

Л. Н. Сухорукова

## Клеточная теория: истоки, постулаты, современное значение

Клеточная теория — исторически первая, с которой связано возникновение биологии как самостоятельной науки. В ней воплотились издавна существовавшие в естествознании и философии идеи корпускулярности, дискретности природы, её единства.

На фундаменте клеточной теории выросла целая отрасль науки — цитология или (говоря современным языком) биология клетки.

В вузовских учебниках по цитологии и в школьных учебниках по общей биологии этой теории «не везёт». Она либо едва упоминается, либо её положения ограничиваются представлениями о клетке на уровне развития биологической науки середины прошлого века. Подчёркивая историческое значение клеточной теории Т.Шванна, авторы учебников не раскрывают её современное содержание, то есть не обобщают накопившиеся достижения в области науки о клетке. От этого «страдает» системное изложение цитологического материала: эмпирические данные часто не отделяются друг от друга и не связываются между собой основными идеями. Описательное изложение современной клеточной теории редко дополняется знакомством с её «биографией», то есть освещением того пути научного познания, который привёл к современному уровню её развития. Это делает изложение цитологических разделов скучным и неинтересным. Между тем, выявление истоков и эвристических возможностей клеточной теории — важный резерв повышения качества биологического образования, придания знаниям студентов и школьников системного характера. Поэтому цель данной статьи — раскрыть основные положения классической и современной клеточной теории, проследив в общих чертах основные этапы её исторического развития.

Предыстория и история клеточной теории тесно связаны с открытием микроскопа, развитием микроскопической техники и глубоко проанализи-

рованы в целом ряде научно-исторических работ (1; 2; 3; 4; 5; 7).

Согласно З.С.Кацнельсону, первый прототип микроскопа был сконструирован Г.Галилеем (1610), а первое описание клеток принадлежит Р.Гуку (1667), им же введён термин «клетка» для обозначения видимых под микроскопом пустых ячеек пробки.

Следующий шаг в изучении клетки связан с именами английского учёного Н.Грю (1628-1711) и итальянского М.Мальпиги (1628-1694). Перу обоих принадлежат исследования «Анатомия растений». Существенное место отводится ими клетке («пузырьку»), универсальной анатомической единице. Грю вводит термин «ткань» для обозначения растительной субстанции. Представление о том, что растительная ткань слагается из клеток, получает широкое распространение.

Примерно в это же время голландский учёный А.Левенгук (1632-1729) открыл существование мира микроскопических организмов (бактерий, простейших), а также описал структуры, которые, как теперь известно, представляют собой сперматозоиды и эритроциты.

Из анализа исторических работ (2; 3; 7) следует, что в XVIII столетии интерес к микроскопическим исследованиям сильно падает и только к концу века мысль о том, что организм состоит из элементарных частей, начинает проникать в сознание естествоиспытателей довольно широко. Большая заслуга в этом принадлежит немецкому натурфилософу Л.Окену (1779-1851). Он сформулировал умозрительную клеточную концепцию, которая связывала воедино сущность простейших органических структур с проблемами возникновения жизни. (Именно от Окена идёт традиция сводить вопрос о возникновении жизни к происхождению клетки).

В конце XVIII — начале XIX столетия прогресс в области изучения клеточного строения становится более быстрым. Важнейшие открытия и идеи, непосредственно предшествовавшие созданию клеточной теории, были следующими:

Л.Х.Тревиранус (1806) доказывает клеточное строение растительных сосудов и открывает движение цитоплазмы внутри клеток.

И.Мольденгауэр (1812) доказывает подлинную дискретность тела растений. Путём отделения кле-

ток друг от друга он устанавливает, что растительные клетки имеют оболочки и представляют собой отдельные гистологические единицы.

К.Бэр (1825) открывает ядро яйцевой клетки, а Р.Броун (1831) описывает ядро растительной клетки.

Ф.Мейен (1828-1836) одним из первых высказывает идею о важном значении содержимого клетки, выделяет в составе клеток хлорофилловые и крахмальные зёрна.

Я. Пуркинъе (1787-1869) и его учениками вводятся в употребление термины «протоплазма», «ядро», «ядрышко».

И.Мюллер (1801-1855) и его ученик Я.Генле описали различные формы эпителия и установили существование ядер в его клетках.

Таким образом, целая плеяда учёных, число которых можно было бы значительно увеличить, собрала многообразный фактический материал для построения клеточной теории, истинным основоположником которой большинством авторов признаётся Т.Шванн.

Решающее значение для создания клеточной теории сыграли некоторые идеи немецкого ботаника М.Шлейдена. По мнению З.Р.Канцельсона, он отчётливо поставил проблему происхождения клетки, сформулировав так называемую гипотезу цитогенеза (клеткообразования). Согласно этой гипотезе, новая клетка образуется из бесструктурного вещества в теле старой, центром её возникновения является конденсирующееся из зёрнышек ядро или «цитобласт».

Внимание М.Шлейдена к ядру как основному признаку растительных и животных клеток и признание общего принципа их развития позволили Т.Шванну увидеть условия для решения вопроса о гомологичности клеток как морфологических образований (7. С.141-142).

Основной труд Шванна (15) состоит из трёх частей. В первой речь идёт о структуре и росте тканей хорды и хряща, клеточное строение которых не вызывает никаких сомнений, во второй даётся обзор клеточного строения известных тогда типов тканей. Фактический материал этих частей как бы подготавливает к восприятию третьей части, где излагается клеточная теория.

Исследователь клеточной теории Шванна З.С. Канцельсон выделяет следующие важнейшие её положения:

- клетка — общая структурная единица растительных и животных тканей;

- общий принцип возникновения клеток (цитогенез) — основа гомологии всех элементарных структур животных и растений;
- каждая клетка — индивидуум — элементарная биологическая единица животного (растительного) организма;
- живой организм — сумма составляющих его единиц — клеток (7. С.157-158).

Идея Шлейдена о спонтанном образовании клеток из бесструктурного вещества, воспринятая Шванном, оказалась ложной и была опровергнута немецким учёным Р.Вирховым.

Общепринято считать, что Р.Вирхов оказал большое влияние на дальнейшее развитие клеточной теории. В своём основном сочинении «Целлюлярная патология как учение, основанное на физиологической и патологической гистологии» (1858), он убедительно доказывает несостоятельность гипотезы возникновения клетки *de novo* (заново) из бесструктурной массы и приводит факты, говорящие в пользу размножения клеток путём деления, утверждая принцип «*omnis cellula e cellula*» (там, где возникает клетка, там должна была предшествовать клетка) (7. С. 187).

После работ Вирхова признание деления клеток за единственный способ их размножения подвело твёрдый фундамент под клеточную теорию. Не случайно поэтому Е.М.Вермель и другие авторы говорят о клеточной теории «Шванна — Вирхова», подчёркивая тем самым, что «именно Вирхов пересмотрел положения клеточной теории в свете новых фактов» (3. С.90) и дополнил её обобщением, что клетка является не только «морфологической (анатомической) единицей, но физиологической единицей, имеющей преемственное развитие» (3. С.93).

Вместе с тем, исследователи отмечают и слабые стороны учения Вирхова, в частности его представление о полной автономности клетки, её «персонификации» и ошибочное, в связи с этим, отрицание целостности организма (2. С.241; 7. С.192). Начиная с 60-х годов XIX в. в истории клеточной теории ясно прослеживается несколько основных этапов (см.табл. 1).

Характеризуя первый этап, авторы отмечают что уже в 50-х годах прошлого столетия Н.А.Варнеком, Р.Ремарком, А.Келлинкаром и др. было установлено, что на ранних стадиях эмбрионального развития клеткообразование осуществляется за счёт деления первичной клетки-яйца. Это эмпирическое обобщение получило в дальнейшем всеобщее признание и существенно дополнило клеточную теорию (7. С.183).

Дальнейшее развитие клеточной теории связано с исследованиями Ф. Дюжардена, Х. Эринберга, К. Зильберта, Э. Геккеля и др., которые в 60-70-х гг. убедительно доказали существование протистов — одноклеточных организмов. Это и другие исследования способствовали укреплению представлений о клетке как «автономной единице», «истинной индивидуальности», «элементарном организме» не только в отношении одноклеточных организмов, но и в отношении клеток многоклеточных организмов (7. С.106). Именно понимание клетки как самостоятельной единицы привлекло внимание учёных к изучению её внутриклеточной структуры, что выразилось в учении о клеточных органоидах.

К концу XIX века была описана тонкая структура протоплазмы (В.Флемминг, О.Бючли) и за небольшой промежуток времени открыты и изучены: клеточный центр (В.Бенеден, Т.Бовери, М.Гейденгайн), митохондрии (К.Бенда, Ф. Мевес), аппарат Гольджи (К.Гольджи, Д.Н.Насонов, Г.Гирш) (7. С.230-234).

Таблица 1

Основные этапы развития клеточной теории в середине XIX-XX столетиях

Этап	Годы	Содержание научных знаний
1	1860-е 1890-е годы	Развитие представлений о клетке как самостоятельной единице многоклеточного организма. Установление общих черт строения клетки. Раскрытие цитологических механизмов митоза, мейоза, оплодотворения и выяснения биологического значения этих процессов. Становление цитологии как самостоятельной науки.
2	1890-е 1940-е годы	Преобладание аналитического направления исследований в изучении физико-химических и физиологических свойств клетки. Возникновение новых отраслей цитологической науки: химической и физической цитологии, кариологии и др.
3	1940-е 1990-е годы	Создание электронного микроскопа, перестройка классических представлений о строении клетки и процессах её жизнедеятельности. Дальнейшее развитие аналитических исследований в выяснении ультраструктуры клетки. Формирование клеточной биологии и усиление процессов интеграции в изучении механизмов самоорганизации и целостности клетки.

К 90-м годам накапливается огромный фактический материал о строении клетки, который систематизируется в известной работе Т.Б.Карнуа «Биология клетки» (1884). С этой работой исследователи клеточной теории связывают оформление цитологии в самостоятельную науку.

Интерес к детальному изучению структуры клетки привёл к открытию механизмов деления. Начиная с 70-х годов, появились описания сложных явлений, происходящих в делящейся клетке (Е.Страсбургер, О.Бючли, В.Майзель и др.).

Согласно З.С. Кацнельсону, общая картина клеточного деления, положенная в основу современных представлений о митозе, была описана В.Флеммингом (1882). Им же введены термины «ми-

тоз», «амитоз». Цитологические механизмы мейоза, оплодотворения были выяснены в 80-х годах исследованиями О. Гертвига, ван Бенедена и др. Термин «мейоз» впервые применили Ж.Б. Фармер и Ж.Е. Мур (1905). По мнению Т.И. Глушаковой, биологическое значение митоза, мейоза, оплодотворения стало понятным благодаря экспериментальным работам немецкого цитолога Т. Бовери (1889). Он четко обосновал принцип индивидуальности хромосом, показал постоянство их числа и формы у каждого вида (4. С. 5).

В начале XX в. в цитологию стали проникать экспериментальные методы исследования: дифференциальное центрифугирование, использование радиоактивных изотопов и радиоавтографии; цитохимические методы обнаружения важнейших химических компонентов клетки; фазово-контрастная и флуоресцентная микроскопия и др.

Физико-химическое изучение клетки становится одним из основных направлений в цитологии первой половины XX в., поэтому не случайно многие авторы называют этот исторический период учения о клетке аналитическим.

Известно, что основным центром цитофизических и цитохимических исследований был институт экспериментальной биологии, руководимый Н.К. Кольцовым. Именно здесь самим Н.К. Кольцовым, а также С.Н. Скадовским, Г.В. Эпштейном и др. было детально изучено влияние на клетку водородных ионов и заложено представление о раздражимости клеток (5. С.256). Результаты многолетних исследований обобщены Н.К. Кольцовым в его книге «Организация клетки» (8), которая внесла существенный вклад в цитологию.

Исследования раздражимости клетки, её обменно-процессов подвели к пониманию клетки как единицы функционирования многоклеточного организма, убеждали в единстве организма и его целостности, что способствовало дальнейшему развитию клеточной теории.

Следующий этап в истории клеточной теории связан с созданием к 30-м годам электронного микроскопа. Широкое применение электронной микроскопии в сочетании с использованием ультратонких срезов привело во второй половине XX века к существенному дополнению, а в некоторой степени к изменению традиционного представления о строении клетки.

Одно из самых поразительных достижений электронной микроскопии связано с открытием Г. Паладом, Ф. Шестрандом и др. сложной внутриклеточной мембранной системы, обеспечивающей отчётливое обособление органелл эукариотических

клеток. Другим важным открытием было установление К. Портером того факта, что внутриклеточное пространство (между ядром и внутренней поверхностью клеточной мембраны) имеет развитую упорядоченную структуру — цитоскелет или клеточный матрикс, состоящий из мембранных элементов белковой природы — микротрубочек, микрофиламентов и др.

Сравнительно недавно были обнаружены и описаны эндоплазматическая сеть, лизосомы, рибосомы, микротельца и другие структуры, а органеллы, известные ранее (ядро, ядрышко, митохондрии, комплекс Гольджи, клеточный центр, плазматическая и ядерные мембраны) описаны в ряде работ во всех ультраструктурных деталях (6; 9; 11; 12; 14).

Следует подчеркнуть, что электронная микроскопия ещё более упрочила основные положения клеточной теории. Соответствие общего строения эукариот оказалось более глубоким, чем это ранее показал световой микроскоп. Кроме того, изучение бактерий и бактериоподобных микроорганизмов позволило установить не только специфичность их ядерного аппарата, мембранной системы и других структур, но и выявить некоторые черты гомологии в строении, химическом составе, процессах жизнедеятельности про- и эукариот. Всё это способствовало развитию представлений о клетке как структурной единице жизни.

Использование методов биохимии позволило выяснить «топографию метаболических механизмов клетки» (1. С.273), то есть связать процессы её жизнедеятельности с определёнными клеточными структурами. Было выяснено, что митохондрии представляют собой энергетические центры клеток, рибосомы — органоиды синтеза клеточных белков, в лизосомах сосредоточены гидролитические ферменты, в клеточном ядре хранится наследственная информация и т.д.

Развитие биохимических исследований привело к дифференциации биологической науки, возникновению в начале 50-х годов биохимической цитологии. Углубление аналитического направления способствовало дальнейшему внедрению биофизических методов (особенно микроэлектродной техники) и привело к становлению физиологической цитологии. Физиологические исследования позволили выяснить значение поверхностной клеточной мембраны как генератора электрических потенциалов и её роль в транспорте различных веществ в клетку и из неё.

Дальнейшее развитие цитологии привело к теоретическому синтезу — возникновению биологии

клетки, содержанием которой стало изучение основных общебиологических проблем на клеточном и молекулярном уровнях исследования (выяснение закономерностей протекания процессов биосинтеза белков, активного транспорта веществ и др.) (5. С.269).

В связи с развитием синтетического направления современных цитологов интересуют процессы онтогенеза клетки. Рассматривая клетку как элементарный компонент развития, строительную единицу, за счёт роста, размножения и дифференциации которой осуществляется онтогенез многоклеточного организма, цитологи и эволюционные морфологи задаются вопросом: не отражается ли в процессе онтогенеза её прокариотическое прошлое? При этом под онтогенезом понимается «процесс новообразования основных структурных компонентов клетки» как мембранной, так и немембранной природы, начиная с телофазы (13. С.16).

Обнаружение в 60-х годах безъядерной конструкции бактерий (их наследственный материал — кольцевая молекула ДНК) и бактериальной конструкции пластид и митохондрий, ДНК которых также имеет кольцевое строение, послужило фактической основой для развития Л.Маргулис гипотезы симбиотического происхождения клетки эукариот (9). Эта гипотеза была поддержана А.Л. Тахтаджяном; она заключается в том, что эукариотическая клетка сформировалась в результате нескольких последовательных актов симбиогенеза предковых организмов бактериального типа и потому несёт в своей структуре отчётливый след бактериального происхождения.

Несмотря на правдоподобность, эта гипотеза некоторым авторам, в частности А.Н. Студитскому, кажется несостоятельной, потому что, во-первых, явление симбиогенеза заключается в структурном объединении несходных физиологических и далёких в таксономическом отношении организмов, во-вторых, у прокариотов отсутствуют «возможности для взаимопроникновения одного из партнёров в цитоплазму другого» (13. С. 14-15).

В 60 — 70-е годы были высказаны гипотезы мембраногенеза, объясняющие как происхождение эукариотической клетки в целом, так и возникновение её отдельных органелл. Согласно Дж. Робертсону (12), эукариотическая клетка возникла путём выпячивания и разрастания плазмолемы (мембранной системы прокариотической клетки) и образования на её основе внутренних мембранных структур с последующим их взаимопревращением.

ем. В пользу этой гипотезы говорят многочисленные описания фактов «отрастания», развития одних мембранных органелл из других (гладких мембран эндоплазматической сети от шероховатых, мембран митохондрий от ядерной мембраны и тому подобное), рассматриваемые исследователями как доказательство рекапитуляции (отражения) в онтогенезе мембранного пути формирования клеточных структур в филогенезе.

По мнению А.Н. Студитского, наиболее логично рассматривать эукариотическую клетку «как продукт комплексования клон протоклеток», так как в этом случае «все внутриклеточные мембраны оказываются производными плазмолемм контактирующих протоклеток» (гипотеза «синбактериогенеза») (13. С. 67).

Несмотря на отсутствие единого подхода к объяснению эволюции клеточной организации, следует заметить, что сама идея эволюционного происхождения эукариотической клетки от прокариотической не вызывает сомнения у большинства исследователей.

Изложение основных этапов исторического развития клеточной теории позволяет сформулировать её основные современные положения:

Клетка — единица строения и жизнедеятельности живых организмов.

Клетка — сложная целостная система, состоящая из взаимодействующих компонентов органелл.

Клетки могут быть самостоятельными организмами, осуществляющими всю полноту процессов жизнедеятельности. Все многоклеточные организмы состоят из клеток и их продуктов.

Новые клетки всегда возникают только путём деления ранее существовавших клеток. Клетка — единица размножения.

Индивидуальное развитие организма начинается с одной исходной клетки, в ядре которой содержится наследственная информация об особенностях структуры и жизнедеятельности многоклеточного организма. Клетка — единица развития, реализации генетической информации.

В клетках осуществляются: повторяющиеся, обратимые процессы обмена веществ и необратимые процессы онтогенеза.

Клеточная организация живого прошла длительный путь эволюции от безъядерных форм (про-

кариот) к ядерным (эукариотам) — одноклеточным, колониальным, многоклеточным.

В заключение важно заметить, что положения современной клеточной теории рисуют целостный образ клетки, без неё как дальнейшее познание, так и обучение немислимы.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бабский Е.Б. Физиология клетки // История биологии с начала XX в до наших дней. М.: Наука, 1975. С. 272 — 285.
2. Бляхер Л.Я. Микроскопическое изучение строения и развития организмов // История биологии с древнейших времён до начала XX века. М.: Наука, 1972. С. 240 — 249.
3. Вермель В.И. История учения о клетке. М.: Наука, 1970. 259 с.
4. Глушакова Т.И. Развитие представлений об индивидуальности хромосом. М.: Наука, 1983. 120 с.
5. Залкинд С.Я. Цитология // История биологии с начала XX в. до наших дней. М.: Наука, 1975. С. 249 — 272.
6. Зенгуш П. Молекулярная и клеточная биология. М.: Мир, 1982. Т.3. 473 с.
7. Кацнельсон З.С. Клеточная теория в её историческом развитии. Л.: Изд-во Мед. лит., 1963. 344 с.
8. Кольцов Н.К. Организация клетки. М.: Биомедгиз, 1936. 284 с.
9. Ленинджер А. Митохондрия. Молекулярные основы структуры и функции. М.: Мир, 1966. 316 с.
10. Маргулис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.
11. Насонов Д.Н. Некоторые вопросы морфологии и физиологии клетки. Избр. пр. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 463 с.
12. Робертсон Дж. Молекулярная биология клеточных мембран // Молекулярная биология. М.: ИЛ. С. 102-151.
13. Студитский А.Н. Эволюционная морфология клетки. М.: Наука, 1981. 278 с.
14. Ченцов Ю.С. Ультраструктура клеточного ядра // Структура и функция клеточного ядра. М.: Наука, 1967. С. 39-50.
15. Шванн Т. Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений. М.-Л.: Биомедгиз, 1939. 368 с.