

Механизм менделевской наследственности (к столетию опубликования монографии «The Mechanism of Mendelian Heredity» группой Т.Х. Моргана)

Е.Б. Музрукова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

Статья посвящена столетию выхода в свет первой монографии Т.Х. Моргана, А. Стертеванта, Г. Меллера, К. Бриджеса «The Mechanism of Mendelian Heredity» (1915) (Механизм менделевской наследственности), в которой была изложена программа генетических исследований Моргана. Актуальность статьи определяется тем, что как ученый Т.Х. Морган является уникальной исторической фигурой, олицетворяющей собой развитие новой области биологии – генетики – в течение первых десятилетий XX в. Деятельность Моргана и его учеников позволяет изучать взаимодействие между генетикой и другими биологическими дисциплинами. Исторический анализ этой монографии позволяет выявить важные аспекты формирования генетики как науки. Кроме того, монография представляет собой яркий пример работы научной школы – первой научной школы в генетике, благодаря которой лидерство в генетических исследованиях перешло от Европы к Америке. В формировании хромосомной теории наследственности основную роль сыграли изучение мутаций и цитологический анализ хромосомных перестроек. Это послужило экспериментальным доказательством сцепления определенных генов в хромосоме и стало отправной точкой в открытии кроссинговера, что было огромным шагом вперед. Составление хромосомных карт, изучение хромосомных перестроек берут начало в школе Моргана. В Нобелевской лекции (1934 г.) Т.Х. Морган изложил не только результаты работы своей группы, но и программу развития генетики на долгие годы вперед.

Ключевые слова: наследственность; «дрозофильная» группа Т.Х. Моргана; генетика; хромосомы; кроссинговер; картирование; научная школа; Морган.

«The Mechanism of Mendelian Heredity» (The 100th anniversary of the first publication of the book by the group of T.H. Morgan)

E.B. Muzrukova

Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Science, Moscow, Russia

The article is dedicated to the 100th anniversary of the first Morgan's book, «The Mechanism of Mendelian Heredity» in 1915. The book presented the program of Morgan's genetic research. The necessity of this article stems from the fact that T.H. Morgan is a unique historical figure, which personifies the development of a new branch of biology, genetics, in the first decades of the 20th century. The works by Morgan and his disciples illustrate the relationships between genetics and other fields of biology. Historical analysis of the monograph sheds light to key points in the formation of genetics as a science in the early 20th century. Moreover, the activities of Morgan's group is a prominent example of a scientific school, the first in genetics. It is owing to that school, America gained the leadership in genetic research from Europe. Cytological analysis of chromosomal rearrangements and study of mutations played the key role in the formation of the chromosome theory of inheritance. By studying mutations in *Drosophila*, Morgan obtained an experimental proof of linkage of individual genes in a chromosome. Study of deviations in the linkage provided grounds for the discovery of crossover, which was a great stride forward. Construction of chromosome maps and investigation of chromosome rearrangements stem from Morgan's school. When reading his Nobel lecture in 1934, Morgan presented not only the results of his group but also a long-range program of genetics development.

Key words: heredity; *Drosophila* group; genetics; chromosomes; chromosomal crossover; scientific school; Morgan's scientific work; cytological analysis.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Музрукова Е.Б. Механизм менделевской наследственности (к столетию опубликования монографии «The Mechanism of Mendelian Heredity» группой Т.Х. Моргана). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):234-242.

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Muzrukova E.B. «The Mechanism of Mendelian Heredity» (The 100th anniversary of the first publication of the book by the group of T.H. Morgan). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(2):234-242.

УДК 575.1(091)

Поступила в редакцию 11.02.2015 г.

Принята к публикации 15.04.2015 г.

© АВТОР, 2015

Жизнь Т.Х. Моргана, его судьба и биография неотделимы от истории биологии XX в. Многообразие его научных интересов поражает: эмбриология, генетика, биохимия, эволюционная теория, генетика человека – все это нашло отражение в научной деятельности Моргана. С именем Моргана и его школы связан совершенно новый этап развития генетики. Модель внутреннего строения хромосом, построенная Морганом на основании картирования с применением рекомбинационного анализа, стала фактором, стимулировавшим развитие генетики и ее теоретических основ.

Начало работы «дрозофильной» группы

«Дрозофильная» группа – ученики, которых собрал вокруг себя Т.Х. Морган, – представляет собой уникальный случай в истории биологии (Allen, 1978) как по составу участников, так и по стилю работы, а также по результатам, которые были получены в очень короткие сроки. А. Стертевант и К. Бриджес были приняты Морганом на работу в 1910 г., Г. Меллер – в 1912 г. Они и составили ядро «дрозофильной» группы (Музрукова, 2002).

Работа группы в период с 1910 по 1915 гг. шла по трем основным направлениям. Прежде всего, это составление первых карт хромосом, на которых было отображено линейное расположение различных генов относительно друг друга по длине хромосомы. Другой областью интересов были уточнение, модификация и углубление понимания менделевских закономерностей, благодаря открытию Морганом и его учениками таких явлений, как множественный аллеломорфизм, летальные гены, гены-модификаторы. В основе третьего направления было открытие К. Бриджесом в 1914 г. явления нерасхождения хромосом, что не только привело к окончательному цитологическому доказательству роли хромосом в наследственности, но и дало в дальнейшем новую интерпретацию определения пола. Данные, полученные в рамках каждого из указанных направлений, вносили коррективы в основные положения менделизма.

А. Стертевант был первым, кто на практике применил теоретический вывод о линейном расположении генов в хромосоме. Положения и правила составления хромосомных карт были разработаны им совместно с Морганом еще в 1911 г. Результаты этой работы получили окончательное выражение в статье 1913 г., когда Стертеванту удалось составить первую генетическую карту хромосомы X дрозофилы (Sturtevant, 1913).

Благодаря открытиям школы Моргана в генетику был введен целый ряд новых понятий. К этому относится процесс кроссинговера, с помощью которого Морган в 1911 г. (1937) объяснил факт обмена участками хромосом.

Несмотря на то что Морган с самого начала придавал очень большое значение составлению хромосомных карт, он всегда подчеркивал, что карты – лишь модель, описывающая возможное строение хромосомы. Существенное дополнение было внесено в методику картирования благодаря исследованиям Меллера, выполненным в 1914–1915 гг. и опубликованным в его диссертации (Muller, 1916). Он предложил определять интенсивность интерференции (подавления кроссинговера вблизи пункта, где обмен уже произошел) количественно, путем деления фактически

наблюдаемой частоты двойного кроссинговера на частоту, ожидаемую теоретически. Этот показатель он назвал коэффициентом совпадения, или коинцидентией.

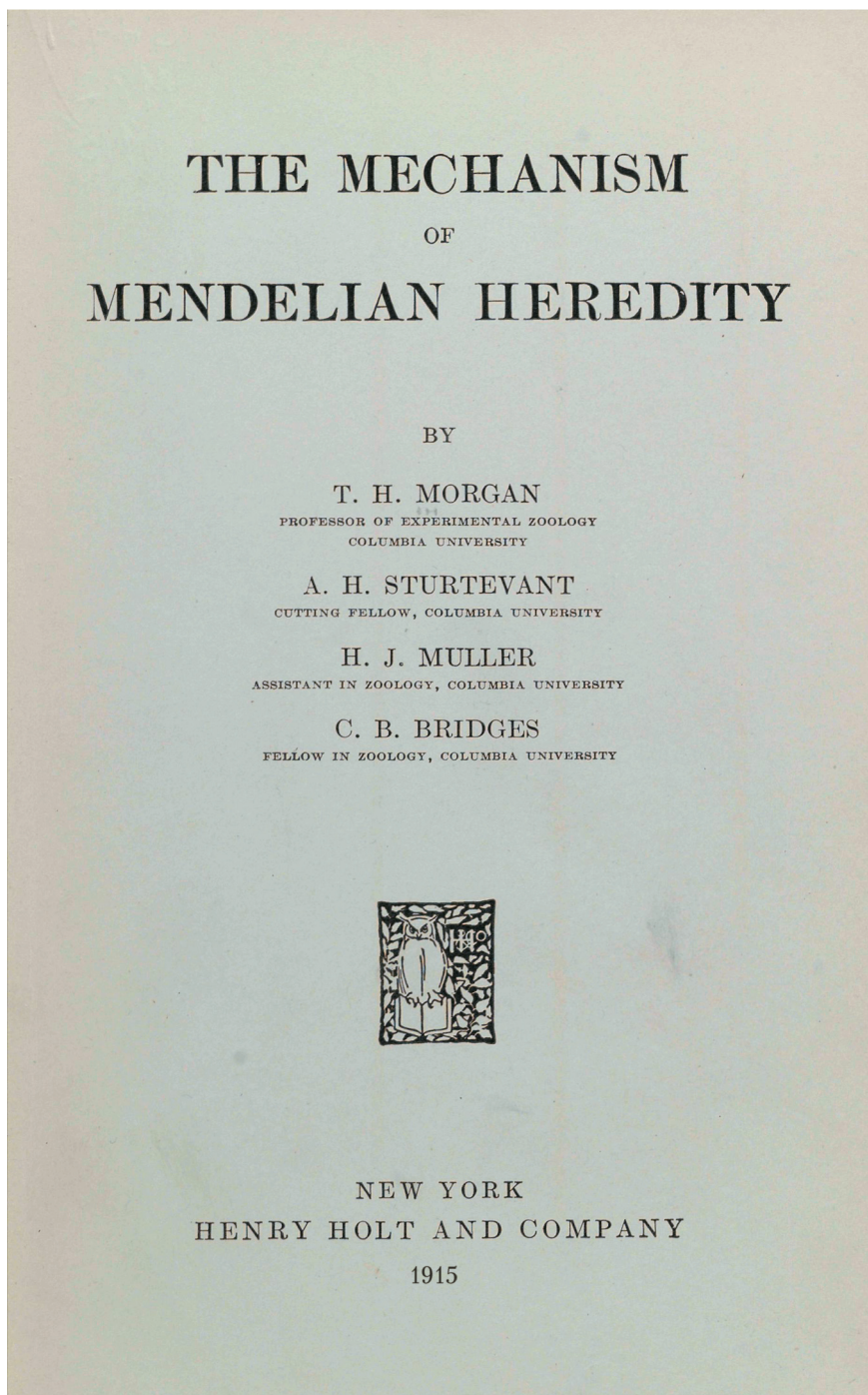
Оценивая начальный период работы по генетике рода *Drosophila*, Г. Меллер (его отношение к творчеству Моргана не всегда было однозначным) писал: «Очевидно, история первого периода «дрозофильной» группы будет переписана и пересказана в будущем не раз, но необходимо согласиться, что доказательство Морганом кроссинговера и его предположение, что между генами, расположенными друг от друга дальше, кроссинговер происходит чаще, чем между генами, расположенными ближе, было как удар грома, по мощности равный открытию Менделя ... Он дал пищу для всей нашей новой генетики» (По: Carlson, 1981. P. 52) (*Пер. автора*).

Благодаря открытиям Моргана и его учеников в генетику был введен целый ряд новых понятий, углубивших некоторые из положений теории Менделя. Были определены группы сцепления генов; показано, что число групп сцепленных генов у дрозофилы ограничено числом гаплоидного набора хромосом. Все открываемые вновь гены могли быть помещены в той или иной из четырех групп: три из них содержали много сцепленных генов, а одна – относительно мало. Начиная с 1914 г. вся работа по усовершенствованию и разработке карт хромосом проводилась К. Бриджесом, и карты в ранних сводках составлены именно им.

Большое значение для дальнейшего развития теоретических положений генетики имело открытие генов-модификаторов (термин А. Стертеванта). Этот термин обозначает ген, который сам по себе не оказывает особого действия, но, взаимодействуя с другим, основным для него, геном, заметно изменяет эффект, производимый последним. И хотя существенная часть работ по генам-модификаторам была выполнена после 1915 г., основы их изучения были заложены уже в первые пять лет работы «дрозофильной» группы.

Все факты, открытые в начале работы группы Моргана, постепенно привели исследователей к формулировке положения, согласно которому не существует полного соответствия между признаками и генами, их определяющими. Каждый признак есть результат уравновешенного действия многих генов, которые представляют собой систему, определенным образом взаимодействующую с окружающей средой. Гены могут иметь конвергентное действие, когда многие из них влияют на один и тот же признак, или дивергентное, когда один и тот же ген влияет на разные признаки. Но и в этом случае действие гена в целом остается неизвестным, видимым является лишь различие в действии, вызванное мутацией. Поэтому уже к 1915 г. стало очевидным, что поскольку признаки не эквивалентны генам, то потеря признака или его неполное выражение у гибрида еще не доказывает отсутствия соответствующего гена (Меллер, 1923).

В статье «Механизм наследственности, устанавливаемый на основании наследования сцепленных признаков», опубликованной в «*Popular Science Monthly*» в 1914 г., Морган как бы подвел итоги работы группы за несколько лет. Круг основных проблем, рассмотренных в данной работе, включал сцепление генов, кроссинговер, соответствие



Титульный лист книги.

числа групп сцепления числу хромосом у дрозофилы. В заключении Морган писал, что в статье он привел аргументы, лежащие в основе схемы линейного расположения генов в хромосомах, не претендуя на утверждение, что расстояние между генами, вычисленное в процентах, соответствует истинному расстоянию между ними. Также Морган еще раз подчеркнул различие своих представлений на строение хромосом и их роль в дифференцировке с воззрениями А. Вейсмана (о теории дифференцирующих делений, согласно которой детерминант и специфический признак – практически одно и то же). По Моргану, признак есть результат активности некоторой части хромосомы. Фактор может влиять на все части тела (эпистатическое действие гена) или

только на ограниченную его часть (Морган, 1937).

Все вышеизложенное позволяет сделать вывод о том, что основные принципы хромосомной теории наследственности были сформулированы группой Моргана до конца 1915 г., т. е. до выхода в свет эпохальной монографии «Механизм менделевской наследственности» (Morgan et al., 1915).

Сама «дрозофильная» группа, безусловно, представляла собой яркий пример научной школы – неформального творческого объединения, возникающего в силу внутренней потребности ученых в общении с коллегами, решающими сходные задачи и проблемы. Научная школа существует только потому, что производит теоретическое и эмпирическое знание, а это предполагает наличие четкой исследовательской программы, послужившей основой формирования школы как некой особой целостности. И план такой программы у Моргана, безусловного ее лидера, был с самого начала исследований. Опубликование монографии в 1915 г. ознаменовало начало детальной разработки научной программы школы, окончательно оформившейся и осуществленной в конце двадцатых годов прошлого века.

«Механизм менделевской наследственности»

Эта книга была в определенной степени знаковой. Она сыграла огромную роль в популяризации хромосомной теории в США и Европе, в формировании во всем мире исследовательских коллективов, занимающихся генетической проблематикой. В ней было показано, что менделевские закономерности справедливы не только для дрозофилы, но и для других видов животных и растений. Кроме того, результаты, полученные группой Моргана, позволили решить многие накопившиеся генетические проблемы, например объяснить феномены сцепления и неполного сцепления, отклонения от менделевских закономерностей. В балансовом определении пола приоритет К. Бриджеса несомненен. Этим были даны импульсы для дальнейших генетических исследований по изучению физиологической осно-

вы генной активности, отношения мутационного процесса к естественному отбору, дифференциальной активности генов в течение эмбриогенеза и некоторых других.

Интересно, что в первом издании «Механизма менделевской наследственности» авторы не употребляли термин «ген», а пользовались термином «фактор». Очевидно, это было связано с тем, что в то время слово «ген» применялось как удобное и абстрактное обозначение носителя наследственности, о природе которого можно было не распространяться (именно так понимал гены Иогансен, который ввел этот термин в 1909 г.). В отличие от Иогансена, Морган и его группа были уверены в материальной природе менделевских «факторов» и для того, чтобы подчеркнуть свою уверенность в этом, в своей работе не употребляли термин «ген».

В предисловии книги отмечено, насколько авторы убеждены в физической реальности менделевских факторов и их связи с хромосомами. Отвечая на возможные возражения, они писали: «Нас часто спрашивают: «Почему вы все время говорите о хромосомах?». Наш ответ состоит в том, что именно хромосомы заключают в себе механизм менделевских закономерностей, и с тех пор, как накапливается все больше точной информации о том, что хромосомы являются носителями менделевских факторов, было бы глупо закрывать глаза на эту очевидную реальность. Более того, как биологи мы интересуемся наследственностью не как математическими формулами, а, скорее, как проблемой, связанной с клеткой, яйцом и сперматозоидом» (Morgan et al., 1915. P. VIII–IX) (*Пер. автора*). Таким образом, принципиальная точка зрения, которую Морган и его ученики отстаивали уже в первые годы своей совместной работы, состояла в представлении о гене как биологической единице.

Однако точных данных о том, как функционируют продукты генной активности, к 1915 г. не существовало. Для Моргана процесс наследования, сама наследственность были всегда биологическими феноменами, а не специфическими взаимоотношениями определенных химических субстанций. Это было отражено в «Механизме менделевской наследственности»: «Часто говорят, что наша теория наследственности остается спекулятивной до тех пор, пока мы ничего не знаем о реакциях, которые трансформируют яйцо во взрослый организм. Не может быть вопроса о величайшей важности изучения механизма развития. Усилия многих исследователей экспериментальной эмбриологии многие годы были направлены на достижение этой цели.

Возможно, полученная информация поможет нам в лучшем понимании факториальной теории (хромосомной теории), но мы не можем утверждать, что знание химии всех пигментов и гормонов животных и растений приблизит нас к пониманию химического строения факторов наследственности, чья активность в конечном счете и продуцирует эти вещества» (Morgan et al., 1915. P. 226, 227) (*Пер. автора*). Эти представления помогают нам понять, почему Морган, осознавая всю важность функционального аспекта генной активности, сосредоточил свое внимание на механизме наследования и структуре наследственного вещества (отношения генов в хромосоме, взаимодействие между хромосомами). В то время имелись

веские основания для такого подхода и, может быть, гениальность Моргана как раз и проявилась в способности к самоограничению при выборе темы исследования. Гипотезы, касающиеся структуры хромосом и трансмиссии генов, могли быть подтверждены экспериментально, а изучение биохимических свойств генов или их действия в онтогенезе было в то время недоступно.

Основные положения хромосомной теории, приведенные в «Механизме менделевской наследственности»:

все гены принадлежат к той или иной группе сцепления.

Число групп сцепления для каждого вида растений и животных является величиной постоянной, оно равно числу пар хромосом, характерному для каждого вида;

каждая группа сцепления представляет собой совокупность генов, расположенных в соответствующей хромосоме в линейном порядке;

гены, расположенные в одинаковых участках гомологичных хромосом, являются аллеломорфными друг к другу и поэтому при наследовании ведут себя в соответствии с законом менделевского расщепления. Гены же, расположенные в негомологичных хромосомах, ведут себя по правилу независимого комбинирования; неаллеломорфные гены, расположенные в одной и той же хромосоме, наследуются совместно. Однако степень этого сцепления колеблется, в зависимости от расстояния генов друг от друга в пределах хромосомы. Чем больше это расстояние, тем больше число нарушений сцепления;

нарушение сцепления происходит путем кроссинговера – обмена участками гомологичных хромосом. Степень сцепления и, соответственно, частота кроссинговера зависят лишь от расстояния между конкретными генами.

Становление новой генетики совпало с началом Первой мировой войны, поэтому сведения о работах Моргана и его школы почти не проникали в Европу. Может быть, это обстоятельство в какой-то степени положительно повлияло на формирование хромосомной теории. В Америке Морган был не просто лидером нового направления, но и непререкаемым авторитетом в этой области. Тот круг оппонентов, который сложился в Европе за долгие годы общения Моргана с европейскими эмбриологами, безусловно, критически воспринял бы многие положения работы 1915 г., что психологически могло повлиять на темп исследований «дрозофильной» группы.

В 1920–1921 гг., когда искусственная изоляция была прервана и идеи Моргана стали распространяться по всему миру, хромосомная теория уже имела под собой такую фактическую базу, что никакие критические возражения не могли поколебать ее основ. Невозможно охватить все генетические исследования, проводившиеся в 1920-е годы, но можно выделить некоторые из них, соответствовавшие программе школы Моргана, благодаря которым к концу 1930-х годов сформировалось направление, по праву получившее название классической генетики (Olby, 1974). Все большее значение в эти годы приобретает цитогенетический анализ, благодаря которому подчас резко изменялись сложившиеся представления о генетической структуре хромосом. При посещении в 1921 г. лаборатории Моргана

в Колумбийском университете У. Бэтсон вынужден был согласиться с основными выводами хромосомной теории. Склоненная над микроскопом К. Бриджеса фигура Бэтсона символизировала нечто большее, чем просто признание первым менделистом мира новой генетики. Она символизировала переход лидерства в генетических исследованиях от Европы к Америке.

Развитие идей Моргана и его научная школа

Открытие Г. Меллером в 1927 г. мутагенного действия рентгеновских лучей дало возможность более углубленного исследования мутационного процесса и внутренней структуры хромосом (Музрукова, 1997). В последующие годы использование облучения рентгеновскими лучами и цитологический анализ полученных таким образом хромосомных aberrаций полностью подтвердили гипотезу о принадлежности определенной группы сцепления к соответствующей паре хромосом; распределению групп генов по хромосоме и их линейном расположении.

Однако полное цитологическое доказательство того, что при кроссинговере происходит физический обмен участками гомологичных хромосом, было дано К. Штерном (Stern, 1931). Его идея была проста и изящна. Если две гомологичные хромосомы гетероморфны (а он создал их у дрозофилы при помощи хромосомных aberrаций), то они микроскопически различимы и в случае кроссинговера. Две кроссоверные хромосомы должны отличаться от двух исходных. На большом фактическом материале на примере пары половых хромосом он показал существование явления перекреста, который во всех описываемых случаях был безошибочно обнаружен благодаря гетероморфности хромосом. Все это позволило Штерну посвятить свою работу Т. Моргану – «творцу генетической теории кроссинговера» – в честь его 60-летия и закончить работу словами: «Теперь теория кроссинговера перестала быть теорией – она стала фактом» (Stern, 1931. S. 586) (Пер. автора).

В США, где профессиональное сообщество биологов организовалось позднее, чем в Европе, само создание хромосомной теории совпало с формированием новой американской биологии, отличной от европейской и обладающей собственными ценностями. В период с 1915 до конца 1920-х годов хромосомная теория находилась в процессе дисциплинарного становления (становления теоретической и экспериментальной базы и институционализации). Поэтому в Америке влияние Моргана и его «дрозофильной» группы было очень большим. Морган сумел сделать то, что не удалось в свое время первому менделисту мира У. Бэтсону, – не только создать школу генетики в Колумбийском университете, но и институционально оформить ее, придать генетике статус академической дисциплины. Это стало возможным в немалой степени благодаря прекрасному развитию цитологии в США, в чем огромная заслуга принадлежит Э. Вильсону, признанному классику цитологии XX столетия. Постоянная поддержка, оказываемая Вильсоном Моргану и его ученикам, была важным стимулом в их работе.

У. Бэтсону созданию генетической школы помешали особенности его личности. Он критически относился к исследованиям как коллег, так и к своим собственным.

Признаки, наследуемые в соответствии с законами Менделя, настолько многочисленны и существенны, а возможности для их комбинации столь обширны, что ученый меньшего масштаба посвятил бы всю жизнь подробному изучению практического применения этих законов – поле для создания генетической школы. Бэтсон занимался этим только до 1912 г., остаток своей жизни он потратил на изучение отклонений от законов Менделя. На огромном материале ему удалось убедительно показать, что эти законы не только действительны, но и не всегда справедливы. А научная школа для развития нуждается в накоплении фактов, подтверждающих безоговорочную правоту ее основных постулатов.

Успешная научно-педагогическая деятельность Моргана, несомненно, влияла на восприятие основных положений хромосомной теории не только в Америке, но и во всем мире. В период с 1915 по 1930 гг. им было написано несколько фундаментальных монографий и огромное число статей. «Дрозодильная» группа в 1923 г. выпустила первое практическое руководство по генетике дрозофилы, что привлекло много новых последователей хромосомной теории (Morgan et al., 1923). Статьи Моргана и его учеников публиковались в наиболее авторитетных научных и научно-популярных журналах. Будучи одним из основателей и членом редколлегии таких изданий, как «*Journal of Experimental Zoology*» (1904) и «*Genetics*» (1916), Морган стремился, чтобы работы по генетике дрозофилы получали систематическое освещение на их страницах. Его тесная дружба со многими редакторами крупных биологических журналов способствовала популяризации работ группы.

Т.Х. Морган пропагандировал свои работы и чтением лекций по основным проблемам генетики в различных американских университетах, а также в Европе. Его лекция (1922) в Лондонском королевском обществе может служить образцом доступного изложения сложнейших научных проблем (Allen, 1978). В то же время Морган никогда не брался за темы, носившие оттенок сенсационности и поверхностной аффектации. Он всегда отказывался от публичных выступлений по евгенической проблематике и по теме «биология и религия».

Николай Иванович Вавилов, один из лидеров российской генетики, посетил Т. Моргана в 1921 г. Основной причиной визита Вавилова в США была закупка семян зерновых культур для пополнения семенного фонда, который понес значительный урон в результате засух и плохих урожаев на территории РСФСР. У Вавилова было множество профессиональных вопросов к основателю американской генетики. Например, ему представлялось маловероятным расположение генов в хромосомах в виде бусин на нити. Т.Х. Морган предложил Н.И. Вавилову самому убедиться в этом, посвятив несколько дней демонстрации опытных материалов. Общаясь с Вавиловым, Морган заметил, что согласится с любой другой предложенной гипотезой, которая сможет объяснить результаты проведенных экспериментов. Люди, хорошо знавшие основателя хромосомной теории, вспоминали, что Морган был очень корректным спорщиком, всегда очень доброжелательным, готовым помочь любому в решении как научных, так и бытовых проблем.

Публичному успеху работ школы Моргана, безусловно, способствовало участие членов его группы в многочисленных симпозиумах, конференциях и конгрессах, где завязывались научные и личные контакты. Этому благоприятствовало также пребывание Моргана на посту президента различных биологических обществ, создание которых стимулировало быстрый расцвет американской биологии. Морган был в разные годы президентом Общества экспериментальной биологии и медицины (1910–1912), президентом Национальной академии наук США (1927–1931), Американской ассоциации содействия науке (1930), президентом VI **Международного генетического конгресса** (1932).

20 октября 1933 г. Нобелевский комитет вынес решение о присуждении Т.Х. Моргану Нобелевской премии, денежный эквивалент которой Морган разделил на три части: Морган, Стертевант, Бриджес. Речь, прочитанная Морганом при вручении премии в Стокгольме 34 июня 1934 г., представляет собой блестящее научное эссе как по форме, так и по содержанию. Она демонстрирует пример удивительного научного предвидения, так как многие вопросы, поставленные в ней Морганом, были впоследствии решены. В этой речи Морган проанализировал историю взаимоотношений между факторами наследственности и теорией гена, остановился на вопросах применения генетики в медицине (Морган, 1937. С. 189–225). Говоря о природе гена, о том является ли он материальной частицей или абстрактной категорией, Морган подчеркнул, что поскольку в 1930-е годы не было доказательств и четких сведений о природе гена, все рассуждения об этом являются «беспочвенными спекуляциями».

Ученики Моргана, работавшие с ним в разное время в Колумбийском университете или в Калифорнийском технологическом институте, занимали впоследствии должности профессоров генетики не только в американских университетах, но и в вузах по всему миру. Даже простое перечисление их имен показывает, как широко должны были распространиться идеи хромосомной теории не только в Америке, но и в Европе.

Г. Меллер, будущий лауреат Нобелевской премии, преподавал в университетах США. Он много путешествовал по Европе, работал в Берлине и Эдинбурге, три года прожил в СССР, оказав огромное влияние на развитие советской генетики. Ф. Пэйн, один из первых учеников Моргана, связал свою карьеру с университетом Индианы; Ш. Метц 15 лет работал в Колд Спринг Харборе, преподавал в университете Джона Гопкинса в Балтиморе, Г. Плаф работал в Амхерсте и каждое лето читал курс лекций по генетике в Вудс-Хоуле; Д. Лэнсфилд преподавал в Колумбийском университете.

Среди иностранцев, работавших по несколько лет в лаборатории Моргана, особо следует отметить О. Мора из Норвегии, Ф. Добржанского из России, К. Штерна из Германии. Все они внесли весомый вклад в хромосомную теорию. Отто Мор, вернувшись в Норвегию, расширил область применения хромосомной теории, занявшись генетикой человека. Курт Штерн, впервые получивший цитологическое доказательство кроссинговера в 1931 г., вынужден был эмигрировать из Германии в США в 1933 г. и много лет работал в Беркли (Калифорния). Ф. Добржан-

ский, ученик Ю.А. Филипченко, приехал в Колумбийский университет в 1927 г. как стипендиат Рокфеллеровского фонда. В лаборатории Моргана он провел больше года, затем работал в Калифорнийском технологическом институте, в Рокфеллеровском институте, Университете Санта-Круз, в Калифорнийском университете в Дэвисе. Добржанский как никто другой способствовал началу проведения в Америке работ по эволюционной генетике, привнес в генетические исследования основы российской школы генетики популяций (Голубовский, 2000).

Совершенно очевидно, что при подобном составе «команды» Моргана и активности его учеников можно было ожидать, что уже через несколько лет хромосомная теория займет доминирующие позиции как в США, так и в Европе. В это время большую роль в распространении идей классической генетики сыграло применение генетических знаний в сельскохозяйственной практике. В 1932 г. было создано Американское генетическое общество как ветвь Американского общества естествоиспытателей. Американские экспериментальные сельскохозяйственные станции и институты с энтузиазмом восприняли принципы генетики. Многие работы, связанные с гибридизацией кукурузы, имели свои истоки именно в этих организациях (**The American Development ...**, 1988). **К середине 1920-х годов** генетика по праву занимает лидирующие позиции в американской биологии, превращаясь в фундаментальную биологическую дисциплину, что способствовало успеху идей школы Моргана и их восприятию мировым сообществом.

При оценке вклада научной школы важно проанализировать, как происходило изменение теоретического контекста знания под влиянием новых идей. Перестройка фундамента научной дисциплины в результате ее внутреннего развития, как правило, начинается с накопления фактических данных, которые не находят объяснения в рамках сложившейся ранее парадигмы. Такие факты могут выражать новые характеристики объектов, которые наука включает в орбиту исследования при решении новых эмпирических и теоретических задач. К обнаружению неизвестных фактов могут привести совершенствование средств и методов исследования, использование нового объекта исследования (как это и произошло в случае с дрозофилой).

К созданию хромосомной теории наследственности, ее становлению и распространению в мире вполне можно применить следующее теоретическое положение: коренная перестройка основ исследования означает изменение самой стратегии научного поиска. Однако всякая новая стратегия утверждается не сразу, а в длительной борьбе с прежними установками и традиционным видением реальности. «Процесс утверждения в науке ее новых оснований определен не только предсказанием новых фактов и генерацией конкретных теоретических моделей, но и причинами социокультурного характера. Новые познавательные установки ... должны быть вписаны в культуру соответствующей исторической эпохи и согласованы с лежащими в ее фундаменте ценностями и мировоззренческими структурами» (Степин, 1992. С. 171).

Исследования Моргана и его школы в американской историко-научной литературе, как правило, рассматри-

ваются как классический пример научной революции Т. Куна. Морган и его ученики предложили новую теоретическую концепцию, приложимую к проблемам генетики и обладающую высокой объяснительной способностью. Эта концепция четко определила, что такое доминантность и рецессивность, сцепление, мутации, рекомбинации и т. д. В эти понятия, благодаря генетическому анализу, был внесен биологический смысл. Концепция Моргана открыла новые направления исследования: картирование, искусственное получение мутаций, типы экспериментальных скрещиваний, природа определения пола, расположение генов в хромосомах. Распространение идей Моргана и его школы в короткий срок создало во всем мире сообщества единомышленников, которые через некоторое время получили статус «нормальной науки», по Куну.

Следует отметить, что в случае хромосомной теории существовал и новый методологический подход к объекту исследования. Хотя Морган пользовался уже существовавшими понятиями (ген, генотип, сцепление, аллели и т. д.), введенными в науку корифеями менделизма Бэтсоном и Иогансенем, эти понятия совершенно по-новому звучали в хромосомной теории. Наполненные реальным содержанием, они позволили рационально описывать явления генетической трансмиссии. Кроме того, теоретическое обоснование строения хромосомы, явлений сцепления и кроссинговера впервые в истории генетики дало возможность проводить целенаправленную проверку различных гипотез. Сочетание цитологического анализа с гибридологическими скрещиваниями позволило прийти к углубленному изучению наследственной основы организма. Смене методологии способствовал еще один важнейший момент.

Эмбриологические исследования на протяжении долгого времени заставляли Моргана воспринимать наследственность в интегративном смысле: как передачу наследственности от родителей к потомкам и как трансляцию определенной генетической информации в признаки взрослого организма. В 1910 г., когда Морган опубликовал первую работу по наследственности признаков дрозофилы, сцепленных с полом, он писал: «Мы пытаемся рассматривать проблему наследственности идентично проблеме развития. Слово «наследственность» обозначает свойства зародышевых клеток, которые находят свое выражение в развивающемся и развившемся организме» (Morgan, 1910. P. 449) (*Пер. автора*). Однако через 16 лет, в 1926 г., в монографии «Теория гена» Морган полностью отделил передачу наследственных свойств от изучения их развития (эмбриологии). Термин «наследственность», многозначный еще в начале XX столетия, неотделимый от эмбриологии и эволюции в работах первых менделистов, стал означать только изучение материальных субстанций (генов), передающихся от одной генерации к другой. Такую драматическую смену в фундаментальном определении собственных воззрений Морган смог совершить, опираясь на генетические эксперименты. Изменение это было действительно драматическим, если учесть, что Морган всегда понимал тесную связь наследственности и развития. Тем не менее Морган отверг и многолетнюю биологическую традицию, и свои собственные эмбриологические исследования. Благодаря этому в работах

школы Моргана «наследственность» утратила свой интегративный смысл, и сфера ее применения была ограничена изучением трансмиссии признаков (1915–1935). Именно в эти годы школа Моргана создает «архитектонику» классической генетики и свою научную программу.

Отделив процесс передачи наследственности от нерешенных и нерешаемых в то время проблем эмбриологии (1915–1926), Морган и его группа как бы очертили область наиболее успешного приложения своих сил. Если бы они попробовали совместить проблемы развития и наследственности, что соответствовало европейской традиции, вряд ли хромосомная теория развивалась бы так успешно во всем мире. Сам Морган никогда не терял интереса к эмбриологии и вернулся к ней на склоне лет. Он верил, что в конечном итоге гены должны быть интерпретированы в эмбриологических понятиях, но он был достаточно прагматичен, чтобы на время отодвинуть в сторону проблемы развития.

Работы группы Моргана в 1920-е годы привлекли внимание мирового сообщества. К Моргану ехали ученики со всего мира, поскольку старый путь исследования генетических проблем в связи с феноменом развития в те годы становился бесперспективным. За несколько лет Моргану и его школе удалось выработать научную программу, а это нечто большее, чем просто хорошие идеи. В рамках научной программы формулируются базисные положения научной теории, теория как бы вырастает на фундаменте научной программы. Научная программа, как правило, претендует на всеобщий охват всех явлений и исчерпывающее объяснение всех фактов по данной проблеме. Реализация научной программы включает в себя и чисто практические моменты – возможность публикаций, финансовую поддержку, признание общества. Все эти факторы влияли на выбор Морганом и его учениками пути исследования и принципиальную установку – изучать генетику в четко очерченных границах.

В становлении нового направления, безусловно, большую роль сыграло и его практическое приложение – быстрые успехи в сельскохозяйственной практике США (гибридизация кукурузы), в медицинской генетике. Морган получил в 1933 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине. Значение имела и прагматическая тенденция, свойственная американской науке. Финансовую поддержку получали наиболее значимые фундаментальные проекты, ориентированные на решение научных, социальных и экономических проблем. При этом от биологии перестали требовать незамедлительных рекомендаций и сиюминутной отдачи, отношения академических биологов и практиков характеризовались формулой «эксперт – клиент».

В монографии «*The Expansion of American Biology*» (1991) показано, что отличительная черта американской науки – преимущественное финансирование научных программ частными благотворительными фондами и организациями. Если до 1920 г. частные ассигнования были явно недостаточными, а государственные – просто мизерными, то с 1920-х годов финансовая поддержка благотворительных организаций стала ощутимее. К середине XX в. щедрое финансирование науки и хорошие материальные условия позволили США занять ведущее положение в мировой науке.

Развитие биологии в США неразрывно связано с деятельностью благотворительных организаций, таких как различные Рокфеллеровские фонды, фонды Карнеги, Рассел Сейдж, Гутгенхайма и другие, которые субсидировали конкретные программы исследований, призванные решать научные и социальные проблемы. Во главе этих организаций стояли, как правило, высококомпетентные люди, такие как А. Грегг (Рокфеллеровский фонд) или Ф. Осборн (фонд Карнеги), которые пользовались большим авторитетом в научном сообществе, тонко улавливая потребности общественного развития и вместе с тем чутко реагируя на результаты научных исследований. Нередко они одновременно выполняли должностные обязанности в научных организациях.

Что касается работы группы Моргана, то в период с 1910 по 1915 гг. она финансировалась самим Морганом при поддержке администрации Колумбийского университета. Такое положение не могло продолжаться долго, поскольку расширялась сфера исследований и, соответственно, росли расходы. Морган обратился в 1920 г. в фонд Карнеги за финансовой поддержкой и получил ее в размере 11 000 долларов.

С 1940-х годов генетика переживала новый этап своего развития – зарождение биохимической и молекулярной генетики. Корни этих направлений можно проследить исторически: они находят свои истоки в школе Моргана. Еще в 1930-е годы Морган неоднократно подчеркивал, что генетику надо изучать с различных точек зрения, причем особенно важен физиологический аспект – влияние продуктов действия генов на обмен веществ. Поэтому он старался обеспечить тесный контакт своей группы не только с физиологами, но и с представителями других специальностей. В конце 1930-х гг. в лаборатории Моргана стажировались Бидл, Эфрусси, Гаффрон, Дельбрюк, имена которых стали впоследствии широко известны. Дж. Бидл работал по цитогенетике растений, Морган прекрасно отзывался о его работе. Б. Эфрусси – стипендиат Рокфеллеровского фонда из Парижа, изучал образование пигмента у дрозофилы, Г. Гаффрон – биохимик из Берлина, анализировал биохимические продукты генов. М. Дельбрюк, под влиянием Н. Бора занявшийся биологическими проблемами, исследовал применение физических методов к генетическим проблемам. В дальнейшем в Берлине он вошел в состав группы физиков и биологов, вплотную подошедших к открытию генетической роли ДНК.

Непосредственное влияние генетики дрозофилы на каждого из этих исследователей выразилось, прежде всего, в том, что они вынесли четкое представление о необходимости смены объекта исследования и перехода к работе с микроорганизмами, который явился переломным и завершающим этапом от классической генетики к молекулярной генетике, расцвет которой пришелся на 50–60-е годы XX столетия. При этом следует подчеркнуть, что дрозофила была и остается универсальным модельным генетическим объектом (Юрченко и др., 2015).

Можно определенно сказать, что центром, из которого выросла вся современная генетика, была школа Моргана. Ее структура, отношения «учитель – ученики» была классически иерархической. Морган осуществлял общее руководство группой, определял цели, предо-

ставляя детали экспериментов своим ученикам. Он, как лидер группы, которого ученики почтительно называли «боссом», сумел создать вокруг себя дух сердечности и научного равенства, стимулируя молодых исследователей к неформальному общению и дискуссиям. Не навязывая своего участия, он всегда был готов выслушать и помочь любому, кто нуждался в его помощи. Кроме того, как опытный руководитель, он уверенно ориентировался в сложном механизме межличностных отношений в группе, стремясь придать ключевую позицию той научной роли, которая обеспечивает наиболее успешную реализацию данной фазы исследовательского процесса.

С нашей точки зрения, школа Моргана была и одной из первых так называемых сетевых структур организации научных исследований, значение которых особенно возросло на современном этапе развития науки. Р.А. Фандо приводит мнение известного генетика Г. Денна, отражающее состояние науки XX столетия: «Всякая современная наука ... является частью одного переплетенного целого, основывающегося на общих основных принципах, с общим прошлым и общим будущим, и было бы неестественным и обманчивым разбивать ее на отдельные национальные единицы» (Фандо, 2005. С. 12). Это высказывание особенно актуально в отношении развития классической генетики в XX столетии. Все, кто занимался генетикой в 1920–1930-е годы, были так или иначе связаны между собой, ориентируясь на работы школы Моргана как на некий идеал исследований.

А.В. Олескин (1998) в своих работах показал, что в сетевой структуре нет жестко закрепленного лидера. «Ячейки» сети объединены одной проблемой, за каждой из подпроблем закреплен свой творческий лидер. Как мы видим, генетика первоначально имела своего лидера, но затем идеи школы Моргана распространились по всему миру, осуществлялся интенсивный неформальный обмен информацией, генетики всего мира были в определенном смысле единой группой. Поэтому понятие сетевой структуры можно применить к школе Моргана на этапе ее расцвета совершенно обоснованно. Причем это была одна из первых сетевых исследовательских структур в биологии.

Работы школы Моргана, выдающегося биолога XX столетия, дают уникальную возможность проанализировать влияние, взаимодействие и взаимопроникновение идей различных генетических школ Европы и США, их развитие и переход на новый уровень исследования. Поэтому так важно вспомнить столетний юбилей выхода в свет первой коллективной монографии «дрозофильной» группы Моргана «Механизм менделевской наследственности», в которой впервые были изложены основные идеи школы Моргана.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Borey Art., 2000.
Меллер Г. Результаты десятилетних исследований с *Drosophila*. Усп. эксперим. биологии. 1923;(3):314.

- Морган Т.Х. Избранные работы по генетике. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1937.
- Музрукова Е.Б. К истории химии и морфологии клеточного ядра. Историко-биологические исследования. 1997;11:53-66.
- Музрукова Е.Б. Т.Х. Морган и генетика. Научная программа школы Т.Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия. М.: Грааль, 2002.
- Олескин А.В. Междисциплинарные сетевые группы. Вестник РАН. 1998;(11):223-226.
- Степин В.С. Философская антропология и философия науки. М.: Высш. шк., 1992.
- Фандо Р.А. Формирование научных школ в отечественной генетике в 1930–1940-е гг. М.: Изд. дом И.И. Шумиловой, 2005.
- Юрченко Н.Н., Иванников А.В., Захаров И.К. История открытий на дрозофиле – этапы развития генетики. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(1):39-49.
- Allen G.E. Thomas Hunt Morgan. The Man and His Science. Princeton: Princeton Univ. Press, 1978.
- Carlson E.A. Genes, Radiation and Society. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1981.
- Morgan T.H. Chromosomes and Heredity. Am. Nat. 1910;(44):445-510.
- Morgan T. An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of the sex-linked inheritance in *Drosophila*. Journal Exp. Zool. 1911;(11):365-414.
- Morgan T.H., Sturtevant A., Muller H., Bridges G. Laboratory Direction for an Elementary Course in Genetic. N.Y.: Henry Holt&Co, 1923.
- Morgan T.H., Sturtevant A., Muller H., Bridges C. The Mechanism of Mendelian Heredity. N.Y.: Henry Holt & Co., 1915.
- Muller H.I. The Mechanism of Crossing-over. Am. Nat. 1916;50:193-221.
- Olby R. The Path to the Double Helix. London, 1974.
- Stern C. Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise fur "Morganische Theorie des Faktoren ausstauschs. Biol. Zentr. 1931;51:586.
- Sturtevant A. The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. J. Exp. Zoology. 1913;(14):43-59.
- The American Development of Biology. Eds R. Rainger, K. Benson, J. Maienschein. Philadelphia. Philad. Univ. Press, 1988.
- The Expansion of American Biology. Eds K. Benson, J. Maienschein, R. Rainger. New Brunswick: Rutgers Univ. Press, 1991.

✉ e-mail: vavilov_journal@bionet.nsc.ru

Проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090. Отв. секретарь редакции: С.В. Зубова, тел. (383)3634977*5415.
Регистрационное свидетельство ПИ № ФС77-45870 выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций 20 июля 2011 г. При перепечатке материалов ссылка на журнал обязательна. Издание подготовлено информационно-издательским отделом ИЦиГ СО РАН. Зав. отделом: Т.Ф. Чалкова. Редакторы: А.А. Ончукова, И.Ю. Ануфриева.
Дизайн: А.В. Харкевич. Компьютерная графика и верстка: А.В. Харкевич, Т.Б. Коняхина. Подписано в печать 10.06.2015 г.
Формат бумаги 60 × 84¹/₈. Уч.-изд. л. 13,72. Усл.-печ. л. 10,7. Тираж 200 экз. Заказ № 145.

Отпечатано в типографии ФГУП «Издательство СО РАН», Морской проспект, 2, Новосибирск, 630090.