим доступа : <http://ru.wikipedia.org>.
17. Вопросы философии. – 1964. – 9. С. 35.
18. Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии / Н. Н. Воронцов. М., 1999.
19. Все для учителя биологии / Изд. дом Первое сентября. – Режим доступа : <http://bio.1september.ru>.
20. Гайсинович, А. Е. Зарождение и развитие генетики / А. Е. Гайсинович. – М. : Наука, 1988.
21. Георги, И. Г. Описание всех обитающих в Российском государстве народов : их жит. обрядов, обыкновений, одежд, жилищ, упражнений, забав, вероисповеданий и др. достопамятностей / И. Г. Георги. – СПб., 1799. – Ч.1–2.
22. Гнучева, В. Ф. Материалы для истории экспедиций Академии наук в XVIII и XIX веках / В. Ф. Гнучева, // Труды Архива АН СССР. – М.–Л., 1940. – Вып. 4.
23. Государственное учреждение Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии имени почетного академика Н. Ф. Гамалеи / Рос. акад. мед. наук. – Режим доступа: <http://www.gamaleya.ru>.

24. Государственный Дарвиновский музей. – Режим доступа : <http://www.darwin.museum.ru>.
25. Гусев, М. В. Микробиология / М. В. Гусев, Л. А. Минеева. – 4-е изд. – М. : Академия, 2007. – 464 с.
26. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора : кн. для учителя / Ч. Дарвин; коммент. А. В. Яблокова, Б. М. Медникова. – М. : Просвещение, 1986. – 383 с.
27. Джохансон, Д. Истоки рода человеческого / Д. Джохансон, М. Люси. Иди. – М. : Мир, 1984.
28. Жизнь растений. – Режим доступа : <http://zr.molbiol.ru>.
29. История биологии (с начала XX века до наших дней) / под ред. Л. Я. Бляхера. – М. : Наука, 1975.
30. История биологии : в 2 т. – М. : Наука, 1972. – Т. 1; 1975. – Т. 2.
31. История биология (с древнейших времен до наших дней) / под ред. С. Р. Микулинского. – М. : Наука, 1972.
32. Канаев, И. И. Избранные труды по истории наука / И. И. Канаев. – СПб. : Алетейя, 2000.
33. Кафедра биохимии / Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского. – 2006. – Режим доступа : <http://www.cbic.narod.ru>.
34. Кафедра физической и коллоидной химии / Южный федеральный университет. – Режим доступа: <http://www.physchem.chimfak.rsu.ru>.
35. Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки) / Э. И. Колчинский. – СПб. : Наука, 2002.
36. Коммерческая биотехнология. – Режим доступа: <http://www.cbio.ru>.
37. Культура в Вологодской области. – Режим доступа : <http://www.cultinfo.ru>.
38. Лебедев, Д. М. Русские географические открытия и исследования / Д. М. Лебедев, В. А. Есаков. – М., 1971.
39. Ленинджер, А. Основы биохимии : в 3 т. / А. Ленинджер. – М. : Мир, 1985.
40. Лепехин И. Дневные записки путешествия академика Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства: в 1768, 1769 и 1770 году. – СПб., 1795. – Ч. 1–2. – 1802 с.
41. Нидхэм, Дж. История эмбриологии / Дж. Нидхэм. – М. : Иностран. лит. 1947. – Т. 1.
42. Нобелевские премии по физиологии или медицине за 100 лет / А. Д. Ноздрачев [и др.]. – СПб. : Гуманистика, 2002.
43. Основы учения об антибиотиках. – Режим доступа : <http://ankas.ru>,
44. Открытый колледж. / Физикон. М., 2008. – Режим доступа : <http://www.college.ru>.
45. Очерки истории естественнонаучных знаний в древности. – М. : Наука, 1982.

46. Паллас, П. С. Путешествие по разным провинциям Российской империи / П. С. Паллас. – СПб., 1773. – Ч. 1–3. – 88 с.
47. Плавильщиков, Н. Н. Гомункулос (Очерки из истории биологии) / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Детская литература, 1971.
48. Развитие эволюционной теории в СССР. – Л. : Наука, 1983.
49. Разные фотографии. – Режим доступа: <http://all-photo.ru>.
50. Русский медицинский сервер. – Режим доступа : <http://www.rusmedserv.com>.
51. Рычков, Н. П. Журнал или дневные записки капитана Рычкова по разным провинциям Российского государства, 1769 и 1770 году / Н. П. Рычков. – СПб., 1770.
52. Скороходов, Л. Я. Столетие антисептики / Л. Я. Скороходов, Д. Листер. – Л. : Наука, 1971.
53. Смит, Р. Разнообразие историко-научных исследований в Великобритании // ВИЕТ. 2000. – № 2. – С. 51–72.
54. Уотсон, Дж. Двойная спираль / Дж. Уотсон. – М. : Мир, 1969.
55. Уралучприбор / Федеральное агентство образования. – Режим доступа: <http://labstend.ru/site/index/foilies/univ/chem>.
56. Факультет почвоведения / Моск. гос. ун-т, 2005. – Режим доступа : <http://soil.ss.msu.ru>.
57. Фальк, И. П. Записки путешествия академика Фалька. – СПб., 1824. – Ч. 1–2. – 25.
58. Фармацевтический вестник. – Режим доступа : <http://www.pharmvestnik.ru>.
59. Энциклопедия Кругосвет. – Режим доступа : <http://www.krugosvet.ru>.