Н.В. Тимофеев-Ресовский

ГЕНЕТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ, ЗНАЧЕНИЕ МЕТОДОЛОГИИ В ЕСТЕСТВОЗНАНИИ

Н.В. Тимофеев-Ресовский

ГЕНЕТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ, ЗНАЧЕНИЕ МЕТОДОЛОГИИ В ЕСТЕСТВОЗНАНИИ

Лекции, прочитанные
в Свердловске в 1964 году

Екатеринбург
«Токмас-Пресс»
2009

УДК 57
ББК 28
Т 415

Тимофеев-Ресовский Н.В.
Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. — Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. — 240 с.

Лекции одного из величайших естествоиспытателей XX века Н.В. Тимофеева-Ресовского посвящены истории становления генетики, хромосомной теории наследственности, теории эволюции, перспективам развития биологии. Н.В. Тимофеев-Ресовский — основоположник популяционной генетики, радиобиологии, один из творцов синтетической теории эволюции. Книга будет интересна и полезна и как учебное пособие, и как исторический документ для студентов и преподавателей биологических специальностей, специалистов-биологов и всех, кто интересуется историей естествознания.

В оформлении обложки использован рисунок С. Тулькеса.

Фотографии из архивов А.Н. Тимофеева, Л.Н. Добринского и Н.В. Куликова.

© А.Н. Тимофеев, 2009
© В.Г. Ищенко «Как появились записи лекций», 2009
© В.Л. Вершинин предисловие научного редактора, 2009
© ООО «Токмас-Пресс», 2009

ISBN 978-5-903026-21-0

Содержание

От издателя
6

О появлении записей лекций Н.В. Тимофеева-Ресовского
8

Предисловие научного редактора
13

Введение
19

Исторический обзор развития генетики
33

Работы Менделя. Их значение
45

Повторное открытие законов Менделя. Клеточная теория
49

Клеточное деление. Оплодотворение
54

Хромосомная теория определения пола
65

Развитие генетики в XX веке. Объекты генетических исследований

76

Эволюция генотипа. Полиплоидия

86

Развитие эволюционной теории. Микроэволюция

100

Микроэволюция. Виды. Популяции

109

Мутационный процесс

122

Мутации — элементарный эволюционный материал

128

Популяционные волны

143

Изоляция

153

Естественный отбор

162

Естественный отбор. Гетерогенность популяций

166

Вид. Видообразование

176

Пути развития генетики

182

Значение современных концепций и методологий в естествознании. Значение биологии для человечества

190

Персоналии

209

От издателя

Это книга — издание лекций Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского, великого естествоиспытателя XX столетия, одного из основоположников радиобиологии, биофизики, молекулярной генетики, одного из создателей синтетической теории эволюции. Лекции были прочитаны Николаем Владимировичем в 1964 году для молодых сотрудников и аспирантов Института биологии УФАН СССР.

Перевод лекций в печатный вариант — перенос устной речи на бумагу — имеет свои особенности и не может обходиться без соответствующей редактуры и каких-то купюр. Мы постарались сделать это как можно бережнее и сохранить не только информационную составляющую, но и интонацию лектора, интеллектуальную атмосферу живого общения. Надеемся, что нам это удалось.

К сожалению, небольшая часть записей не вошла в печатный вариант по той причине, что основная смысловая нагрузка в этих местах ложилась на графические построения, сделанные Николаем Владимировичем на доске в аудитории. Понятно, что в этом случае адекватный перенос в печатный вид невозможен. Не удалось нам найти и биографические данные некоторых исследователей, упоминаемых Николаем Владимировичем, и эти имена, к сожалению, не вошли в персоналии. Но, как бы то ни было, мы считаем, что книга имеет право на выход в свет.

Это издание не появилось бы, если бы в далеком 1964 году Владимир Георгиевич Ищенко, ныне доктор биологических наук, а тогда молодой аспирант, не взял на себя труд записать лекции на магнитофон. Вы не держали бы эту книгу в руках, если бы уже в XXI веке другое поколение биологов не отреставрировало и не оцифровало записи: этим мы обязаны Владимиру Леонидовичу Вершинину и Вадиму Борисовичу Дубровину. Их энтузиазм и преданность науке сохранили бесценный материал.

Большое спасибо Александру Михайловичу Марвину за консультации в процессе подготовки книги.

Огромное значение для дела имела поддержка, помощь и одобрение Андрея Николаевича Тимофеева.

Особая благодарность Сергею Юрьевичу Потоскуеву. Понимание им важности работы, оказанное финансовое содействие позволили осуществить это издание.

Уверен, что книга займет достойное место в научном наследии Н.В. Тимофеева-Ресовского, станет подспорьем изучающим биологию, будет интересна и полезна как специалистам-биологам, так и всем тем, кто интересуется историей естествознания.

Дмитрий Рыбников

О появлении записей лекций Н.В. Тимофеева-Ресовского

В начале 1964 года, когда стало ясно, что Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский в ближайшем будущем уедет из Свердловска в Обнинск, группа сотрудников Института биологии Уральского филиала АН СССР, где он в течение многих лет возглавлял лабораторию биофизики, обратилась к нему с просьбой прочесть курс лекций по генетике. Николай Владимирович, естественно, не отказался. В ту пору книг по «настоящей» генетике было мало, из учебников к тому времени вышла лишь «Генетика» М.Е. Лобашева в издательстве Ленинградского университета и перевод монографии А. Мюнтцинга «Генетические исследования». Поэтому возможность получить надежные знания из книг имели далеко не все желающие. Более важным, однако, представляется то, что Николай Владимирович сам был одним из авторов и создателей современной генетики, учения о микроэволюции и само́й синтетической теории эволюции, и всем нам было чрезвычайно интересно и важно прослушать такой курс «из первых уст». Несмотря на то, что многие из сотрудников неоднократно слушали его знаменитые доклады на семинарах на биостанции Института биологии «Миасово» (на территории Ильменского заповедника), никому до тех пор, по-видимому, не доводилось прослушать полный курс генетики с основами учения об эволюции. Некоторые сотрудники (В.И. Иванов, Л. Царапкин и др.) бывали у него дома на «орнитологических пятницах», на которых обсуждались отдельные проблемы современного эволюционного учения. Но в период с 19 февраля по 26 марта 1964 года нам довелось прослушать полный курс лекций-семинаров. И, к счастью, у меня был магнитофон «Комета», что сделало возможным записать курс всех прочитанных лекций.

Приходить на лекции не запрещалось никому, но само их проведение не очень афишировалось, поскольку в то время никаких официальных курсов Николай Владимирович нигде не читал, и возможность выступать с публичными

лекциями предоставлялась ему не часто. Само имя Н.В. Тимофеева-Ресовского во властных структурах нередко вызывало настороженность и даже неприятие, а в Москве еще жил, здравствовал и «влиял» Т.Д. Лысенко, число сторонников которого во многих вузах и академических институтах было еще немалым.

Все лекции читались после окончания рабочего дня с тем, чтобы не было каких-либо нареканий со стороны администрации. Также была предоставлена возможность присутствовать сотрудникам иных учреждений.

Николай Владимирович читал лекции в одной из комнат лаборатории биофизики, расположенной на «старой» территории Уральского филиала Академии наук, по улице Софьи Ковалевской, 20. Комната была небольшая, что-то около 25 кв. м, по этому случаю до предела заставленная столами и стульями для слушателей. Из интерьера помнится еще обычная школьная доска, необходимая для любого доклада. В то же время была оставлена свободная территория, необходимая и достаточная для того, чтобы Николай Владимирович мог по ней расхаживать взад-вперед, ибо без соблюдения этого условия читать лекции он не мог. Моему магнитофону, а заодно и мне, была предоставлена половина небольшого лабораторного стола.

Комната была заполнена слушателями. Многие, разумеется, что-то конспектировали. Присутствовала, наверное, вся лаборатория Николая Владимировича (по крайней мере, та ее часть, которая жила в Свердловске) и еще ряд сотрудников из других лабораторий. Насколько мне помнится, было не менее 30 человек. Сейчас, через 45 лет, трудно всех перечислить по памяти, но вот неполный список слушателей.

Сотрудники лаборатории Николая Владимировича: Л.А. Шишенкова, Л. Фесенко, А.А. Позолотин, П.И. Юшков, Н.В. Куликов, В.Г. Куликова, А.Н. Тюрюканов, С.В. Тарчевская, Б. Агафонов, А. Титлянова, Э.А. Гилева, М.Я. Чеботина, хотя правильнее было бы взять штатное расписание лаборатории и переписать его. Из сотрудников других институтов — Н.В. Глотов, С.И. Ворошилин и А.С. Мархасин (медицинский институт), Л.Ф. Семериков и В.Н. Плотников (лесотехнический

институт), А.Т. Мокроносов (Уральский госуниверситет) и из зоологов нашего Института — Ю.И. Новоженов, В.Е. Береговой, И.М.Хохуткин и я.

Курс лекций Николая Владимировича состоял из трех частей: история генетики, собственно генетика, включая отдельные тематические разделы, например «эволюция генома», и несколько лекций, посвященных микроэволюции. Завершающая лекция была посвящена творчеству научного работника.

Было бы очень упрощенным полагать, что самое ценное в этих лекциях — это именно содержание, фактология, сами основы генетики. В конце концов, многое из того, что говорил Николай Владимирович, можно было рано или поздно где-то прочитать (хотя в пору «железного занавеса» это было чрезвычайно затруднительно), по крайней мере, на английском языке. Но в лекциях Николая Владимировича главенствовало иное, а именно эволюция мысли, идеи. Он мог легко уклониться от основной темы и говорить о чем-то другом, не теряя при этом главной мысли, и это часто просто завораживало. Вставляя, например, несколько фраз о том, что один из крупных генетиков курил трубку, а другой — сигареты, и размышляя о том, как этот факт сказывался на развитии генетики вообще. Подобные экскурсы всегда вызвали восторг. Но, повторяю, это никак не сказывалось на четкости и ясности изложения основной темы и, наоборот, нередко способствовало усвоению в общем-то непростого материала. Потому что, как говорил Николай Владимирович, генетика — наука точная, а потому и непростая. И, конечно же, всегда поражала его логика изложения материала. Какие бы эпитеты не употреблять по отношению к его лекциям (блестящие, захватывающие, интересные и т.д.), любой слушавший Николая Владимировича в ответ лишь снисходительно улыбнется, а не слушавшему объяснить на словах этот феномен просто невозможно. Поэтому так важен был шанс предоставить даже самому взыскательному слушателю возможность услышать Голос и Мысль.

Всего Николаем Владимировичем было прочитано 14 лекций. Поскольку в те годы добыча магнитофонной ленты была весьма проблематичной, лекции записывались

на магнитофон при скорости 4.76 см/ сек., и всего было истрачено около 7 км магнитофонной ленты. Ради этого пришлось пожертвовать многими другими записями, о чем я, разумеется, нисколько не жалел. Лекции не раз переписывались, что, конечно же, не улучшало качество пленки, но самое страшное началось в начале 80-х годов прошлого века, почти через 20 лет после записи этих лекций: магнитофонная лента стала разрушаться, крошиться («сыпаться»), и у меня уже не было возможности спасти часть кассет. И в последние годы мне было невесело сознавать, что то, что я хранил уже несколько десятилетий, в общем-то не вызывает ни у кого интереса. Помимо безусловной исторической ценности самих записей, лично для меня было важным и то, что я храню лекции оппонента по моей кандидатской диссертации, а также то, что это лекции студенческого товарища моего университетского учителя Павла Викторовича Терентьева, хотя к содержанию лекций это не имеет никакого отношения. Как показало время, прослушанный курс навсегда остался в памяти всех, кто присутствовал на них, и о них неоднократно упоминалось в воспоминаниях о Н.В.Тимофееве-Ресовском.

Но дело приняло неожиданный поворот, когда на молодежной конференции Института экологии растений и животных УрО РАН весной 2000 года, посвященной 100-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского, участникам была предоставлена возможность прослушать отрывок одной из лекций, записанной мною, с тем, чтобы молодые сотрудники услышали голос Николая Владимировича и манеру изложения материала. Этот опыт имел большой успех, и в 2002 году дирекция нашего института обратилась к своим сотрудникам В.Л. Вершинину и В.Б. Дубровину с предложением привести в порядок мои записи и перевести их на компакт-диски для дальнейшего свободного распространения среди коллег, и копирование не возбранялось. В результате усилий В.Л. Вершинина мои пленки были существенно «отремонтированы» и записи были переведены на современные магнитофонные кассеты, хотя найти в 2002 году старый магнитофон, работающий на скорости 4.76, оказалось делом далеко не простым. А уже затем В.Б. Дубровин превратил

эти записи в «оцифрованные» на компакт-диске. Даже при своем «ревностном» отношении к моим старым записям, я должен признать, что коллеги сделали все возможное для того, чтобы сохранить и даже улучшить качество звучания голоса Николая Владимировича. Появление этих компакт-дисков — редчайший случай услышать поэзию и музыку науки.

Теперь же, благодаря инициативе бывшего сотрудника Института экологии, а ныне главы издательства Д.Е. Рыбникова, а также с любезного согласия Андрея Николаевича Тимофеева, сына Николая Владимировича, на издание этих лекций в печатном виде, биологи, да и не только они, могут прочесть текст уцелевших лекций. А тщательная и корректная обработка текста существенно помогает «услышать» манеру изложения материала Николаем Владимировичем.

В то же время необходимо помнить о том, что многие лекции Николая Владимировича неоднократно записывались на магнитофон и хотя бы часть записей наверняка сохранилась. Хочется надеяться, что появление настоящей книги станет стимулом для собрания воедино многочисленных выступлений Николая Владимировича и, со временем, издания в печатном виде более полного цикла лекций.

Владимир Ищенко

Предисловие научного редактора

Имя Н.В. Тимофеева-Ресовского, выдающегося русского ученого-эволюциониста XX века, известно не только в среде специалистов биологов, физиков, ученых из других отраслей естествознания, но и среди людей, знакомых с историей естествознания, носителей научного мировоззрения.

Благодаря роману Даниила Гранина «Зубр» фигура Николая Владимировича и его непростая, драматичная судьба стали известны достаточно широкому кругу читателей.

Николай Владимирович родился 7 сентября 1900 года. После окончания гимназии учился в Московском свободном университете им. А.Л. Шанявского, а также с 1916 по 1922 г. — в Московском госуниверситете. Окончил курс физико-математического факультета МГУ и Большой зоологический практикум Кольцова. Во время Гражданской войны Н.В. Тимофеев-Ресовский некоторое время воевал за «зеленых». Как он сам объяснял, «они занимались полезным делом: гнали немцев с Украины…».

Николай Владимирович был учеником Н.К. Кольцова и С.С. Четверикова, жизнь которых также является образцом честного и самоотверженного служения науке и Родине. С 1921 по 1925 г. работал в Институте экспериментальной биологии в Москве.

С 1925 по 1945 г. по настоянию профессора Н.К. Кольцова Н.В. Тимофеев-Ресовский работал в Институте исследования мозга в Берлин-Бухе в Германии. С 1936 по 1945 г. был директором Отдела генетики и биофизики этого института, а после вступления советских войск в Берлин-Бух отдел стал называться НИИ генетики и биофизики и Н.В. Тимофеев-Ресовский был назначен его директором.

Позднее в Берлин-Бухе был построен Макс-Дельбрюк — Центр молекулярной медицины, на здании которого в 1992 году установлена памятная доска в честь Н.В. Тимофеева-Ресовского.

В сентябре 1945 года ученый был арестован, обвинен в шпионаже и осужден на 10 лет. Во время заключения он был как выдающийся специалист в области радиационной

биологии привлечен к исследованиям, связанным с выявлением биологических последствий ядерных взрывов. И с 1947 по 1955 г. в закрытой лаборатории («шарашке») на Южном Урале он занимался радиобиологическими исследованиями. После освобождения с 1955 по 1964 г. заведовал отделом радиобиологии и биофизики в Институте биологии УФАН СССР в Екатеринбурге (тогда Свердловске). С 1964 по 1969 г. был заведующим отделом радиобиологии и генетики Института медицинской радиологии АМН СССР в Обнинске. С 1969-го — консультант Института медико-биологических проблем Министерства здравоохранения СССР. Николай Владимирович ушел из жизни в 1981 году.

Вклад Николая Владимировича в современную биологическую науку невозможно переоценить. Н.В. Тимофеев-Ресовский был одним из основоположников популяционной генетики и создателем синтетической теории эволюции наряду с Ф. Добржанским, Э. Фордом, Дж. Холдейном, Дж. Хаксли, И.И. Шмальгаузеном и др. Его работа, выполненная совместно с М. Дельбрюком и К. Циммером, по определению размера гена (знаменитая «Зеленая тетрадь») положила начало современной биофизике, молекулярной генетике и радиобиологии. Имея физическое и биологическое образование, Николай Владимирович не боялся теоретизировать по широкому кругу биологических вопросов и, безусловно, был крупнейшим теоретиком. Тимофеев-Ресовский внес значительнейший вклад в биологическую теорию, сформулировав принцип конвариантной редупликации. Конвариантная редупликация — один из немногих основополагающих принципов биологии. Наряду с принципом естественного отбора конвариантная редупликация, пожалуй, второй из краеугольных камней теоретической биологии или того, что Н.В. считал предвестником теории.

Особое место в жизни и творчестве Н.В. Тимофеева-Ресовского занимает «свердловский» период, продолжавшийся с 1955 по 1964 г. В это время он защищает докторскую диссертацию, не имея диплома о высшем образовании и кандидатской степени (в связи с этим возникли затруднения,

и пришлось получать специальные разрешения). Лаборатория, занимавшаяся проблемами континентальной радиоэкологии, вошла в состав Института биологии УФАН СССР (теперь — ИЭРиЖ УрО РАН) как отдел радиобиологии и биофизики. Несмотря на прохладное, если не сказать негативное, отношение тогдашних властей и партийного аппарата к Н.В. Тимофееву-Ресовскому, вокруг него всегда собиралось множество единомышленников, коллег, молодежи. Он щедро делился своим огромным научным багажом с молодыми учеными. Будучи блестящим оратором, Н.В. Тимофеев-Ресовский организовывал и проводил научные семинары («оры»). На этих семинарах в форме свободных дискуссий обсуждались актуальные научные проблемы. При этом всегда присутствовал довольно едкий юмор, так как Николай Владимирович считал, что нельзя заниматься наукой «со звериной серьезностью».

Представленный в данной книге материал — лекции, прочитанные Николаем Владимировичем аспирантам и молодым ученым в 1964 году накануне его отъезда из Свердловска в Обнинск. Записи были произведены одним из молодых слушателей — В.Г. Ищенко (ныне доктором биологических наук, ведущим научным сотрудником ИЭРиЖ).

С того момента, когда были прочитаны эти лекции, минуло 45 лет. За это время биология, в том числе и генетика, ушла далеко вперед в своем развитии, однако несмотря на почтенный возраст эти лекции никогда не утратят актуальности, поскольку в них говорится об основах генетики и биологии в целом и говорится человеком, который сам участвовал в разработке этих основ. Помноженные на ораторский талант, феноменальную эрудицию, великолепное знание русского языка, чувство юмора и величайший уровень культуры Николая Владимировича, эти лекции будут востребованы во все времена. С одной стороны, это документ эпохи, одна из страниц истории и методологии биологической науки, с другой — это живые размышления о проблемах, перспективах и возможных магистральных путях развития биологической науки.

Н.В. Тимофеев-Ресовский утверждал, что, в отличие от физики и химии, развивавшихся за счет анализа —

расчленения сложного на простые части, в биологии, которая также использовала анализ в научном поиске, идет многоступенчатый междисциплинарный синтез. Он должен завершиться построением общей теории живой материи, основанной на знании всех уровней организации живого и законов его исторического развития.

Уверенность в неизбежности такого синтеза имеет под собой прочное основание — единство живой природы, целостность биологических объектов, единство химизма, структуры и функции. Такой синтез рассматривается подчас как необходимое условие смены века физики веком биологии.

Осознавая это, в конце своего курса Николай Владимирович подчеркивает, что значимость биологической науки нельзя примитивно обосновывать банальной прагматикой. Он говорит о необходимости того, чтобы даже неспециалисты поняли, какие колоссальные задачи стоят перед современной биологией.

В эпоху глобальных планетарных изменений человечество все больше тревожится за будущее биосферы. Цивилизация нуждается в научно обоснованной концепции управления процессами жизнедеятельности и эволюции живой материи. Методологический прорыв для решения данной проблемы под силу теоретической биологии в союзе со всем естествознанием.

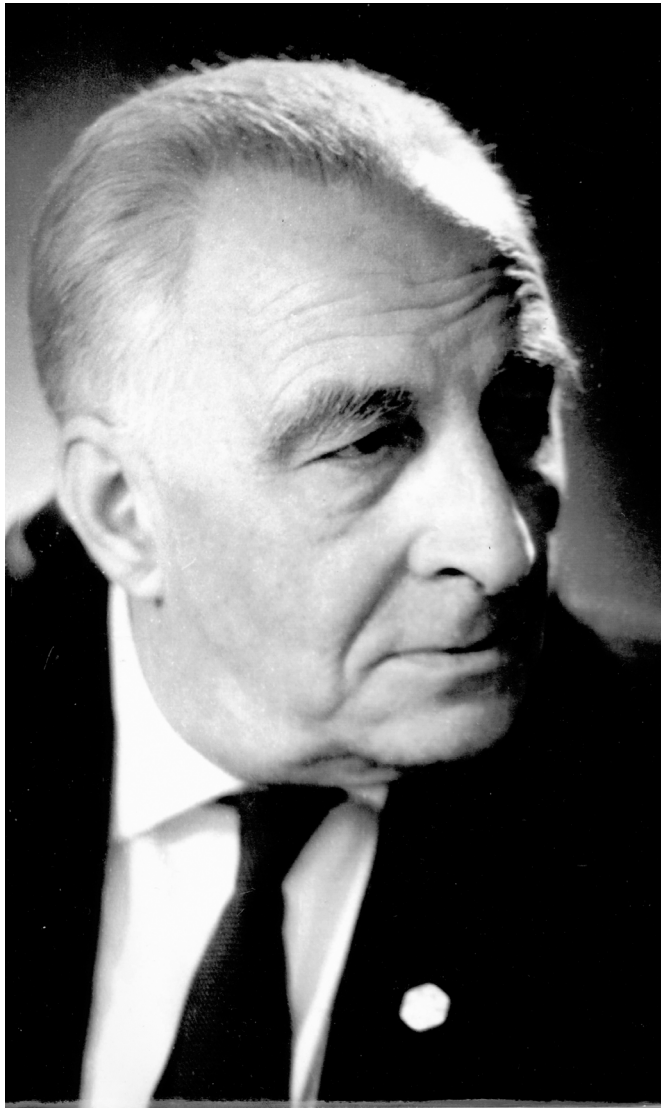
Мысли, факты, образы, изложенные в этих лекциях, мгновенно завладевают вниманием читателя и не могут оставить его равнодушным.

Я рекомендовал бы эту книгу всем, кого интересуют вопросы естествознания, а для людей, только начинающих свой путь в биологии, эти лекции просто обязательны.

Владимир Вершинин,
доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологического мониторинга ИЭРиЖ УрО РАН, заведующий кафедрой зоологии биологического факультета УрГУ

Самые сложные проблемы он излагал как нельзя просто. Я давно заметил, что тот, кто хоть раз слышал выступления Н.В., запомнил его идеи если не навсегда, то надолго. Он умел врезаться в память остротой простоты.

Даниил Гранин



Введение

Я должен вам что-то такое прочесть, в общем имеющее отношение к генетике. Я думаю, что нет никакого смысла читать нечто подобное краткому курсу генетики, потому что сейчас у нас, слава Богу, появилось два хороших учебника генетики — Лобашев и Мюнтцинг. Значит, желающие могут достаточно подробно ознакомиться с генетикой по этим учебникам.

Я же хочу изложить нечто иное, так сказать, основные этапы развития и узловые пункты современных генетических представлений. И начать мне придется, как всегда в таких случаях, испросив заранее у вас извинения за популярность и тривиальность того, что я буду говорить о вненаучных вещах.

Я хочу поступить таким образом: сначала вкратце и в общих чертах охарактеризовать материал, подлежащий исследованию. К сожалению, в четкой и ясной форме этого нет в учебниках — ни по биологии, ни по генетике, потому что это слишком тривиально, ненаучно. Вместе с тем история точного естествознания как раз учит нас тому, что ясное представление о типичнейших, объективных и неизбежных свойствах того материала, который подлежит изучению в данной научной дисциплине, — чрезвычайно существенная вещь. Отрыв от этих ясных и четких представлений часто ведет к тому, что появляются «леди» и «джентльмены», которые заблуждаются в бездне материала наук и всего прочего и уходят неведомо куда от того, что, собственно, подлежит исследованию.

Затем, после краткого исторического введения, я хочу попробовать изложить основные черты современной генетики, которые, как я считаю (да и не только я, а очень многие), являются неизбежной и необходимой предпосылкой любого научного биологического исследования, будь то полевая зоология или ботаника, и вплоть до биохимии, биофизики и прочего.

Нахождение научного работника вне современных научных концепций ведет в любой отрасли современного естествознания к плаванию в бесконечных деталях

и частностях окружающего нас и подлежащего изучению внешнего мира без возможности действительно обновлять и строить новые научные концепции. Мы еще несколько раз будем возвращаться к этой теме. Я напомню вам замечательную вещь, которая недавно произошла у всех нас на глазах. Вы знаете, что в современной молекулярной генетике и молекулярной биологии, несмотря на то, что у нас в отечестве было и есть достаточное число грамотных биохимиков, владеющих различными методами и так далее, все существенное сделали басурмане. И объясняется это исключительно тем, что наши «джентльмены», так сказать, ковыряют в биохимической проблематике вне современной научной концепции. Изучают, может быть, небезынтересную деталь, изучают довольно эффективно, иногда остроумно, но на большую дорогу современной науки так и не выходят.

Вышли же на эту дорогу биохимики ничем не лучше наших. А подчас, может быть, даже и хуже, так сказать, классом ниже, но находившиеся в концепциях современной биологии и, в частности, современной генетики. Ибо большая дорога всей современной так называемой молекулярной биологии есть не что иное, как логическое продолжение и расширение пределов компетенции хромосомной теории наследственности. Так как у нас практически на 20 лет была прервана генетическая традиция и целые области нашей биологии не были затронуты современными генетическими концепциями, неизбежно получилось так, что, несмотря на все усердие, все усилия и хорошо проводимую экспериментальную работу, наши «джентльмены» так и не вышли на большую дорогу, на которую вышли зарубежные биохимики. Вот это обстоятельство, которое, повторяю, произошло у нас на глазах буквально за последние 10–15 лет, должно заставить нас задуматься об очень многом.

Сходные ситуации наблюдаются и в ряде других областей биологии, о чем я в свое время буду говорить. Это касается и основ современного эволюционного учения, и основ демографии и учения о популяциях, и основ экологии, биоценологии, сходных дисциплин. И конечно,

основ одного из центральных в биологии разделов, который в самой общей форме можно назвать эмбриологией. Сейчас его называют по-разному: механикой развития, физиологией развития, динамикой развития и другими учеными именами, то есть учения об онтогенезе любых организмов. Эта область биологии вообще наиболее отстала с теоретической точки зрения. А у нас она буквально тыркается в грубом эмпиризме и никак не может выйти на большую дорогу — опять по той же причине: потому что и современный выход в теорию онтогенеза берет начало в хромосомной теории наследственности как наиболее общей и наиболее точной главе современной биологии.

Таковы вводные соображения, которые я, однако, несмотря на их тривиальность, очень прошу вас иметь в виду и продумать каждому со своей точки зрения, потому что это очень существенная вещь.

Биологи до сих пор не привыкли сознавать того, как, к примеру, смешон и жалок физик, чем бы он ни занимался: классической механикой, электричеством, оптикой, акустикой, ядерной физикой или заумными проблемами современной теоретической физики, если он не стоит на позициях современных физических концепций. Без этого он никуда не годится и ничего путного не сделает ни в одной области. А большинство наших биологов, с этой точки зрения, если сравнивать с физикой, стоят на концепциях физики примерно начала прошлого века, эдак, домаксвелловской физики. И не находят в этом ничего особенного, а это вещь страшная. Действительно, если вдуматься, вещь страшная — ковыряться в чем-то с точки зрения давным-давно пройденных позиций и совершенно не знать того, что современные биологические позиции капитально от них отличаются.

Это вещь действительно довольно страшная, и она же часто ведет к наивным, совершенно устарелым оценкам и классификациям различных разделов биологии. Между прочим, данная ущербная точка зрения ведет к модному у нас наплевательскому и пренебрежительному отношению ко всем описательным разделам биологии, классической ботаники и зоологии. Это опять-таки есть

не что иное, как наивная безграмотная оценка с точки зрения совершенно устаревших общих позиций. Вот на этом, пожалуй, я пока закончу общие вводные рассуждения.

***

А сейчас позволю себе перейти к тому, за что я уже извинился: к рассмотрению некоторых совершенно тривиальных и ненаучных вещей, которые, однако, как мы с вами дальше увидим, все время будут нам нужны. Они имеют огромное значение в правильной локализации усилий в отношении выбора существенной проблематики в области биологии. То, что я имею в виду, касается самых общих признаков и свойств жизни на нашей планете. Я неоднократно об этом говорил в связи с очень многими различными докладами, но считаю, что это нужно повторять как можно чаще и постоянно иметь в виду.

Совершенно ненаучное рассмотрение жизни на нашей планете показывает несколько ее, жизни, замечательнейших свойств. Сразу же скажу: во всяческих учебниках тут же начинаются ученые рассуждения об обмене веществ, этом самом метаболизме, и так далее. Так вот это, конечно, не самое замечательное и не самое общее, а самое замечательное и общее — это, во-первых, то, что я кратко и неточно называю квантированностью жизни на нашей планете. Это удивительное обстоятельство. Кстати, так как вы, в основном, люди относительно очень молодые, то тут же и поучение вам: никогда не переставайте удивляться. Нас окружает такая прорва удивительного, что человек, который не удивляется, по-моему, даже не человек, а недоразумение. Так вот, первая удивительная вещь — это квантированность жизни, то обстоятельство, что жизнь на нашей планете представлена дискретными формами.

Это на самом деле удивительная вещь, с которой связаны, в сущности, все остальные удивительные вещи, которые я перечислю. Ну, удивительно потому, что даже у авторов научно-фантастических романов хватает на это фантазии, а они, в общем, люди с не очень богатой фантазией. Помнится, в каком-то романе описывается, что

на некой таинственной планете в огромном кратере или подземелье существует нечто живое в виде супа или что-то в этом роде. Совершенно недискретная форма жизни. Иными словами, жизнь мыслима и в форме некоей непрерывности, т. е. некоего вещества, не подразделенного на дискретные, квантированные единицы. Те из вас, кто являются достаточно образованными биологами, знают, что вторичные формы жизни на Земле иногда имеют тенденцию образовывать синцитии и подобные им недискретные образования, но это — частность, несомненно, вторичного происхождения и пространственно обычно крайне ограниченная штука на нашей планете. Значит, на нашей планете, как правило, жизнь представлена дискретными квантированными формами, причем они, как мы сейчас знаем, в результате биологической эволюции образуют иерархическую систему филогенетически связанных друг с другом форм. Это тоже очень существенная вещь.

Так как жизнь представлена пространственно дискретными формами, то уже не мудрено — и это вызывает меньшее удивление, — что они дискретны во времени. Ну, по знаменитой поговорке «древнеримских греков», «Все люди смертны. Кай — человек, следовательно, Кай смертен», дискретные формы жизни на нашей планете дискретны и во времени. То есть индивиды смертны. Следующая замечательная вещь — эти дискретные в пространстве и времени формы обладают способностью к размножению, выражающемуся в виде идентичного самовоспроизведения. Опять-таки замечательное обстоятельство, достойное всяческого удивления: люди рожают людей, коровы — коров, крокодилы — крокодилов, береза — березу и так далее. И никогда не получишь теленка от поросенка. Это замечательная вещь — идентичное самовоспроизведение.

Далее интересно то, что эта идентичность самовоспроизведения касается не только видовых признаков. Вы, биологи, знаете, что эти дискретные формы, о которых я говорю, называются видами. А эта иерархическая система и есть систематика: близкие виды образуют роды, близкие

роды — семейства, близкие семейства — отряды, близкие отряды — классы, а близкие классы объединяются в типы. Так вот, не только видовые признаки идентично самовоспроизводятся. Но, как учит нас опять-таки абсолютно ненаучное наблюдение, это идентичное самовоспроизведение распространяется на признаки и свойства родителей, вплоть до любой малости и мелочи; наследоваться может даже бородавка на левой ноздре. Следовательно, вот это явление мы и называем наследственностью. Итак, следующее замечательное явление, связанное с жизнью на нашей планете, сводится к тому, что это идентичное самовоспроизведение связано с наследованием любых морфофизиологических, химических, психологических и каких угодно признаков и свойств.

Сразу же появляется следующая удивительная вещь, которая, однако, при некотором рассуждении, опять-таки вненаучном, становится менее удивительной. А именно то обстоятельство, что, несмотря на идентичное самовоспроизведение квантированных, дискретных форм жизни, связанное с наследованием родительских признаков и свойств, вплоть до любой малости и мелочи, мы наблюдаем следующее замечательное обстоятельство: индивиды, относящиеся к любому виду, за редчайшими исключениями, не абсолютно идентичны, а отличаются друг от друга. Следовательно, наряду с наследственностью мы наблюдаем изменчивость наследственных признаков. О том, что эти самовоспроизводящиеся наследственные формы могут варьировать и эти вариации каким-то образом опять-таки могут наследоваться, мы будем с вами говорить дальше.

Вот это, я бы сказал, основные удивительные, вненаучно наблюдаемые признаки и свойства жизни на нашей планете. Следовательно, с этой общей формой структуры жизни на Земле надо считаться. Из нее, из этой формы, надо исходить при любых биологических рассуждениях общего порядка.

Теперь поставим одну, как мне кажется, наиболее общую, биологическую проблему. Мы вненаучно знаем, что жизнь представлена квантированными формами

любой степени сложности, величины и так далее. Наряду с бактериями — очень простыми организмами и одноклеточными мы имеем многоклеточные самых разнообразных сортов. Растения и животных самых разнообразных размеров: от очень небольших, но сложно устроенных, таких как многие насекомые, с очень сложным развитием, очень сложной морфофизиологической структурой и даже относительно очень сложной структурой и функционированием нервной системы, — до гигантов. Среди животных, помимо вымерших бронтозавров, атлантозавров и прочих «завров», и сейчас водятся киты длиной в 30 метров, и слоны — тоже не малявки. Среди растений наряду с крошечными встречаются мамонтовые деревья, секвойи высотой 120 метров и во много обхватов в толщину внизу ствола. Некоторые виды эвкалиптов достигают до 150 с лишним метров в высоту и тоже, конечно, имеют стволы изрядной толщины. Следовательно, организмы могут быть большой сложности и большой величины.

Вернемся назад. Мы уже говорили, что эти формы жизни дискретны не только в пространстве, но и во времени, то есть смертны. Во времени любой вид представлен почти бесконечной чередой поколений, растущих и отмирающих. И вот та основная проблема, которую нам приходится ставить в отношении генетики (я, в частности, считаю ее центральной проблемой биологии вообще): она сводится к тому, что поколение от поколения отделяется стадией одной клетки. Вот один индивид, вот индивид следующего поколения, и они связаны стадией одной клетки — оплодотворенной яйцеклетки. Эта опять-таки совершенно тривиальная, давным-давно известная вещь, как учит нас история отечественной биологии последних десятилетий, каким-то странным образом абсолютно непонятна большинству биологов и рождает такие вещи, как экивоки «мичуринской» биологии и всякие такие штучки.

Итак, формы дискретны, разбиты на виды, которые, размножаясь, обладают свойством идентично самовоспроизводиться, и вот в этом идентичном самовоспроизведении в череде поколений индивиды соседних

поколений отделены друг от друга стадией одной клетки, оплодотворенной яйцеклетки. Из этого может быть лишь одно логическое следствие: в этой клетке должно быть что-то (пока не будем говорить что), в чем заложена вся информация, необходимая для того, чтобы крокодил не родил теленка, курица не родила свинью, а мы с вами не начали рожать черт знает кого. То есть представители вида наследуют от родителей не только видовые, но и подвидовые, фамильные черты, свойства и признаки. Ведь прекрасно известно, что если у парочки приятных и совершенно натуральных блондинов родился брюнет, то тут, так сказать, что-то не того. Но не наоборот, потому что у двух брюнетов вполне может родиться блондин. Так что избегайте, дорогие товарищи, чистых блондинистых браков, потому что в них, так сказать, дамской половине труднее «прикрыться». У брюнетов же дело обстоит много благополучнее. Так вот, основную биологическую проблему, выражаясь современным языком, можно сформулировать так: это проблема передачи наследственной информации от поколения к поколению и реализации этой информации в каждом поколении. В сущности, такая формулировка покрывает всю основную проблематику биологии.

Теперь, перед тем как перейти к дальнейшему, я позволю себе перечислить еще несколько, на первый взгляд, довольно удивительных, но тоже вненаучных деталей.

Мы знаем, что, как правило, если отвлечься от исключений, жизнь на нашей Земле представлена формами, которым свойственно половое размножение с перекрестным оплодотворением и двуполовостью. Это вещь тривиальная, но я обращаю ваше просвещенное внимание на то, что и это удивительная и совершенно не сама по себе понятная вещь, потому что и на нашей планете в виде исключений мы имеем всякое: во-первых, бесполое размножение, во-вторых, вегетативное размножение, и, в-третьих, многополовость. Двуполовость, наличие двух полов — мужского и женского, есть некое эволюционное достижение на нашей планете. Мы еще до конца не понимаем, в строгой и ясной форме не показали, почему на

нашей планете эволюция живых форм привела именно к дву-, а не к трех- или пятиполовости. Потому что мы знаем о существовании многополовости, в частности у ряда одноклеточных водорослей. Давно и в точной форме, в основном школами Книпа и Хартмана обнаружены виды, у которых имеется более десятка полов.

Как правило, на нашей планете в связи с двуполовостью и гаметы (половые клетки) обычно представлены двумя сортами: крупными яйцеклетками и мелкими клетками спермиев или, у растений, пыльцы. Но у целого ряда простых форм многоклеточных и у очень многих одноклеточных имеется изогаметия, то есть формы, у которых все гаметы более-менее одинаковы на вид. Нет резкого различия яйцеклетки и спермия, а по форме, величине и физиологическим свойствам все гаметы более-менее одинаковы. Так вот, у данных форм эта многополовость заключается в том, что разные штамм-клоны, получающиеся бесполым размножением этих клеток (делением клеток), образуют гаметы, которые не могут конъюгировать между собой, а только с гаметами других штаммов. И есть виды (например, хламидомонад), у которых имеется порядка десятка полов, между которыми конъюгация возможна, а внутри которых — невозможна.

У ряда видов хламидомонад и эвгленид имеется дальнейшая, следующая, ежели хотите, эволюционная ступень. Опять же, существует много полов в этом же смысле, то есть, скажем, формы *A, B, C, D. A* с *A* не конъюгирует, но *A* может конъюгировать с *B, C, D, E. B* с *B* не конъюгирует, но может конъюгировать с *A, C, D, E,* и так далее. Повторяю, имеются виды, где вероятность реализации конъюгации между разными формами не одинакова, а различна. Скажем, *A* хорошо конъюгирует с *B* и с *C,* много хуже с *D* и еще хуже с *E.* А сама с собой никак не конъюгирует. Следовательно, в системе многополовости может происходить процесс своего рода дифференциации, предпочтения гаметами, происходящими от одних форм, гамет других определенных форм, хотя сохраняется способность конъюгировать и с гаметами любых других форм. И, наконец, существуют виды практически

уже двуполые, где имеются штаммы с плюс-гаметами и с минус-гаметами, причем конъюгировать могут только плюс с минусом, а не минус с минусом или плюс с плюсом. Но сохраняется еще некоторое предпочтение определенными штаммами определенных других штаммов, так сказать, остаток многополовости.

Я рассказываю вам это потому, что, насколько мне известно, в убогих программах наших биофаков и медицинских институтов теория многополовости обычно, к сожалению, не излагается. Но это вещь очень существенная, потому что она позволяет, ну, понимать не то чтобы в каузальном смысле, но феноменологически, что такое половость вообще у организмов на нашей планете. Что двуполовость — это не есть нечто само собой разумеющееся и обязательное у живых организмов, а нечто, по-видимому, произошедшее эволюционно и стабилизировавшееся на нашей планете в качестве (для нас пока еще не понятно почему) наиболее выгодного и экономного.

Так вот, следующее общее ненаучное наблюдение учит нас, что если не вдаваться во все подробности, которые открыты недавно, уже в XX веке, с помощью более-менее сложных наук микробиологического толка, то большинство типичных форм живых организмов на нашей планете размножается половым путем и им свойственна двуполовость.

И вот еще одно существенное наблюдение. Не всем известна абсолютно вненаучная вещь, что по характеру размножения многоклеточные живые организмы (в основном животные, но это касается и растений) обладают двумя формами размножения: живорождением и яйценоскостью. У одних форм половые клетки-гаметы обоих полов выводятся во внешнюю наружную среду, где и происходит их оплодотворение. Иногда оплодотворение происходит внутренне, и уже оплодотворенные яйцеклетки откладываются, то есть выводятся в наружную среду и развиваются вне всякой связи с родительскими организмами.

Вторая форма — живорождение — свойственна представителям различных типов живых организмов, она

особенно характерна для млекопитающих, к которым мы принадлежим. Как известно, существуют живородящие рыбы, живородящие беспозвоночные, то есть живорождение — довольно широко распространенное явление.

Я напоминаю вам это потому, что многие, ну, как бы это сказать, предрассудки уже в научной биологии произошли оттого, что человек, будучи млекопитающим и наблюдая в основном себя самого и млекопитающих, сконцентрировав внимание на живорождении, иногда считает, что два пола живых организмов — мужской и женский — крайне неравноправны. Женский пол, собственно, занимается размножением: «Вот, господа, дамы в муках родят, значит, этих самых кричащих ребенков» и всякая такая штука. При этом забывается, что живорождение — один из частных случаев, а могут быть и другие. Важно то, что вненаучно и донаучно люди давно наблюли одну очень важную вещь, совершенно опять-таки тривиальную, которая, как вы увидите, очень скоро нам понадобится: а именно, то обстоятельство, что как раз в размножении и наследственности оба пола абсолютно равноправны.

Еще древние скотоводы-кочевники знали, что для выведения хороших пород скота нужно вести отбор не только по самкам, скажем, по коровам, но и по самцам, по быкам. То же самое и в отношении яйценоскости кур: нужно отбирать не только по курам, но и по петухам, потому что любой признак передается как через один пол, так и через другой. И никакой разницы — ни качественной ни количественной — в этом нет. Любопытно, что вненаучно и донаучно это было ясно людям давным-давно, а запуталось только в головах у многих биологов уже сравнительно недавно. Я обращаю ваше просвещенное внимание на эту тривиальную вещь, потому что, как мы с вами увидим, это будет один из существенных фрагментов логической аргументации в развитии теории генетики.

И наконец, последняя из ненаучных вещей, на которую я хочу обратить ваше внимание. Опять-таки вне- и донаучно люди на живых организмах, населяющих Землю, наблюдали следующее. От поколения к поколению, в результате идентичного самовоспроизведения

от родителей передаются потомству все наследственные признаки и свойства вида, подвида, вплоть до фамильных, так сказать. И в то же время люди прекрасно знали, что на фоне этого (назовем его пока условно и в кавычках) «наследственного стереотипа» путем внешних воздействий можно вносить ряд изменений. Примеры общеизвестны. Если коня почти не кормить, получается одер — кожа да кости. И это давно подметили всадники, потому что на одре, особливо без седла, верхом ездить скучновато по причине возможности полного отбития собственной казенной части. Поэтому целесообразнее коней кормить хорошо, и тогда они приобретают должную окружность, обрастают кониной и выглядят уже не одрами, а, так сказать, сплошными мустангами. Иными словами, кормлением можно изменять массу живого организма. А часто и пропорции. Кормлением, температурой, известными химическими воздействиями кое-когда и кое у кого из живых организмов можно изменять окрас, ряд других признаков и свойств. Но донаучно и вненаучно люди все-таки знали, что вот такими, назовем их экспериментальными, воздействиями можно в известных, относительно очень узких пределах варьировать степень развития этих признаков. Опять-таки донаучно и вненаучно людям было известно, что эти признаки не наследственные. И каждый кочевник-коневод и скотовод знал, что в качестве производителя ему нужен не откормыш какой-нибудь, а наследственно хороший экземпляр, при этом безотносительно того, как он в данный момент выглядит, потому что наследуется не признак данного момента, а признак череды поколений.

Изменения, которые человек вносит с помощью экспериментальных воздействий на индивиды, — это то, что потом в биологии было названо ненаследственными признаками, ненаследственной вариацией, модификациями. То есть из этого становится ясной следующая вещь: имеется каким-то образом передаваемая через одну клетку наследственная информация, очень константная, строгая, точная, а в реализации индивидов каждого поколения, в онтогенезе, на фоне этого, так сказать, наследственного

скелета возможна определенная доля пластичности, иногда внешне очень резкая. Какие-нибудь домашние животные — хорошо откормленные и голодающие — могут чрезвычайно резко друг от друга отличаться не только количественно, по весу, но и по внешнему виду.

Следовательно, имеется среда некоторого взаимодействия этой высокостабильной наследственной информации, получаемой индивидом, плюс некая пластичность. Причем форма реализации этой пластичности как таковая не наследуется. То есть если вы будете из одной и той же чистой породы далее разводить плохо откормленных или хорошо откормленных свиней, то у вас при равных условиях выращивания потомство этих двух групп будет совершенно одинаковое. Так сказать, жирность хорошо откормленных свиней как таковая наследоваться не будет. И это, повторяю, донаучное и вненаучное наблюдение бесчисленного числа поколений людей со времен начала скотоводства и земледелия, поскольку то же самое касается и растений.

Кстати, замечу, некоторое время у нас была очень модной так называемая проблема вегетативной гибридизации, когда делали прививку одного растения на другое и потом якобы находили какое-то наследственное влияние. Это очень любопытный психологический путь, так как общеизвестно, что со времен «древнеримских греков» садоводы производят прививки так называемых культурных сортов древесных фруктов: яблок, груш, слив и т. д. При этом прививка резко проявляет целый ряд удобных для человека свойств плодов, не влияя на наследственность этих яблок и груш. И для того, чтобы хорошие съедобные плоды получать, и теперь, как во времена Вергилия, приходится проделывать те же самые прививки. По сравнению с этим вековым человеческим опытом любые эксперименты, проводимые очень грязно в течение пары поколений какими-нибудь приспособленными для этого товарищами, конечно же, детский лепет.

Это огромный эксперимент, из которого ясно видно отсутствие наследственного влияния, так называемой вегетативной гибридизации.

Вот на этом мы с вами и закончим обзор тех вненаучных наблюдений над жизнью на нашей планете, о которых я говорил. Теперь я лишь кратко сформулирую основную проблему, которой мы будем заниматься в дальнейшем. Она сводится к следующему: жизнь на Земле представлена дискретными в пространстве и во времени формами. Индивиды этих различных видов, обладая способностью идентичного самовоспроизведения, образуют череду поколений. И в этой череде поколений, сколь бы ни были сложны и велики по размерам индивиды того или иного вида, два соседних поколения индивидов всегда отделяются друг от друга стадией одной клетки — оплодотворенной яйцеклетки. И так как идентичность самовоспроизведения (размножения живых организмов) крайне детальна, касается любых мелочей, из этого следует замечательное умозаключение: что в этой одной клетке, отделяющей два поколения друг от друга, должно содержаться нечто, что мы сейчас называем кодом наследственной информации, передаваемой от поколения к поколению, и что определяет развитие индивидов следующего поколения в должном виде, со всеми полученными от предков признаками и свойствами. Это, конечно, совершенно удивительная вещь. Особенно обращаю ваше внимание на то обстоятельство, что огромное количество вненаучных наблюдений людей за животными и растениями показало, что в явлениях наследственности, передаче признаков и свойств следующим поколениям от предыдущих оба пола (мужской и женский) равноправны. Это крайне важно.

Исторический обзор развития генетики

Перейдем к следующей части. Я закончил, во всяком случае, на некоторое время, общие рассуждения ненаучного характера и сейчас предлагаю вашему вниманию краткий исторический обзор развития генетики. Это нам нужно вот для чего: очень существенной вещью является то, что в естествознании не бывает революций в том смысле, как это понятие определяется в социологии, в жизни человеческого общества — то есть перерыв традиций, замена чего-то старого формально новым.

В науке обычно имеются ведущие общие концепции, в недрах которых зарождаются зерна новых концепций, то есть накапливаются факты, высказываются соображения, не имеющие пока ведущего значения и должные теоретически подчиняться существующим концепциям. Этот процесс накопления экспериментального или описательного материала продолжается, приводит к ситуациям, которые философствующие журналисты, журналиствующие философы и другие подобные им люди, живущие на достижениях других людей (так это вежливо сформулируем), часто начинают изображать в виде неких катастроф, революций, капитальных изменений и так далее. На самом деле это не так.

В одном из своих лекционных докладов в качестве одного из примеров характера изменений научных концепций я приводил основные концепции современной физики: теорию квантов и квантовую механику, концепции о квантированности элементарных физических явлений, которые и до сих пор продолжают развиваться. В последнее время некоторые очень умные люди занимаются квантированием, применением квантовой механики к таким фундаментальным понятиям, как гравитация, например.

И в то же время вы все, наверное, еще из школы знаете (обыкновенно биологи физику немного знают из школы, а не из высших учебных заведений), что, например, взгляда на свет как на дискретное явление

придерживался еще Ньютон. В отличие от Гюйгенса, Ньютон развивал точку зрения о дискретной природе явлений света. Следовательно, очень давно в недрах классической, несовременной физики зародилось, если хотите, ядро атомистических, назовем их так в самой общей форме, представлений, общих концепций о дискретной природе физических явлений, которые сейчас, как вы знаете, являются доминирующими.

Вот потому я позволю себе дать вам исторический обзор развития генетических идей, чтобы показать, что в биологии дело обстоит точно так же. Дальше я буду это неоднократно проделывать, сравнивать концепцию современной генетики в биологии, до известной степени методологически, с концепциями современной микрофизики в физике. Так же, как концепции современной микрофизики развивались со времен Ньютона, не составляя, однако, до XX века основных концепций и не затрагивая границ компетенции старых, так же введение новых научных концепций в естествознание всегда связано с показом границ компетенции старых концепций. Старые концепции отнюдь не отбрасываются. Ньютоновская механика сейчас так же точна, как во времена Ньютона, и столь же обязательна, только сейчас мы довольно четко знаем границы ее компетенции: где кончаются ее компетенции, чего она не объясняет, не может и не должна объяснять. Для этого введены новые концепции, которые до известной степени в качестве (ну, это не совсем точно, но наглядно) частного случая включают в себя классические концепции механики.

Нечто подобное происходило и происходит и в биологии. И так же, как атомистические концепции физики, не играя существенной роли, постепенно развивались, накапливали материал в течение пары столетий, так же и в биологии накапливался материал в линии развития генетических концепций (тоже в течение если не двухсот, то полутора столетий, не играя ведущей роли и часто даже приспосабливаясь к общебиологическим концепциям, соответствующим тому времени). Но мы с вами увидим, что развитие этих генетических концепций шло

удивительно логично. Вначале, естественно, очень медленно, а под конец очень быстро. Опять-таки тут некоторая аналогия с развитием современной физики, которая на начальной стадии тоже развивалась очень медленно. И лишь в XX веке с необычайной быстротой, мощностью и изяществом выросли концепции современной физики. Примерно такая же картина была и в биологии.

Проведем очень краткий исторический обзор, касающийся двух биологических областей, или направлений, которые в течение более ста лет были абсолютно не связаны друг с другом. Можно прямо сказать: друг о друге ничего не знали, и лишь на грани последних веков — XIX и XX — объединились, создав основы современной цитогенетики.

Перейдем к первому из намеченных мною двух направлений. Родилось оно опять-таки из проблемы пола и оплодотворения.

Когда в XVI и начале XVII века появились ученые мужи биологического направления, то в них еще сильно отрыгивалась средневековая схоластика — любовь к рассуждениям. Эта любовь к рассуждениям не покидает многих биологов до сих пор. Под любовью к рассуждениям я понимаю более-менее схоластические рассуждения о вещах непознанных и непонятых. В ряде разделов биологии это, к сожалению, до сих пор довольно распространенная вещь: чрезвычайно ученые рассуждения о том, о чем, в сущности, при ближайшем рассмотрении пока рассуждать нечего. Нам известно столь мало, что дееспособных рассуждений в смысле естественнонаучной методологии построить нельзя. Так вот, такими рассуждениями занимались, как вам известно, овулисты и анималькулисты. Когда микроскопированием были обнаружены яйцеклетки и спермии, ученые мужи (часть из них) сразу же стали рассуждать, что важно, что не важно, и разделились на два лагеря.

Одни говорили, что яйцеклетка — это все, а спермии — это так, неизвестно для чего, только чтобы возбудить яйцеклетку к дроблению. А другие говорили: «Нет, врете, яйцеклетка — это круглая большая клетка с желточными

тельцами», что там, мол, для развития зародыша только пища отложена, а все существенное находится в живчиках, в сперме. И были даже такие пронзительные джентльмены, которые в микроскоп в соответствующих спермиях видели даже в уменьшенном виде соответствующего человечка, или корову, или еще какое-то животное, смотря по тому, какой спермий брался для исследования. Эти споры овулистов и анималькулистов продолжались очень долго. Надо сказать, что более спокойными и, может быть, поэтому несколько более скучноватыми джентльменами были ботаники тех времен. Они особенно не спорили, но тем не менее заразились от зоологов и медиков, овулистов и анималькулистов, и — ну нельзя же отставать! — тоже стали спорить, существует ли половое оплодотворение у растений, хотя это давным-давно было известно всем древним мужикам, занимавшимся разведением пшеницы, ржицы и всяких прочих плантов. Это было прекрасно известно садоводам, которые искусственным опылением давно уже выводили всякие сорта садовых цветов, но ботаники тоже стали спорить: для чего вообще нужна пыльца, может, в сущности, она никому ни на что не нужна?

И вот такая ситуация сложилась к середине XVII века: усиленные академические споры овулистов и анималькулистов, среди медиков и зоологов, и защитников и отвергателей пола у растений — среди ботаников.

Уже в XVIII веке экспериментально разрешить эти проблемы удалось двум замечательным ученым: ботанику, петербургскому академику Кельрейтеру и итальянскому экспериментальному зоологу Лаццаро Спаланцани. Ну, работы Спаланцани большинству биологов, даже молодых, должны быть хорошо известны, я не стану их касаться, да и они в нашем случае не имеют такого методического значения, а расскажу о работах Кельрейтера.

Надо сказать, что замечательный умница, один из крупнейших биологов своего времени, швед Карл Линней, создавший, как известно, основу современной системы животных и растений, тоже волей-неволей заинтересовался этими спорами о поле у растений. Занимался,

однако, своими делами, строил «Systema naturae», но все время собирался поставить какие-нибудь эксперименты для того, чтобы выяснить, зачем нужна пыльца и существует ли в ней толк. «Перехлестнулся» он, как известно, с целым рядом людей, в том числе и с Кельрейтером. Кельрейтер этой проблемой интересовался; только так как систематики он не строил, то действительно провел эксперимент, и эксперимент замечательный для того времени. Он рассуждал таким образом. Если у растений есть пол (а будучи биологом, он был совершенно уверен в том, что овулисты и анималькулисты «обои двое дураки») и если у растений все обстоит так, как у животных, то пыльца действительно должна участвовать в оплодотворении и передавать свойства отцовских растений, производящих пыльцу, следующим поколениям. И изобрел очень простой опыт, опыт с маркером, с меткой. Взял цветы, у которых имелись разные сорта, резко отличающиеся друг от друга по окраске цветков. Скажем, белоцветущие и красноцветущие. Из садоводческих опытов он знал, что у ряда видов красный цвет доминирует. Если, например, скрестить белые цветки с красными, то первое поколение будет красным. Ну, это было не научно, а он поставил совершенно точные опыты скрещивания с полукастрацией. Так как большинство садовых растений однодомные, то в одном цветке и пестик и тычинки. Он взял садовые виды с двумя сортами: белоцветущее материнское растение и красноцветущее отцовское растение. Материнские растения он полукастрировал, то есть удалил тычинки, чтобы избежать самоопыления. Собрал с отцовских растений пыльцу, оплодотворил пестики материнских растений пыльцой с красноцветущих отцовских растений и, как и следовало ожидать, получил в следующем поколении растения, которым через пыльцу передался красный цвет, а через яйцеклетку — ряд других признаков, характеризовавших материнский сорт. Таким образом, экспериментальным путем он окончательно разъяснил природу пола у растений. Для своего времени это были замечательные и очень точные опыты. При этом он разработал экспериментально точную методику скрещивания, с избеганием

возможных загрязнений, неточностей и так далее в проведении таких опытов. Работы Кельрейтера стали широко известны, правда, как и бывает в таких случаях, до начала XIX века еще находились ботаники, которые продолжали прения на тему о том, есть ли пол у растений. Но, конечно, для разумных людей дело опытом Кельрейтера было окончательно разъяснено.

Обращаю ваше внимание на то, что Кельрейтер никакой генетикой не занимался и наследованием всяких признаков у растений тоже не занимался. Ему из садоводческих опытов было известно, что у таких-то растений такие-то сорта обладают (ну, тогда этого термина не существовало) доминантным красным над белым цветом цветков и, с другой стороны, доминантным длинным ростом по сравнению с коротким у другого сорта. И он использовал наследственные признаки просто в качестве маркеров, меток для своих опытов по скрещиваниям, проводившимся совершенно с другой целью — для анализа проблемы пола у растений. Но, к счастью, его опыты стали широко известны в тогдашней прикладной биологии, то есть в растениеводстве и садоводстве. В то время эта область была очень развита, особенно в некоторых странах, например в Голландии, Англии, Ирландии, отчасти в Швеции. Множество людей занимались как декоративным садоводством, выведением путем искусственного отбора новых сортов садовых цветов, так и промышленным растениеводством — выведением более урожайных сортов зерновых злаков, всяких бобов и прочей кукурузы, как говорится. Среди этих людей — так как их было довольно много и так как в те времена не было положительного и отрицательного вузовского отбора, ведущего, например, к тому, что ежели человек никуда не попадает, он попадает в сельхозинститут, — среди этих растениеводов был должный процент умных людей. Они хорошо знали опыты Кельрейтера и стали применять точные методы скрещивания у растений для целей селекции.

И тут случилась целая череда очень интересных идей. Следующий этап связан с английским растениеводом Найтом. Так как он был англичанином, его фамилия,

конечно, пишется совсем по-другому, Knight (Книгхт), а произносится Найт. По английскому принципу: пишется Ливерпуль, а произносится Манчестер.

Так вот, этот Найт работал в конце XVIII века и в самых первых годах XIX, я не помню, когда он умер, но его основная экспериментальная деятельность пришлась на 80–90-е годы XVIII века. Найт знал работы Кельрейтера, применял его точный метод скрещиваний. И вот что он подметил.

Задолго до него, еще в древние времена, для выведения новых сортов растений (ну и домашних животных) путем искусственного отбора применялся метод, который сейчас называется методом отдаленных скрещиваний. То есть брали разные, по возможности, сорта, скрещивали их друг с другом и в потомстве этих скрещиваний выуживали всяческие комбинации признаков и свойств, которые хотелось получать дальше, и в качестве производителя для дальнейших поколений выбирали те экземпляры, которые обладали нужными комбинациями признаков.

И Найт, конечно, этим занимался. Произведя огромное количество разных скрещиваний, Найт подметил...

Попробуйте перенестись в его время, так как то, что нам сейчас кажется тривиальным, тогда действительно было открытием. Ведь обыкновенно сорта, так же как подвиды, виды (до тех пор, пока какие-нибудь зоологи или ботаники не начнут изучать всякие волоски, щетинки, сорок первую ножку сороконожки и так далее), хорошо отличаются, как говорят биологи, по общему габитусу. Ну, ясно, это определенный ряд признаков, по которым он отличается от другого сорта или подвида — с иной комбинацией признаков. То есть поначалу люди воспринимали разницы комплексно, так сказать, общий комплекс «разниц». И вот что в ходе наблюдений заметил Найт и вывел как общее правило: при скрещивании сортов, отличающихся как угодно сильно друг от друга, в последующих после скрещивания поколениях разницы между сортами, так сказать, «рассыпаются». Он употреблял именно это слово — «рассыпаются». И в дальнейших поколениях появляются самые разнообразные новые комбинации признаков.

Найт прекрасно понимал, что это явление как таковое он не открыл, а только сформулировал. Он и указывал, что именно на этом и основана «вся наша работа», то есть работа тех, кого сегодня называют селекционерами — биологов, растениеводов и животноводов, выводящих новые сорта. Скрещиваются разные уже имеющиеся сорта, породы, подвиды и так далее и в дальнейших поколениях, когда эти комплексы различий рассыпаются и перекомбинируются, из многочисленных новых комбинаций можно извлекать желаемые и разводить дальше. Но не в этом сила. Это, ну, что ли, предпосылка, которая и до Найта была известна, но он стал наблюдать за этими скрещиваниями более внимательно и подметил такую штуку. В любых скрещиваниях, если производить их много, видно, как эти комплексы различий распадаются и перекомбинируются. Но если внимательно анализировать материал скрещиваний, то можно заметить, что дело доходит до того, что он называл «элементарными признаками», которые дальше никогда, ни в каких скрещиваниях больше не распадаются. Так, два растения могут отличаться друг от друга целым комплексом признаков, эти комплексы в дальнейших поколениях после скрещивания рассыпаются, отдельные признаки перекомбинируются, но при этом, сколько бы скрещиваний ни производить, сколько тысяч и десятков тысяч индивидов из последующих поколений ни изучать, определенные признаки и свойства остаются неделимыми. Как я говорил, он назвал их «элементарными признаками». Скрещивания могут «рассыпать» и «разбивать» комплексные отличия между живыми организмами, но никогда не делят их дальше чего-то, вот этих самых «элементарных признаков». Это очень существенная вещь.

Итак, Найт ввел понятие «элементарных признаков» как таких, которые ни в каких скрещиваниях дальше не подразделяются и не рассыпаются на более элементарные.

***

Следующая ступень — появление двух французских «джентльменов». Один из них, швейцарский француз Сажре, был растениеводом, преимущественно садово-

дом. Он знал о работах Кельрейтера и Найта и, исходя из них, проводил свои скрещивания.

Другой француз, Ноден, тоже был растениеводом, но занимался большей частью зерновыми культурами: селекционировал их и выводил новые сорта. Он тоже знал работы Кельрейтера и Найта. Оба этих француза также были осведомлены и о работах друг друга. И вот они, — я уж не помню, да это и не существенно, за кем какие приоритеты, — сделали еще один шаг вперед. Они качественно показали очень существенную вещь: если мы скрещиваем два сорта, отличающиеся друг от друга комплексом признаков, и если эти сорта были до этого чистыми, долго разводившимися самоопылением, то получается очень типичная картина. Первое поколение от таких скрещиваний, и это опять-таки было известно растениеводам давно, получается более или менее промежуточное. Но Сажре и Ноден подметили, что, главным образом, оно весьма однородное, все индивиды первого поколения похожи друг на друга почти в той же мере, как похожи друг на друга индивиды в пределах чистого сорта. А их промежуточность кажущаяся, если исходить из найтовского понятия элементарных признаков. Кроме того, у первых поколений от скрещивания любых, даже очень отдаленных сортов, однородность и промежуточность представляют собой мозаику из элементарных признаков сорта *A* и сорта *B*. Ну, скажем, по двадцати признакам эти сорта могут друг от друга отличаться. Так вот, эти гибриды первого поколения могут иметь, к примеру, 12 признаков сорта *A* и 8 признаков сорта *B*, или наоборот. При этом они промежуточные, как их назвал Ноден, но не истинно промежуточные, а характерные своей мозаичностью. Они до известной степени объединяют элементарные признаки одного и другого сорта.

А вот уже во втором поколении начинается огромный разброс и неоднородность. Это знал и Найт, но он больше интересовался выявлением элементарных признаков. Да и до Найта это было известно. Но Сажре и Ноден опять-таки провели специальные опыты и специально сформулировали эти правила: мозаичность и в связи

с этим своеобразная промежуточность и относительная однородность первых поколений; и большой разброс, большая неоднородность любых комбинаций из элементарных признаков обоих сортов, взятых первоначально для скрещивания, — во втором поколении.

Это была очень существенная вещь. К сожалению, Сажре и Ноден не предприняли никаких статистических подсчетов, то есть не сделали того шага, который потом, как известно, сделал Мендель. Они лишь качественно это наблюли и выявили доминантные и рецессивные признаки.

Сажре и Ноден увидели, что в первом поколении появляются, скажем, признаки *A*, а признаки *B*, соответствующие альтернативные признаки другого сорта, исчезают, но исчезают они не совсем и могут во втором поколении опять появиться и вступить в комбинацию с другими признаками. Вот эту комбинаторику они и подметили: однородность первого поколения от скрещивания двух чистых сортов или пород и неоднородность, большой разброс и появление большого числа новых комбинаций во втором поколении. Уже в 40-е — в начале 50-х годов Ноден сформулировал и понятие доминантности: то, что одни признаки сорта А и другие признаки сорта В оказываются доминантными, то есть проявляются у однородных гибридов первого поколения. В этом, пожалуй, самая большая заслуга и Сажре, и Нодена, которые на огромном материале самых разнообразных скрещиваний показали то, что, собственно, увидел еще и Найт, но о чем я сознательно умолчал. Найт не только сформулировал понятие элементарных признаков, но и в результате своих наблюдений за скрещиваниями вывел, что эти элементарные признаки в результате скрещивания, по-видимому, никогда не исчезают и в последующих поколениях опять «выскакивают». А Сажре, и в особенности Ноден, сформулировали это уже как правило: что найтовские элементарные признаки могут быть доминантными или рецессивными, то есть проявляться или не проявляться у гибридов первого поколения. Но при этом они никогда не исчезают и всегда проявляются

в дальнейших поколениях, обычно уже во втором. (Особенно если число индивидов во втором поколении достаточно велико, то есть достаточно велика вероятность, как мы сказали бы сейчас, их проявления.) Это, конечно, было очень существенно.

Сажре и Ноден в относительно точных опытах (по кельрейтеровскому методу) установили, что скрещивания разных форм не ведут к взаимопогашению признаков, что признаки и свойства организма, эти элементарные признаки Найта, скрещиваниями не нивелируются и не взаимоуничтожаются, а лишь переходят в новые комбинации. Это капитальное достижение третьего этапа, связанное с именами Сажре и Нодена.

Итак, это 30, 40, 50-е годы XIX века. Материал был огромен, особенно у Нодена, он действительно работал в качестве селекционера-практика, выводил новые сорта различных культурных растений. Он был человеком не только трудолюбивым, но и трудоспособным, каким и должен быть каждый научный работник, и, кроме того, прекрасным наблюдателем. Он смог на огромном материале проследить в скрещиваниях судьбу найтовских элементарных признаков и вывести правило однородности первого поколения. Он вывел правило не исчезновения элементарных признаков, а лишь их доминантности или рецессивности (этих терминов он еще не знал, не применял их), и правило проявления признаков, вновь начинающееся в гибридах во втором поколении, и большого разброса новых комбинаций во втором поколении.

Надо сказать, что в общем русле развития биологии работы Найта, Сажре и Нодена не играли никакой роли. Это, так сказать, не считалось тогда высокой ученой биологией, а была «низменная» биология — сельское хозяйство какое-то, садоводство, — и ученые дяденьки биологического толка не обращали на них внимания и блестяще проглядели все это. Так же, как вам известно, проглядели они и следующий, завершающий этап этого первого периода развития метода скрещиваний — работы Менделя.

Важно ясно себе представлять: Найт знал работы Кельрейтера, Сажре знал работы и Найта, и Кельрейтера,

Ноден знал работы и Сажре, и Найта, и Кельрейтера, то есть все это логически развивалось. Мендель, в свою очередь, знал о работах Нодена, Сажре, Найта и Кельрейтера и совершенно сознательно логично развивал линию исследований, связанных с кельрейтеровским точным методом скрещивания у растений.

Как мы дальше увидим, заслуга Менделя, с современной точки зрения, вполне тривиальна. Однако для того времени она была замечательной и заключалась в следующем. Для опытов такого же типа, какие до него проводили Сажре и Ноден, Мендель сделал две вещи. Во-первых, он ввел количественное рассмотрение, стал считать. Во-вторых, проделал методологически очень важную вещь — он упростил наблюдение и сконцентрировал свое внимание и количественный учет (при любых исходных скрещиваниях) на немногих отдельных найтовских элементарных признаках. Сажре и Нодену все бесконечное разнообразие новых комбинаций во втором поколении было нужно и интересно (может быть, потому, что они были селекционерами-практиками). Из него они выбирали материал для своей дальнейшей селекции. Гриша же Мендель был, как известно, мних*. Ему было, как говорится, наплевать на всю Западную Европу. Никакие практические проблемы его не интересовали, поэтому он так здорово двинул науку. Что и всем нам надлежит всегда помнить: науки продвигаются тем быстрее, точнее и лучше, чем меньше они имеют дело с практикой.

Итак, Мендель сконцентрировал свое внимание методологически совершенно правильно: не на всем, а на наиболее удобном для экспериментальных целей из того, что получалось. Но это немногое удобное он подверг точному количественному анализу и благодаря этому прославился, и от него пошла эта самая «гнусная менделизма». Вот этой «гнусной менделизмой» мы и займемся в следующий раз.

* Мних (устар.) — монах. Здесь и далее примечания редактора.

Работы Менделя. Их значение

Сегодня мы начнем говорить о Менделе. Хотя это общеизвестно, я позволю себе вкратце повторить то, что сделал Мендель, а затем обратить ваше просвещенное внимание на следующее: Мендель замечателен не тем, чем обыкновенно принято считать, а другим.

Как я уже говорил, Мендель методически сделал две вещи: во-первых, сконцентрировал свое внимание на относительно простых ситуациях, то есть выбрал из большого количества различных пар признаков у своего основного объекта — гороха — только несколько отдельных пар признаков. Признаки он взял элементарные (по Найту), о чем мы уже с вами говорили. Во-вторых, он точно подсчитал результаты скрещиваний, расщеплений в череде поколений и получил следующее. Я сначала приведу классический, всегда и всюду приводимый пример красно- и белоцветущих горохов.

В первом поколении он, сколько ни скрещивал, получал лишь красные горохи. А во втором поколении, F_2, он получил примерно три четверти красных и одну четверть белых. Вот тут он начал думать. Я уже вам говорил — он знал работы Кельрейтера, Найта, Сажре, Нодена, и то, что в первом поколении все горохи были красные, его не удивляло, так как Сажре и Ноден уже установили факт доминирования ряда элементарных признаков над своими парами. (То есть, если один из родителей привносит доминантный признак, то он и проявляется у гибрида.) И Мендель начал думать относительно этого всегда получающегося числового соотношения — три четверти к одной четверти. Он проделывал такие же скрещивания с рядом других пар признаков и всегда получал одну и ту же картину: какой-то партнер пары совершенно определенно доминирует в первом поколении, а во втором поколении получается числовое отношение три четверти к четверти. Ну, обычно и считается, что Мендель установил законы, или правила наследственности, сводящиеся в основном к правилу доминирования, что один член пары элементарных признаков доминирует над другим,

и к правилу расщепления три к одному. Сразу же скажу, и это тоже вам прекрасно известно, что если он брал две пары признаков, то получалось отношение уже не три к одному, а 9 : 3 : 3 : 1. Мы к этому вернемся.

Но замечательно не то, что Мендель открыл менделевские правила; в сущности, это было уже открыто Найтом, Сажре и Ноденом, только недостаточно точно сформулировано. Величие Менделя в другом: он имел смелость высказать одну наглую гипотезу. Он стал думать, почему получается такая картина. Чистый красный сорт гороха, скрещенный с чистым белым сортом гороха, во втором поколении всегда дает расщепление в отношении три к одному. Размышляя, он начал рассуждать: горох — половой организм, значит, любой экземпляр красноцветущего, так же как и белоцветущего, произошел в результате скрещивания, то есть оплодотворения яйцеклетки какой-то пыльцевой клеткой. Для каждого элементарного признака у каждого полового организма должны быть как минимум две «закладки», два каких-то фактора. Один должен быть от папаши, другой — от мамаши, один с яйцеклеткой, другой с пыльцевой клеткой. Значит, каждая клетка красного гороха содержит два каких-то наследственных зачатка, наследственных фактора, как он их называл, определяющих красный цвет. Белый горох также содержит два фактора, определяющих белый цвет. Гибрид должен содержать красный фактор и белый фактор, но почему получается вот так?

И Мендель высказал наглую гипотезу, а почему она наглая, я сейчас поясню. Он сделал предположение, что действительно каждый половой организм содержит в отношении каждого элементарного признака два зачатка, два наследственных фактора. Один от папаши, другой — от мамаши. Но каким-то образом — при созревании половых клеток, яйцеклеток и пыльцы — в каждую зрелую половую клетку из каждой такой пары факторов попадает лишь один.

Я назвал это наглой гипотезой, потому что во времена Менделя, как мы дальше с вами увидим, не было ничего точно известно ни о клеточном делении вообще,

ни тем более о делении в созревании гамет, ни о механизме оплодотворения. Совершенно ничего. Мендель в абстрактной форме принял это предположение и сделал данное заключение. И тогда у него получилось все очень хорошо.

Тут Мендель показал, что голова у него работает вполне, так сказать, математико-статистически. Он сказал себе примерно так: «Горохов много, половых клеток созревает много, и если что-то заставляет в каждую зрелую половую клетку из пары зачатков попасть только по одному, то это явно статистический процесс. Получаются, значит, клетки одних зачатков каждого признака, и они вступают в оплодотворение, которое опять-таки — статистический процесс. Какая-то половая клетка оплодотворится какой-то пыльцевой клеткой, и что-то получится».

Или представим себе дело так: я нарисую решетку, которая называется решеткой Пеннетта*. Ее придумал англичанин Пеннетт, а Мендель это и без решетки проделывал. Ну, с решеткой проще.

Значит, если гибрид имеет один красный, один белый зачаток, а при формировании половых клеток в каждую зрелую половую клетку из этой пары попадает только один зачаток, то ясно, — у гибрида будет два сорта половых клеток. И если по статистике начнет происходить оплодотворение, то и получатся четыре возможные комбинации. По статистике, белых будет одна четверть, а красных — три четверти. Это и объясняет менделевское расщепление три к одному.

Дальше мы с вами увидим, сколь замечательна, даже гениальна была для того времени эта наглая гипотеза Менделя.

Мендель был очень хорошим исследователем, точным и вдумчивым. И он все это проверил. Он сказал себе примерно следующее: «Ага, если это действительно так, то что же должно из этого следовать? Что среди горо-

*Решетка Пеннета — графический метод, наглядно представляющий сочетание различных типов половых клеток (гамет) при скрещивании.

хов второго поколения белые останутся чисто белыми, сколько ни разводи их дальше самоопылением. А вот среди красных примерно одна треть должна быть чисто красной, и при дальнейшем самоопылении они всегда будет давать красные. Две трети же должны оказаться вот такими гибридами — *Aa*. Ну, *Aa* или *aA* (это одно и то же, ясное дело), и это можно попробовать проверить».

Что он и сделал. Очень большое число горохов из второго поколения он дальше самоопылял, и, как и следовало ожидать, с его точки зрения, получил, что белые всегда остаются чисто белыми. Одна же треть давала только красные. А две трети красных опять давали расщепление — три красных к одному белому, то есть то, что и требовалось проверить.

Вот, собственно, основная работа Менделя. И конечно, главная его заслуга не в открытии доминантности и расщепления, которые были открыты до него и Найтом, и Сажре, и Ноденом. Правда, они не подвели под это количественного базиса.

Величие Менделя именно в этой его наглой гипотезе, в том, что он начал думать и придумал, как можно объединить полученные количественные результаты. Далее мы с вами увидим, что его гипотеза целиком подтвердилась, и уже в конце XIX века и в самые первые годы XX века, еще до повторного открытия менделевских законов, эту менделевскую гипотезу стало возможно увидеть в микроскоп.

Повторное открытие законов Менделя. Клеточная теория

Мендель работал в Чехии, в Брно. Его труды были напечатаны в журнале местного общества любителей естествознания. В XIX веке подобные публикации различных ученых обществ были довольно распространены, общества обменивались ими друг с другом, ученые мужи выписывали себе эти журналы, так что в общем работы Менделя знали. Но не обратили на них внимания. Ну, какой-то там монах горошки скрещивает, может быть, хочет новые сорта вывести, какая ж это биология — сельское хозяйство, садоводство. Так что его работы были забыты.

А в 1900–1901 годах произошло следующее. Некий австрийский селекционер-растениевод Чермак фон Зейзенег, чех по происхождению, в то время уже известный селекционер зерновых культур, работая со злаками, обнаружил, что при скрещивании разных сортов различные признаки во втором поколении дают вот такое интересное расщепление — 3:1. У него в лаборатории были, конечно, эти труды общества в Брно, он даже читал работу Менделя и вспомнил про нее. Поглядел и обнаружил, что у него получилась такая же штука, что и у Менделя.

При этом данный гражданин состоял в постоянной переписке, отчасти кооперировал с немецким ботаником, уже тогда довольно известным Карлом Корренсом, который занимался разведением и скрещиваниями цветочков, удобных для разведения и скрещивания, в основном «ночной красавицей» *(Mirabilis jalapa)*. Собственно, Корренс и навел Чермака на отношение 3:1, он писал ему, что у него с *Mirabilis jalapa* получалась такая штука. Он скрещивал красные с белоцветущими, и в первом поколении гибриды были розовые, а во втором поколении одна четверть была красная, две четверти розовые и одна четверть белая. В общем, похожая штука, что и у Менделя.

Корренс состоял в переписке с голландцем Де Фризом, который, будучи физиологом растений, работал, так

сказать, по хлорофиллу и всяким штучкам на ослиннике *(Oenothera),* разводил их в огромном количестве, скрещивал разные формы энотер и получил тоже 3:1. Об этом он и сообщил Корренсу. Таким образом, три ботаника — Чермак, Корренс и Де Фриз — обнаружили, каждый на своем объекте, то же самое, что 35 лет тому назад обнаружил на горохе Мендель.

Де Фриз в свою очередь состоял в переписке с двумя зоологами: французом Кено (который «баловался» с мышками — белыми, серыми, черными, рыжими и прочими; скрещивал их и смотрел, что получится) и англичанином Бейтсоном, замечательным зоологом, выпустившем в 90-е годы знаменитую книжку о прерывчатой изменчивости у животных, такой огромный свод. Бейтсон «баловался» с курочками, скрещивал разные породы кур и петушков и тоже наблюдал, что получится.

Как раз к этому времени они (Кено на мышах, а Бейтсон на курах) накопили изрядный материал и стали подсчитывать, что же получится. И опять-таки во втором поколении вышло 3:1. Я хочу обратить ваше внимание на весьма счастливое вторичное открытие законов Менделя. В пяти странах пять разных биологов на пяти разных объектах — трех семействах растений и двух разных классах позвоночных животных — открыли одно и то же. То, что на бобовом растении горохе до них открыл Мендель.

Конечно, всей этой пятерке стало понятно, что дело тут не в случайности, а в какой-то действительно совершенно общей закономерности. Они сразу же опубликовали свои выводы, которыми заинтересовались другие люди. Результатом явилось то, что в ближайшие десятилетия в биологии образовалась мощная вещь, называемая *менделизмом.* В самых разных странах и лабораториях, на самых разнообразных объектах исследователи стали проводить точные скрещивания, главным образом между чистыми сортами растений, а также на целом ряде видов животных, стали считать и всюду получали одно и то же.

В течение буквально нескольких лет накопился огромный материал на сотнях видов живых организмов

в тысячах опытах, которые давали примерно одинаковые результаты. Так что уже в конце первого десятилетия появились две большие сводки, получившие название менделизма: знаменитый «Менделизм» Пеннета и «Менделевские законы наследственности» английского зоолога Докаттера. Нужно отметить, что Пеннет был ассистентом Бейтсона, когда последний принял участие во вторичном открытии менделевских правил.

На этом мы остановимся, на некоторое время покинем эти самые скрещивания и менделизм и вернемся в XVIII век. Я вам уже говорил, что развитие современной генетики шло двумя путями, долгое время совершенно независимыми друг от друга. Один путь в самых общих чертах мы с вами проследили. Это путь метода скрещиваний, началом которого были опыты Кельрейтера в Петербурге, затем работы Найта, Сажре, Нодена и Менделя и который дошел до XX века уже в форме вторичного открытия менделевских правил пятью различными джентльменами. Второй путь — это развитие клеточной теории. Вы знаете, что в самом конце XVI и в начале XVII века были изобретены микроскопы. Микроскоп, как и многие изобретения, появился не в один момент. Несколько разных людей сконструировали примерно одно и то же. Среди изобретателей наиболее известен голландец Левенгук.

С помощью микроскопа стали изучать тонкие микроскопические структуры всякой всячины, в том числе и различные живые объекты. Был открыт целый новый мир микроорганизмов — инфузорий, жгутиковых и прочих. Были увидены половые клетки у растений и у животных.

Произошло следующее довольно счастливое обстоятельство. В XVIII веке микроскопирование стало модой. Не было ни одной уважающей себя светской дамы, которая в своем салоне на журфиксах не забавляла бы дорогих гостей с помощью микроскопирования. Поевши и выпивши за ужином, люди приходили в салон, где стояли мелкоскопы, а под ними, значит, всякая мелкая дрянь. Господа глядели в микроскоп, охали, ахали, умилялись и удивлялись.

Это была мода, но она имела очень большое значение. Потому что, во-первых, результатом этой моды было привлечение к более-менее серьезному микроскопированию целого ряда людей, которые этим заинтересовывались. Во-вторых, даже любительские микроскопические наблюдения в те времена, когда собственно микроскопическая картина жизни была известна еще только в самых общих чертах, сыграли огромную роль в накоплении информации.

Данная мода привела к тому, что в XVIII веке стал очень быстро накапливаться микроскопический материал, в частности материал по индивидуальному развитию, по тому, что мы сегодня называем эмбриологией. Вы знаете, что в XVIII веке появился первый классик-эмбриолог Вольф, проделавший настолько хорошие работы на куриных эмбрионах, рыбах и млекопитающих, что и сегодня эмбриологам для наведения кое-каких фактических справок небесполезно заглядывать в его труды.

Но сейчас нас интересует другое. Итак, стал накапливаться огромный материал, показывающий все время одно и то же, а именно: что при тщательном рассмотрении все живые ткани, все части живых организмов, будь то растения или животные, имеют, как скоро это было названо, клеточное строение. Все ткани состояли из каких-то клеток, маленьких кирпичиков, из элементарных частей.

Этот материал накапливался и накапливался, пока в первой половине XIX века он не был обобщен и сформулирован в виде клеточной теории строения живых организмов. Как это часто бывает, примерно одновременно, в 30–40-е годы, несколькими людьми — немцами Шлейденом и Шванном, чехом Пуркинье и русским Черняевым — была сформулирована клеточная теория строения живых организмов (то есть, что все живые организмы либо состоят из одной свободно живущей клетки, либо из разных специализированных тканей, а каждая ткань состоит из специализированных клеток; что, во всяком случае, всегда и всюду элементарной частью

жизни является клетка). Было обнаружено, что клетки имеют совершенно определенное строение, какую-то оболочку. Вскоре стали подмечать, что оболочки животных и растительных клеток отличаются друг от друга, что в оболочках растительных клеток содержится клетчатка, целлюлоза, а у животных ее, как правило, нет. Внутри этой оболочки имеется желеподобное вещество, которое было названо протоплазмой, а в нем находится какое-то образование, по-видимому, опять-таки с оболочкой, которое получило название ядра клетки.

Клеточное деление. Оплодотворение

Итак, клеточная теория была сформулирована таким образом, что все живые организмы состоят из одной или многих клеток. Что всякий рост и размножение связаны с делением клеток, которое было описано. Что одна клетка может разделиться на две клетки. И это даже было сформулировано в виде латинского, ну, что ли, афоризма *«omnis cellula ex cellula»* — всякая клетка из клетки, и далее *«omnis nucleo ex nucleo»* — всякое ядро из ядра. Так как еще не совсем заглохли всякие старинные басни о самозарождении мышей из складов зерна, лягушек из болота, червей из земли, а мух из гниющего мяса, биологи хотели этим подчеркнуть свое несогласие с неким самозарождением и указать, что всякая клетка происходит из клетки в результате деления и размножения этих клеток. Вот так обстояло дело ко второй половине XIX века, а затем произошло следующее. Первым, пожалуй, был ботаник Страсбургер, учившийся в Юрьеве (теперешнем Тарту) и там же начавший работать, а затем трудившийся в Германии.

Он занялся точным изучением деления клеток, в основном на ботанических объектах. Еще до него целым рядом исследователей было подмечено, что ядро особенно хорошо окрашивается рядом основных красок — карминовыми, глицериновыми и прочими. Образовалась целая дисциплина — гистология, которую иногда называли микроскопической анатомией, занимавшаяся точным изучением строения ткани и клеток.

Гистологи стали совершенствовать микроскопическую технику, то есть пробовать окрашивать клетки для того, чтобы дифференцировать клеточные структуры, чтобы их было легче рассматривать в микроскоп. Изобрели микротомы — аппараты, с помощью которых можно было нарезать ткани на очень тонкие слои. Разрабатывались различные методы фиксации ткани и клетки и так далее.

Все это привело к тому, что клеточное деление можно было изучать уже всерьез. Страсбургер этим и занялся.

И сначала, то ли на лилии, то ли на каком-то другом удобном объекте обнаружил такую вещь. Раньше представляли себе, что клетка делится очень просто: начинает делиться ядро, разделяется, в это время начинает перешнуровываться клетка, и вот в результате разделившееся ядро разошлось, и клетка делится. Страсбургер же увидел, что клеточное деление представляет собой чрезвычайно любопытный и сложный механизм. У нас с вами нет времени подробно заниматься митозом и мейозом, поэтому я вам рассказывать об этом не буду. Это описано в целом ряде книжек и на отечественном языке, так что кто желает, может изучить все детали, я же позволю себе напомнить самое существенное.

Существенным же оказалось следующее: перед делением в ядре начинают дифференцироваться хорошо окрашиваемые нити. Во время деления они видны. Значит, во время деления происходит вот что: образуется так называемое веретено с двумя полюсами. И вот эти нити начинают располагаться ближе к экватору в верхнем веретене. Если мы с полюса посмотрим, так сказать, на экватор такой делящейся клетки, то увидим довольно аккуратную картину. Эти нити располагаются совершенно определенным образом, по экватору клетки; они, если внимательно приглядеться, оказываются уже двойными. Затем такая штука происходит в верхнем веретене — как, почему, в результате каких сил и каких структур, с точностью неизвестно до сих пор; то есть каждому автору известно совершенно точно, и у каждого автора какой-нибудь толстой книги имеется своя точка зрения. Они знают, ну а я не знаю, поэтому обманывать вас не буду, но происходит весьма замечательная вещь. Эти продольно расщепившиеся хромосомы начинают какими-то нитями растягиваться к двум полюсам делящейся клетки. В результате это веретено постепенно исчезает, а хромосомы собираются у одного полюса и у другого полюса. Затем перешнуровывается ядро, вернее, заново образуется ядерная оболочка, образуются два ядра, клетка перешнуровывается и делится. Но это, имейте в виду, я напомнил вам в самой общей форме, в первом приближении.

Страсбургер нашел следующее существенное в клеточном делении. Во-первых, после того как он обнаружил это на одном-двух удобных объектах, он проверил это на других растениях. Оказалось, что всюду дело обстоит так же.

Очень скоро братья Гертвиги, Нобель и еще ряд зоологов и ботаников, в том числе наши Беляев, затем Герасимов, потом академик Новашин-старший, на ботаническом материале стали изучать то же самое. И очень скоро обнаружили, что это всеобщее явление. У всех живых организмов деление именно так и происходит: с помощью митоза, или, как тогда иногда называли, кариокинеза, или непрямого деления.

К сожалению, все три термина вошли в словарь иностранных слов. В связи с этим у нас с Николаем Викторовичем* вышла неприятность со свердловским уфановским РИСО. Мы с ним писали одну в целом социологическую работку, где очень часто встречалось слово митоз. Редакторши в свое время обучались, как и вы, в школе. А в школе учат хорошему стилю и тому, что стиль нехорош, ежели повторять в сочинении, бубнить все одно и то же слово. Поэтому редакторша, посмотрев в словарь иностранных слов, нам это дело тщательно «протестировала» — в первый раз «митоз», во втором случае «кариокинез», в третьем случае «непрямое деление». Потом опять «митоз», потом «кариокинез», потом «непрямое деление», и так по кругу. И нам пришлось часа полтора с ней ругаться, чтобы привести работу в первобытное состояние. Сейчас клеточное деление называется митозом и никак больше.

Так вот, первое: во всем живом мире митоз оказался единым механизмом, с помощью которого делятся клетки. Скажу вам сейчас, чтобы к этому не возвращаться. В специализированных тканях есть кое-какие исключения. Есть специализированные, скоро перестающие делиться клетки, где может происходить так называемое прямое деление, или амитоз. Но, как правило, все нормально живущие клетки делятся с помощью митоза.

* Н.В. Лучник.

Во-вторых, число вот этих хорошо окрашивающихся нитей, которые были названы хромосомами, их форма и величина видово специфичны, то есть у каждого вида живых организмов имеется совершенно определенный набор хромосом. Деление начинается с того, что каждая хромосома продольно расщепляется. И вот эти-то половинки и расходятся к двум полюсам. И, наконец, было обнаружено следующее: что у каждого вида половых организмов хромосомный набор состоит всегда из пар хромосом. То есть если у данного вида имеется четыре сорта хромосом: две больших V-образных, одна длинная палочка и одна совсем маленькая хромосома, то каждого сорта хромосом имеется по паре.

Значит, если у вида 8 хромосом, то это 4 пары. Члены одной и той же пары абсолютно идентичны. Это очень любопытная вещь. Ну, почему пары, ясно — во время оплодотворения, по-видимому, по одной штуке приходит от папаши и мамаши — с яйцеклеткой и со спермием. Почему же у каждого вида совершенно определенный набор хромосом? Тут стали думать, и тот же Страсбургер, но в особенности Бовери, братья Гертвиги, американец Уилсон, у нас Герасимов, ботаник и зоолог Кольцов, очень быстро прикинули: не зря в природе клеточное деление протекает с помощью такого прецизионнейшего механизма. Действительно, почему бы клетке не перешнуроваться, не распасться на две части? Нет, вот какие-то клеточные структуры, которых совершенно определенное число, совершенно точно продольно расщепляются, и в этом весь смысл клеточного деления.

Люди решили, что это, по-видимому, происходит не зря, это какие-то основные клеточные структуры (тогда еще не было термина «управляющие структуры»).

И действительно, все клеточное деление приспособлено так, чтобы наиболее точным образом распределить между дочерними клетками материал этих основных внутриклеточных структур.

Затем начали думать, почему же в каждом поколении хромосом не становится все больше и больше. Тогда гистологи, специально занявшиеся клеткой, клеточным

делением, выделились в особую дисциплину — цитологию (учение о клетках). И вот цитологи начали думать и исследовать две вещи: во-первых, действительно ли постоянны эти ядерные структуры, эти самые хромосомы, и, во-вторых, как же происходит оплодотворение с цитологической точки зрения.

Давно было известно, что спермии проникают в яйцеклетку, — это и есть оплодотворение, но как это протекает цитологически? И были обнаружены две фундаментальные вещи, из которых одна, правда, дискутировалась некоторыми еще в 30-е годы, ну, такими совершенно ретроградными чудаками. Первое — это константность хромосом. Действительно, вот такие хромосомы в виде густокрасящихся «колбасок», которые видны в расцвет митоза, в покоящихся ядрах не видны. В покоящихся ядрах обыкновенно есть какая-то странная сетчатая структура, они не вполне гомогенны. Сперва на удобных объектах, а потом и на неудобных цитологи выяснили, что действительно в ядре имеется множество тонких ниточек, которые у удобных объектов все одним концом сходятся к одному полюсу ядра. У менее удобных объектов это нелегко увидеть.

Первыми тонкими исследованиями отличились немец Бовери и замечательный норвежский ученый дамского пола Кристина Бонневи — профессор зоологии «ослиного» университета, университета в Осло, цитолог, друг Фритьофа Нансена и крупный общественный деятель. Она, поляк Лейдовский, немец Бовери и еще несколько человек уже в 90-е годы увидели, что в ядре есть почти не окрашиваемые нити, на которых хорошо заметны окрашенные пятнышки. Эти пятнышки были названы хромомерами, некоторые называли их хромеолями — тут вообще была терминологическая путаница. На некоторых очень хорошо окрашенных ядрах отдельные ученые джентльмены вместо сетчатой структуры видели этакую пятнистую. Много в свое время спорили, какова же структура у ядер — сетчатая, ячеистая или зернистая. И затем оказалось: собственно то, что во время митоза мы видим как хромосомы, это и есть эти сильно

спиралезированные нити. Вот они-то, будучи окрашенными, и образуют такие «колбаски».

Это разъяснилось еще в начале 20-х годов, у нас — Федором Ивановичем Живаго и Владимиром Николаевичем Лебедевым, большими любителями тогда только начинавшего процветать научного кино. За границей — венгром Карлом Беларом (к сожалению, в молодом возрасте погибшем в автомобильной катастрофе) и рядом других исследователей, проследивших с помощью микрофотографий и киносъемки весь цикл хромосом от деления до деления. Было показано, что хромосомы — абсолютно константные ядерные структуры.

Второе направление свелось, как я говорил, к цитологическому изучению оплодотворения. Была открыта замечательная вещь (я опять-таки не буду вдаваться в подробности, которые вы можете прочесть в книгах) — так называемая редукция хромосом при созревании гамет. Было обнаружено следующее. Как я уже говорил, каждая хромосома состоит из пары одинаковых, и в обыкновенных митозах делится продольно, а, так сказать, продукты деления расходятся к разным полюсам клетки. Значит, в каждой клетке остается строго определенное число хромосом. Во время созревания гамет происходит следующее. Я не буду вдаваться в подробности, принцип очень прост. Он давным-давно был сформулирован Дарлингтоном — так называемая гипотеза ускорения клеточного деления. Сводится она к следующему.

При созревании гамет было открыто явление, которое я, например, считаю одним из самых замечательных и фундаментальных биологических явлений, — так называемая конъюгация хромосом. Пары одинаковых хромосом в обычных ядрах разбросаны, не всегда совершенно случайно, но более-менее случайно. Есть виды, у которых члены одной и той же пары не уходят очень далеко друг от друга, как бы вместе держатся, а в других видах — нет. А вот при созреваниях гамет происходит замечательная вещь: гомологичные хромосомы сближаются и конъюгируют (укладываются совсем рядышком друг с другом).

Дальше мы будем говорить об этом уже с генетической точки зрения. Сейчас это показано на десятках тысяч опытов, на огромном материале, так что это «голый факт на лице» и никаким дискуссиям не подлежит — конъюгация эта абсолютно гомологична, то есть гомологичное место коньюгирует с гомологичным. Дальше мы в этом будем разбираться. Иногда происходят так называемые инверсии хромосом. В одной хромосоме часть может инвертироваться, тогда картина конъюгации выглядит таким образом: некоторые инвертированные не конъюгируют, тогда друг против друга оказываются уже не гомологичные места. Значит, конъюгация всегда строго гомологична.

Дальше мы с вами будем говорить уже о генетике, что, во-первых, в этой стадии происходит обмен участками гомологичных хромосом — кроссинговер, на основании которого мы можем строить так называемые генетические карты хромосом. А во-вторых, и это главное, конъюгация дает возможность редукции хромосом, потому что происходит следующая вещь. Две гомологичные хромосомы конъюгировали. Теперь каждая из них, как мы пока говорим, делится, а на самом деле строит рядом с собой себе подобную, и вместо пары получаются четыре хромосомы. Далее происходит весьма замечательная вещь: хромосомы делятся один раз, но клетка за это время делится два раза в двух плоскостях. Получаются четыре клетки, и в каждую, ясное дело, попадает только по одной хромосоме из каждой пары.

До сих пор в учебниках можно найти длинные путаные рассуждения о том, какое деление эквационное, какое редукционное — всякую «ученость» разводят. На самом деле все очень просто: вот таким образом клеточное деление ускорено по отношению к редупликации хромосом. За время одной хромосомной редупликации происходят два клеточных деления, в результате чего в каждую внучатую клетку из каждой пары попадает по одной хромосоме.

Вот тут умные люди сказали себе: ага, раз хромосома — постоянное образование, раз происходит оплодо-

творение, то было бы не «little unpleasantly», как говорят англичане, а «rather gigantic catastrophe», если бы этого не происходило, потому что тогда число хромосом после каждого деления удваивалось бы, что было бы легко подсчитать без бумажки. А так все великолепно.

Сложнейший прецизионнейший механизм мейоза в процессе эволюции на нашей планете, конечно, образовался не зря. Для чего он нужен? Ясное дело, опять-таки, для того же, для чего нужен и прецизионный механизм митоза, для того, чтобы точнейшим образом распределять как между дочерними клетками, так и в процессе оплодотворения вот этот хромосомный материал.

Ошибка думать, как это часто пишут в учебниках, что только в 20-е годы один из этих самых мерзавцев менделистов-морганистов, Морган, выдумал хромосомную теорию; чепуха. Умные люди ее не выдумали, а увидели в 90-е годы XIX века, еще до того, как зародился современный менделизм, до того, как были открыты менделевские законы. Они сказали себе: раз это так, то, по-видимому, вот эти самые хромосомы, для точнейшего и нежнейшего обращения с коими природа выдумала прецизионнейшие механизмы митоза и мейоза, и являются, наверное, тем основным материалом, который передается от поколения к поколению в процессе оплодотворения. И переносит от поколения к поколению какую-то информацию (правда, тогда этого слова еще не употребляли), заставляющую организм нового поколения из одной клетки оплодотворенного яйца развиваться так, как должно, а не как-нибудь. Так что это — основные управляющие системы живых клеток.

Вспомните то, с чего я начал свои рассуждения — поколение от поколения отделяется одной клеткой, например, у осетров и севрюг — оплодотворенной икринкой, в которой должно быть все, что нужно, для того, чтобы определить развитие индивида следующего поколения и управлять этим развитием. Я говорил, что при описании вне- и донаучных наблюдений над жизнью на нашей планете люди уже давно заметили равноправие полов в наследственности. И вот теперь при интенсивном

и точном изучении оплодотворения у разных живых организмов, животных и растений было найдено то, о чем вскользь я уже говорил. Что, как правило, у целого ряда больших групп живых организмов наблюдается резкая анизогамия — неодинаковость гамет.

Обычно яйцеклетки много больше спермиев, что понятно нам биологически. Одна из гамет специализируется в накоплении запасного материала для зародыша, а другая специализируется на подвижности, на нахождении другой гаметы для осуществления оплодотворения. Так вот, эта анизогамия у некоторых групп доходит до колоссальнейших пределов. Ну, всем вам, господам биологам, хорошо известно, что желток куриного яйца — это одна клетка, это есть яйцеклетка, не белок — белковая оболочка, а именно желток и есть яйцеклетка курицы.

У птиц, рептилий, у многих видов рыб яйцеклетка по объему на порядки, в миллион раз больше соответствующего спермия. В миллион раз. А наследственность передается равноправно: и через петуха, и через курицу. Через мадам белугу и месье белуга. Следовательно, на первый взгляд, что-то тут «не того», но вот когда цитологически точно было изучено оплодотворение, выяснилась очень любопытная вещь. При оплодотворении из спермия проникает только головка, а шейка и хвостик остаются снаружи. Головка спермия состоит из оболочки, а у некоторых групп животных и в пыльце некоторых растений — из плотного пакета из хромосом. Хромосомы упакованы так, как некоторые представительницы дамского пола умеют упихать дюжину смен белья, два халата, три платья, две пары башмаков и еще многое в один чемодан. Затем имеются шейка и хвостик. В яйцеклетке же, сколь бы велика она ни была, небольшое ядро. И вот оказывается, самковое и самцовое ядра соединяются, получается ядро зиготы. То есть половые клетки различны по объему, но ядра их практически одинаковы, и в этих ядрах находятся абсолютно идентичные наборы хромосом. Ну, с одним исключением, подтверждающим правило, — так называемые половые хромосомы, к которым мы еще вернемся.

Вот это чрезвычайно существенное обстоятельство, о котором подумали эти умные люди в 90-е годы — это были в основном тот же Страсбургер, Герасимов, Гертвиг, Бовери, Кольцов и американский цитолог Уилсон и его ученик Мак-Кланк, тогда еще совсем молодой человек. И они сказали себе: не зря в природе так устроено. Оба пола биологически равноправны. Гаметы крайне различны, причем это несущественно; это мы видим из того, что разница между объемом яйцеклетки и спермиев в разных группах живых организмов может быть очень различна и зависит от совершенно других вещей. Скажем, от типа развития у яйцекладущих, у которых зигота развивается вне материнского организма и у которых эмбриональное развитие заканчивается довольно-таки совершенной стадией индивида, в особенности у так называемых выводковых птиц. У выводковых птиц, к которым относится и курица, кстати, разница-то огромна, потому что в яйцеклетке действительно должно накопиться огромное количества запасного пищевого материала для развития зародыша.

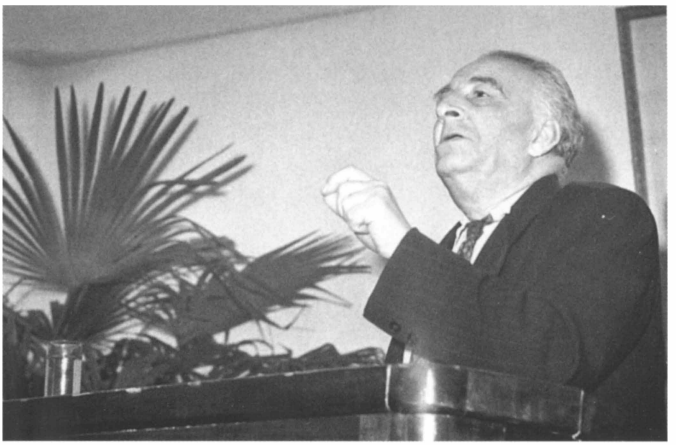
Живородящим формам и тем, у которых примитивные личинки вылупляются из яйца, такого большого запаса не требуется, эта разница меньше. Значит, разница в размерах несущественна, а важно то, что у обоих полов хромосомы и ядра абсолютно идентичны. И эти люди решили, что это и есть основные управляющие системы как клетки, так и вообще организма, передающиеся от поколения к поколению. В связи с этим существует замечательная стадия редукции числа хромосом при созревании половых клеток, потому что и в череде поколений должно сохраниться тождество этих основных управляющих систем.

Дальше мы с вами будем говорить о кроссинговере; а еще до развития экспериментальной генетики некоторые умные люди, в частности Де Фриз и Кольцов, исходя из всеобщности наличия стадии конъюгации гомологичных хромосом, гипотетически сказали себе: «Хромосом немного, элементарных признаков много. Неужели в виде немногих чемоданов они в эволюции и путешествуют?

Не могло бы быть достаточной комбинистики. Поэтому, надо полагать, что в стадии конъюгации две гомологичные хромосомы каким-то образом обмениваются своими частями, может быть, переплетаются друг вокруг друга и потом при расхождении неправильно разрываются. Получается обмен участками между гомологичными хромосомами».

Кольцов впервые вычертил даже такие таблицы в своем первом курсе цитологии, который он читал в Московском университете с 1899 до 1901 года. Это то, что мы сейчас называем кроссинговером и что в настоящее время лежит в основе изучения локализации генов в хромосоме.

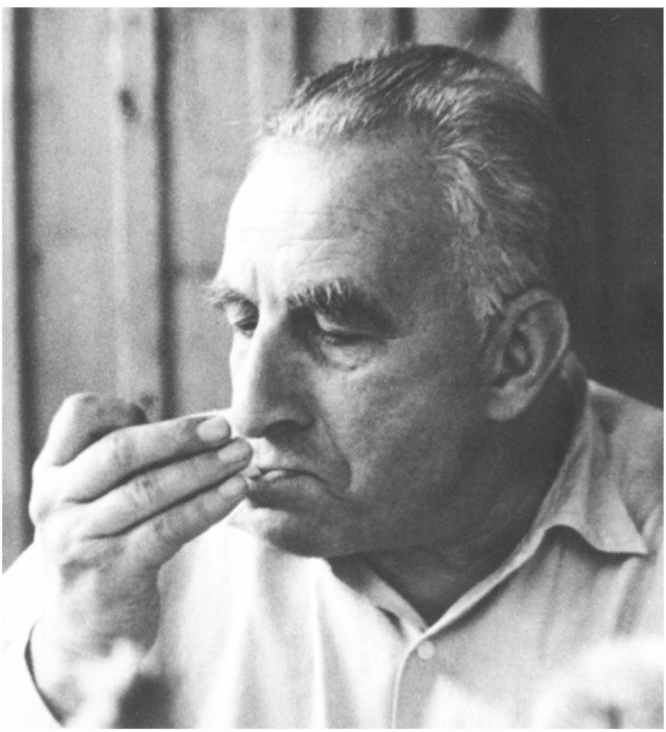
Свердловск, 1964 г.



Совещание по вопросам внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск, 1964 г.

С А.А. Ляпуновым, Миасово, 1963 г.

Миасово



Отъезд в Обнинск. Свердловск, 22 мая 1964 г.

70-летие. Москва, ресторан «Пекин»

II съезд ВОГиС, встреча с Мельхерсом, другом и коллегой по работе в Берлин-Бухе, февраль 1972 г.

Тимофеевы-Ресовские с Н.Н. Воронцовым. Обнинск, декабрь 1972 г.

Хромосомная теория определения пола

Я хочу напомнить вам еще две вещи, для того чтобы закончить с этими делами. Первое — это одно замечательное исключение, приведшее к хромосомной теории определения пола, и один замечательный доклад, сделанный в 1893 году профессором органической химии Московского университета Колли на очередном съезде русских естествоиспытателей и врачей. Должен вам напомнить, что тогда, в конце XIX века, начала интенсивно развиваться органическая химия, в частности химия белков. Впервые были реально проанализированы белковые макромолекулы, для ряда белков был определен молекулярный вес, который оказался огромным. Стала совершенно ясной связь белков с жизнью, что и привело Энгельса к знаменитому высказыванию, которое нам нужно повторять на экзаменах по философии.

Колли, будучи химиком, начал размышлять (что свойственно многим химикам), а биологи об этом тогда, как правило, не думали. Вот, примерно так, как мы с вами в прошлый раз поставили основную проблему: с осетрами и севрюгами.

Поколения живых организмов разделяются стадией одной клетки оплодотворенного яйца, ну, в то время химики были биологически образованы, потому что было естественное отделение физико-математического факультета, где два года по одной и той же программе учились все, от химиков до географов, что очень хорошо. Колли стал думать, что ведь все-таки организмы — очень сложные штуки, и вместе с тем, так сказать, стоя на материалистической точке зрения, нельзя иначе думать, что для каждого признака и свойства живого организма в этой одной клетке должен быть какой-то материальный субстрат. Но он, хотя и не знал работ Найта, Сажрэ, Нодена и Менделя, представлял себе, что организм можно, так сказать, разделить на какие-то элементарные признаки и свойства. И что таких элементарных признаков и свойств должно быть до черта.

И вот он у своих коллег-биологов по факультету стал спрашивать: «А скажите, пожалуйста, вот я слышал, что яйцеклетки большие, а спермии маленькие, так вот какого они размера? Какого размера самые маленькие спермии?» Он собрал целый ряд мнений, ведь тогда уже существовали окулярные микрометры, и вообще микроскопы с тех пор усовершенствовались немного, как известно. Ему сказали ребята, сказал Кольцов, Мензбир и ряд других грамотных цитологов, что у многих животных действительно спермии крошечные, и в оплодотворении принимает участие только головка спермия, объем ее примерно такой-то. Тогда Колли сделал следующее: он разделил объем головки маленьких спермиев на объем макромолекул белка и получил вполне определенную величину. Я не помню сколько, ну, порядка 10 или 20 тысяч, не бог весть что особенное. Не астрономические цифры.

Может, он тогда немножко завысил среднюю величину белковой молекулы, неважно. Порядок величин получился разумный, и он сказал себе: «Так, вот в этой головке спермия должно содержаться все то, что предыдущее поколение передает последующему». Вот в этой головке спермия, как представляли себе дураки-анималькулисты XVII века, сидит весь осетр со всеми чешуйками и плавниками и усиками около рта. И в распоряжении этого «осетра» вполне конечное число молекул. И это число молекул, заключенных в головке маленького спермия, порядка десятков тысяч, а не миллионы, скажем, как и то число элементарных признаков и свойств, из которых осетр неизбежно и должен состоять.

Из этого нужно умозаключить весьма для того времени занимательную вещь, что на каждый признак при передаче от поколения к поколению у природы в распоряжении не больше одной молекулы. Вот это он и доложил, но, как и следовало ожидать, его доклад не возбудил всеобщего интереса, потому что биологи тогда не были готовы к восприятию таких вещей. К счастью, несколько молодых исследователей, в частности два замечательных экспериментальных русских биолога Николай Константинович Кольцов и Владимир Васильевич

Лепешкин (крупнейший физиолог растений своего времени, очень рано умерший), очень этим заинтересовались. И как потом неоднократно говорил Кольцов, это до известной степени на всю жизнь определило, так сказать, доминанту его исследований, заставило его заинтересоваться физикой клетки.

Вот это весьма замечательная вещь, которая произошла еще в догенетический период, если считать началом генетики 1901 год.

Вторая вещь произошла в самом начале века — в 1902 году, когда американец Мак-Кланг, которого я уже упоминал, один из самых старших учеников Уилсона, напечатал работу, которая явилась до известной степени обобщением уже изрядно накопившегося тогда материала, сводившегося к следующему. Я вам говорил, что основное достижение учения о митозе и мейозе сводилось к установлению того, что у каждого вида живых организмов есть определенное число хромосом, образующих пары гомологов. У человека 46 хромосом, образующих 23 пары. Но сейчас мы знаем, что у человека 22 пары действительно абсолютно гомологичны, а одна состоит из неодинаковых хромосом.

Задолго до человека это было обнаружено, извиняюсь, у клопов, но не у тех, о которых вы думаете, а у столь же неприятных, которые особенно часто попадаются в малине. Так вот это травяные клопы, понимаете ли, вонючие черти! Так вот, у целого ряда видов клопов, затем у ряда других насекомых, некоторых птиц и рыб, а затем у целого ряда других животных было обнаружено, что хромосомы образуют пары, но одна пара у самки такая же, как другие пары гомологов, а у самца вторая хромосома этой пары неодинаковая. И вот Мак-Кланг обнаружил, что какой бы объект он ни изучал, везде наблюдается одна и та же картина. И затем, изучая созревание гамет и процессы оплодотворения, он легко вывел закономерность. При редукции хромосом в каждую зрелую гамету из каждой пары хромосом попадает одна хромосома, у дрозофилы, например, у которой самец имеет *XY* хромосомы, а у самки две одинаковых хромосомы *XX*. А прочие хромосомы,

в отличие от этой пары половых хромосом, как мы их будем сейчас называть, называются аутсомами. Так вот, у самки все яйцеклетки будут одинаковые, так как все будут содержать по одной из каждой пары аутосом и по одной *X*-хромосоме. У самцов же спермии будут двух сортов: половина будет содержать *X*-хромосому, а другая половина *Y*-хромосому. И что выходит? Что если яйцо *X*-хромосомы оплодотворяется спермием *X*-хромосомы, получаются два *X*, то есть самка, а если яйцо *X*-хромосомы оплодотворяется спермием *Y*-хромосомы, то получается *XY,* то есть самец. И так всегда.

Это и есть механизм, поддерживающий нормальное, примерно 1:1, соотношение полов. Данную пару хромосом, где партнеры отличаются друг от друга, Мак-Кланг назвал половыми хромосомами. В дальнейшем это было многократнейше подтверждено, причем выяснилась очень любопытная вещь: что у одних крупных групп живых организмов гетерогаметны самцы, то есть *XY,* а у других групп гетерогаметны самки. Этим соотношением половых хромосом всегда и определяется пол.

Упомяну еще две вещи. Первая: в это же время, когда Мак-Кланг, а затем Стивенс (американская дама-цитолог), Уильсон, а потом и другие зоологи и цитологи, принялись изучать половые хромосомы у разных видов, оказалось, что это действительно общее правило живой природы. В эти же годы, как я уже упоминал, интенсивнейше развивался менделизм. И тут умные люди, включая Мак-Кланга, Вильсона и других, сказали себе: «ага»... И тут мы возвращаемся к гипотезе Менделя, которую я назвал «наглой».

Обо всех этих вещах Мендель ничего не знал. Он теоретически, из логических соображений постулировал: «Для того чтобы однозначно и просто объяснить полученные числовые данные в скрещиваниях, я должен предположить, что для каждого признака у половых организмов имеется два фактора — один от папаши, другой от мамаши. При созревании половых клеток, каким образом, я не знаю, в каждую зрелую половую клетку из этой пары попадает один. Тогда я могу заниматься комбинистикой».

И все, по-немецки выражаясь, zer gut, по-американски — OK, а по-московски — «сплошной бонжур». Действительно, определение пола — это не что иное, как обратное менделевское скрещивание. Если взять вместо *X* — *A*, а вместо *Y* — *a*, то *Aa* будет у дрозофилы самец, а самка будет *AA*, и вы получите у самцов два сорта гамет, с *A* и с *a*, а у самок имеется только *A*. И автоматически в каждом поколении будет происходить такая штука: будете получать половину самок и половину самцов. В чем отличие от менделевского скрещивания? У Менделя и самки, и самцы-горохи могли быть и *AA*, и *Aa*, а тут самки с самками скрещиваться не могут, самцы с самцами — тоже, так что имеется одно дополнительное условие — ограничение. А в остальном это обыкновенное обратное скрещивание. Так что это вещь весьма замечательная.

Тогда цитологи, разобравшись в митозе и мейозе, прочитавши менделистов, и даже самого Менделя, сказали: «Господи боже мой, митоз и мейоз, что это такое? Это и есть видимое под микроскопом менделевское расщепление, и больше ничего. Оплодотворение и есть не что иное, как видимое в микроскоп менделевское расщепление, очень просто!»

***

Вот на этом, в сущности, и было закончено построение предпосылок хромосомной теории наследственности. Дальше спорить с хромосомной теорией наследственности могли только чудаки, невежды и ретрограды. А вот детально разрабатывать ее было нужно. Но в основном, как говорится, «суду было все ясно». Чтобы закончить с полом и больше к нему не возвращаться. Так как «сладостная Натура» богата частностями и показывает нам, что все несколько запутаннее и сложнее, чем кажется на первый взгляд, то и хромосомное определение пола несколько сложнее.

Люди стали думать, в чем же дело. Значит, вот, скажем, где самцы *XY* у мух, у людей. *Y*, что ли, всегда определяет мужской пол? Но скоро, во-первых, у ряда клопов было найдено, что гетерогаметный пол может быть не только *XY*, но у некоторых видов — и *X0*. Во-вторых,

экспериментально у дрозофил, а потом у целого ряда других объектов были получены *X0*-самцы в результате так называемого нерасхождения половых хромосом. Оказалось, что это физиологически нормальные самцы, правда, стерильные. Но они копулируют, все чин-чином, самцы как самцы. Были получены самки *XXY* и *XXYY* — это нормальные самки, даже плодовитые, ничем от нормальных самок не отличающиеся. Значит, дело, по-видимому, не в *X*-хромосоме.

И тогда Бриджес, очень умственный и крайне трудолюбивый мужик, стал думать и придумал такую штуку. Придумал потому, что у него под руками был готовенький экспериментальный материал, на основании которого можно было проверить результаты этих размышлений. А удумал он такую вещь: что, по-видимому, пол в основном, во всяком случае у дрозофил, определяется отношением аутосом к *X*-хромосоме. Мы с вами договорились, что аутосомы — это все неполовые хромосомы. Значит, у мадам дрозофилы, у самки, имеется два набора аутосом плюс две *X*-хромосомы, и это самка. У самца — те же два набора аутосом плюс одна *X*-хромосома. Об Y пока говорить не будем на основании того, что я вам сказал, что у дрозофилы она к определению пола как таковому серьезного отношения не имеет. У Бриджеса в то время были получены триплоидные дрозофилы, среди которых были, например, такие штуки: три набора аутосом плюс две *X*-хромосомы. Он стал вылавливать этих мух; оказалось, они все стерильны и морфологически это интерсексы. Ни баба ни мужик, ни богу свечка, ни черту кочерга. (Дамы да не подумают, что я под бабой понимаю кочергу.)

Дальше стало интереснее, дальше началась радиационная генетика, стало возможным ломать хромосомы, в том числе и *X*-хромосому, и можно было специальными генетическими методами пристегивать лишние куски *X*-хромосомы к нормальному набору хромосом. То есть можно было получать, скажем, $2A+1X+$, ну, скажем, $0.5X$ или, в другом случае, $+1X$, $+0.3X$ и так далее. И во всех случаях получались интерсексы разной степени.

В общем, тем «интерсексистей», чем больше к самцовому набору (2*A*+1*X*) прибавлено лишнего *X*-материала.

На этом основании Бриджес построил полигенную теорию пола, то есть что развитие пола с какого-то момента зародыша направлено «налево», причем я опять не считаю «левачами» дам; в общем, расхождение происходит под влиянием многих генов в двух направлениях. Имеются гены, факторы, толкающие в «самцовую» сторону, и факторы, толкающие в «самковую» сторону. И этим-то и определяется эта штука — в *X*-хромосомах сидят у дрозофилы преимущественно «самковые» факторы, поэтому два *A*+ два *X* дает самку, а ежели к двум *A* прибавить один *X*, получается самец. Так сказать, «самцовые» гены, которые сидят преимущественно в аутосомах, перетягивают.

Эта полигенная теория Бриджеса получила дальнейшее подтверждение в очень изящных работах, когда стали прибавлять куски *X*-хромосомы, но совершенно определенные куски, из разных мест, и в *X*-хромосоме удалось построить своего рода карту распределения «самковых» генов, то есть тех локусов хромосомы, которые направляют развитие в «самковую» сторону. Оказалось, что эта самая тенденция к «самковости» не просто пропорциональна количеству *X*-го вещества, а пропорциональна количеству определенных частей *X*-хромосомы, в которых преимущественно вот такие «самковые» гены и сидят.

То же самое удалось сделать и с *Y*-хромосомой. Я уже говорил, что *X0* самцы морфофизиологически совершенно нормальны, только абсолютно стерильны. Оказалось, что *Y*-хромосома определяет не пол как таковой, а жизнеспособность и плодовитость спермиев. Сперматогенез у *X0*-самцов протекает ненормально, и спермии оказываются не способными к оплодотворению. Так вот, опять-таки в результате разломов *Y*-хромосом можно было получить куски *Y*-хромосомы, она такая неравноплечная хромосомка. И оказалось, что нужна далеко не вся *Y*-хромосома, а спермии становятся плодовитыми, если имеются определенные куски, где сидят какие-то факторы плодовитости. Если с помощью

транслокации прицепить эти куски *Y*-хромосомы на какую-нибудь другую, то все оказывается в порядке. Удалось и в *Y*-хромосоме локализовать факторы мужской фертильности у дрозофилы.

В заключение должен отметить, что это показано не только на дрозофиле, но и на непарном шелкопряде. Только там наоборот — гетерогаметны самки. Там такая же история с интерсексами, даже более интересная, потому что ряд географически различных природных популяций отличается набором половых генов. Так что некоторые скрещивания между удаленными природными популяциями практически стерильны, «благодаря» тому, что гибриды в большинстве случаев интерсексы.

Сейчас я хочу сказать о другом: дело в богатейшем наборе форм живой природы, все не так просто, как кажется, и вот в каком смысле. Давно, к концу первого десятилетия нашего века, швейцарский зоолог Витчи впервые заметил, что в ряде случаев, в особенности у любимых вами лягух и прочих амфибий, можно рядом умственных внешних воздействий сдвигать числовое отношение полов. Иногда, довольно-таки редко, получать почти однополые выводки. Это обстоятельство получило название фенотипического определения пола. Затем на рыбах оно было детально изучено датчанином Винге, который показал очень интересную вещь, что именно у разных рыб мы имеем все переходы, так сказать, от «лягушиного» состояния к «дрозофильному». А под этим я вот что понимаю: у дрозофилы, если не проделывать хромосомных фокусов, самка — всегда самка, самец — всегда самец, и тут никаких глупостей, как говорится. Значит, два *X* — это самка, один *X* — это самец при всех условиях, при которых вообще эти мухи жизнеспособны. Вы можете мальтретировать их химически, физически, температурно, как угодно — ничего не действует. Два *X* всегда самки, один *X* — всегда самцы.

А вот у лягушки и у некоторых рыб иначе. И вот какая штука: скажем, один *X* у некоторых рыб в определенных условиях дает стопроцентных самцов, а в других вы можете превратить их в самок, если во время эмбрионального

развития будете воздействовать определенными факторами. У других видов процент эмбриональных превращений пола меньше, у третьих видов еще меньше, и, наконец, у большинства рыб, так же, как у дрозофил, ничего не сделаешь: при определенном наборе хромосом всегда получаются или самцы, или самки. С точки зрения бриджесовской количественной генетической теории определения пола, это вполне понятно. Разница между двумя *X* и одним *X* у таких животных, как, скажем, дрозофилы, очень велика. Вот вам два *X*, вот один *X*, баланс «самцовых» и «самковых» признаков может немножко варьировать в ту и другую сторону, но у дрозофилы не перекрещивается, и разница всегда сохраняется. Но если эта разница отношения в распределении половых генов невелика, то вариации будут перекрываться, и определять пол будет не генетическая основа, а варьирующая внешняя среда. Этим сейчас объясняется наличие во всем животном и растительном мире любых переходов от такого состояния, где фенотипически можно сильно сдвинуть отношение полов, до таких случаев, где никакие воздействия ничего не меняют в генетическом предопределении пола.

Вот это довольно существенная вещь, о которой я вкратце упомянул лишь для того, чтобы те, кому придется с этим сталкиваться, не ломали себе зря голову. Нет смысла особенно ломать себе голову вот над чем: мы знаем, что в природе и в природных условиях довольно часто у многих видов наблюдается отклонение от отношения полов 1:1, причем у целого ряда это видово специфично. Особенно часты виды, у которых число самцов всегда статистически значительно меньше числа самок. Это немудрено и обычно связано с двумя механизмами. В отдельных случаях это кажется занятным, непонятным, но ковыряться уже не стоит, потому что оба случая известны.

Во-первых, это, по-видимому, формируется в эволюции путем отбора, если выгодной оказывается не равная вероятность оплодотворения *X*- и *Y*-спермием, относительная жизнеспособность *X*- и *Y*-содержащих спермиев

неодинакова. Понятно, что тогда точного 1:1 отношения полов уже не будет. Во-вторых, и это, пожалуй, более частный случай (особенно у позвоночных), редкая, иногда очень редкая разница в раннеэмбриональной или позднеэмбриональной, а иногда и детской смертности одного из полов. Обычно смертность мужского пола бывает выше. Это опять-таки может явиться результатом эволюционного отбора, ну, скажем, у стадных животных, у млекопитающих, так сказать, магометанского вероисповедования, где имеется какой-нибудь бык или марал, который гоняет с собой целый гарем. Значит, избыток быков ведет только к лишним дракам и мордобою. Потребность магометанских арабов во многих женах удовлетворялась, как известно, тоже мордобоем — мужики все время воевали и истребляли друг друга, и поэтому примерно на полдюжины дамского пола сохранялся один мужик, и все было ко всеобщему удовольствию. И эволюционно у определенных видов, если это им выгодно, может создаваться вот такая дифференциальная ранняя эмбриональная смертность.

Пожалуй, на этом мы закончим и в следующий раз перейдем к генетике. В прошлый раз и сегодня я позволил себе кратко охарактеризовать основную вненаучную ситуацию в живой природе — что есть замечательного и достойного удивления в жизни на нашей планете. Затем я вкратце рассказал основные этапы двух путей, приведших биологию в XX веке к моменту развития современной генетики. Это путь использования методов скрещиваний и путь развития клеточной теории живых организмов. Я неоднократно подчеркивал и подчеркиваю еще раз: эти два пути формировались на протяжении полутораста лет совершенно независимо друг от друга. И к удивлению и радости нескольких умных биологов, воссоединились уже в XX веке, создав основы хромосомной теории наследственности. В сущности, вся экспериментальная генетика XX века была не чем иным, как развитием и анализом деталей хромосомной теории наследственности.

Так что к настоящему моменту мы ушли очень далеко. Мы знаем массу деталей хромосомной теории

наследственности. Мы довольно четко и ясно представляем себе границы ее компетенции как теории. Сейчас мы переживаем рождение интереснейшей молекулярной биологии и учения об основных управляющих внутриклеточных системах, родившихся из хромосомной теории наследственности.

Вот в следующий раз мы этим и займемся. Но о тех тривиальных общих вещах, о которых я говорил, я бы попросил вас не забывать. То, что мы с вами рассмотрели, в особенности в прошлый раз и сегодня, это и есть то основное, что определяет направление мысли в области не только генетики, но и вообще общей биологии, и что формирует современные биологические концепции. Деталей в биологии до черта, а наиболее общих положений совсем немного. Я бы сказал, что ни один биолог никогда не должен забывать осетров и севрюг, рождающихся из икринок, являющихся одной клеткой. Это все-таки основная, самая глубокая и самая удивительная биологическая проблема, которая существует на Земле.

Развитие генетики в XX веке. Объекты генетических исследований

Мы с вами рассмотрели историческую часть, то, как двумя путями шло развитие подходов к современной генетике на протяжении полутораста лет. А сегодня приступим к генетике XX века. Я вам уже говорил, что после вторичного открытия менделевских правил в 1900–1901 годах с большой скоростью и на огромном материале, при участии уже сотен исследователей начал развиваться менделизм. То есть, исходя из того, что получил Мендель со своими предшественниками и вторичные открыватели Менделя на пяти различных объектах, ученые приступили к анализу методом скрещивания целого ряда одноклеточных, растений и животных. Я уже упоминал, что к концу первого десятилетия XX века объекты, подвергавшиеся менделевскому анализу, исчислялись уже сотнями. Правда, на большинстве объектов были исследованы лишь относительно немногие признаки. Ну, это понятно, далеко не у всякого объекта легко взять в скрещивание большое количество признаков. Но сразу же начали выявляться особо удобные для генетических исследований объекты, и на них стали проводиться монографические работы по всестороннему и очень полному анализу их генетики.

Чем прежде всего определяется удобство объекта? Удобство объекта определяется несколькими признаками. Ну прежде всего далеко не все объекты легко подконтрольно разводить. Первое требование к генетическому объекту — это простота и легкость разведения, которые могут определяться разными вещами. С одной стороны, ясно, что работа будет очень спокойной, но крайне продолжительной, если заняться генетикой слонов, у которых продолжительность поколения примерно 30 лет. А ведь время в генетике, так же как и вообще в биологии, исчисляется не секундами, днями, часами, годами, а поколениями. То есть чем короче поколение, тем быстрее можно проводить анализ, потому что для генетического анализа требуется несколько поколений. У слонов это составило бы немного больше столетия. Был, правда,

у Карпеченки* один остроумный аспирант, который именно из этих соображений избрал себе темой генетику цитрусовых, у которых поколение продолжается примерно 20–25 лет. Значит, можно поставить скрещивание и спокойно жить до пенсии, а потом уже, смотря по состоянию здоровья, либо самому F2 дождаться и в конце концов как-то в нем разобраться, либо завещать потомкам. Но это только одна сторона дела. Второе требование состоит в том, чтобы подконтрольно можно было бы получать большие цифры, потому что законы наследственности статистичны. Но опять-таки имеется целый ряд объектов, которые разводить легко или которых разводят (к ним относится большинство домашних животных), но семьи у этих животных невелики, то есть от определенного скрещивания от определенной пары нельзя получить большого числа потомков.

Так как из практических целей приходится заниматься иногда и генетикой неудобных объектов, в таких случаях приходится, внося некоторую неточность, суммировать результаты параллельных скрещиваний, то есть скрещиваний, которые по мере человеческого разумения ничем существенным друг от друга не отличаются.

Третье требование: возможность получения парных скрещиваний. Дело в том, что среди животных существует ряд видов, удобных в очень многих отношениях. Мне как-то пришлось перепробовать довольно много всяких объектов, среди них была такая микролепидоптера, капустная моль *(Plutella maculipennis)*. Она дает 12–13 поколений в год, значит, развивается очень быстро, потомства у нее до черта, но совершенно не удается ставить парные скрещивания. Эти моли размножаются только в массовых условиях и поэтому почти непригодны для точных генетических исследований.

Имеется целый ряд других объектов, которые тоже очень трудно разводить парными скрещиваниями, они скрещиваются только в массе. Такие вот бывают затруднения.

* Г.Д. Карпеченко.

Среди растений существуют виды, у которых вообще очень трудно производить скрещивания, которые являются почти облигатными самоопылителями. И если у них цветки для полукастрации (о которой я вам уже говорил в связи с опытами Кельрейтера) построены неудобно, то такие объекты тоже неудобны для генетических целей. Это очень существенная вещь, удобные и неудобные объекты, и, как вы видите, определяются они совершенно случайными признаками удобства и никакого отношения не имеют к филогенезу различных форм и видов. С точки зрения биологической филогенетической системы, это совершенно случайные вещи. Поэтому удобные виды попадаются среди самых разнообразных групп живых организмов. И являются хорошей репрезентацией.

Я это вот почему говорю. Люди, мало сведущие в общей методологии естествознания, иногда говаривали: «Ну да, вот генетики занимаются там на нескольких объектах, но природа, мол, столь богата, имеется три миллиарда видов на Земле. Эти самые законы, которые устанавливают генетики, они годятся только вот для этих „генетических" объектов». Это, конечно, чепуха. Так вот, конечно, все биологические закономерности да и целый ряд естественноисторических закономерностей в целом ряде других дисциплин устанавливаются, естественно, не на всем природном материале.

Конечно, нельзя изучить три миллиона разных видов, они никогда и не будут изучены, никогда — можно голову на отсечение дать. Но если, скажем, в биологии определенная закономерность устанавливается для самых разнообразных форм живых организмов, то мы можем устанавливать целый ряд общих закономерностей и, так сказать, интра- и экстраполировать их на всю живую природу.

Так приходится действовать и в физиологии, и в сравнительной морфологии, и в любой биологической дисциплине. Совершенно естественно, что точными лабораторными методами никогда не будут изучены все формы живых организмов со всяких экспериментальных точек зрения. Это надо иметь в виду. Ну и так как сейчас

уже генетически довольно хорошо изучены не сотни, а, пожалуй, тысячи видов живых организмов, то в дальнейшем об этом заботиться нечего, а для генетических исследований надлежит избирать наиболее удобные виды. Значит, повторяю, удобство сводится к следующему: нужно иметь возможность легко получать парные скрещивания, продолжительность поколений должна быть не слишком длинной, и от пары нужно иметь возможность получать большое количество потомков, лучше всего сотни, а не десятки.

Теперь, конечно, еще одним удобством должна являться дешевизна разведения, так как генетические закономерности статистичны, устанавливаются на больших числах, то опять-таки ясно, что слоны невыгодны не только из-за медленности, но еще и потому, что они много жрут и дорого обходятся. Значит, для того чтобы проанализировать результат скрещиваний на пяти тысячах слонов, нужно затратить, помимо времени, огромные капиталы. А, скажем, пять тысяч дрозофил вообще ничего не стоят, и это вообще не цифра, и на дрозофиле можно работать с сотнями тысяч, с миллионами индивидов почти без существенных затрат.

Это некоторое методическое отступление в отношении объектов. Теперь вернемся к менделизму. Благодаря тому, что очень много исследователей заинтересовалось методом скрещиваний в течение буквально первого десятилетия после вторичного открытия менделевских правил, скрещивание и учет результатов скрещиваний был проведен на сотнях видов живых организмов. При этом часть данных работ была сделана на неудобных объектах, и тем самым на отдельных пробах была раз и навсегда установлена всеобщность этих менделевских правил. Какой вид ни возьми, если провести чистые аккуратные скрещивания, получается в принципе одно и то же. С другой стороны, ряд удобных видов был изучен уже достаточно монографически.

Что это значит — исследовать монографически? Я уже говорил о том, что не у всякого вида можно изучить достаточное количество наследственных признаков.

Это сводится вот к чему. Когда у нас было принято всячески ругать генетику, многие утверждали, да вот, мол, генетики говорят, что их так называемые гены — совершенно старинные образования, откуда же тогда берется изменчивость в эволюции? Это одно из наиболее наивно-глупых возражений, которое, как мне кажется, не придет в голову даже ребенку, если он ознакомится с тем, что такое скрещивание. Что вообще скрещивать есть смысл только в том случае, если в вашем материале имеется по данному элементарному признаку минимум две формы — красноцветущий и белоцветущий горох. Если признак в вашем распоряжении находится лишь в одной форме, то и скрещивать, и изучать нечего.

Следовательно, предпосылкой менделизма является изменчивость наследственных признаков, потому что менделистически изучать можно только то, что имеется минимум в двух формах, то есть когда-то изменилось. Это классическое у нас возражение является результатом смеси невежества с неспособностью додумывать вещи до конца. Но совершенно ясно, что если исследователь случайно берет какой-то вид в работу, ему может попасться относительно однородный материал, где нет большого полиморфизма по каким-нибудь удобным признакам, которые легко прослеживать в скрещиваниях. Такой материал, понятно, будет неудобен для генетической работы, поэтому быстро монографически были изучены в основном те объекты, изменчивость которых была хорошо известна, или те объекты среди домашних животных и культурных растений, у которых селекционерами, животноводами, растениеводами, любителями было уже получено большое количество различных наследственных сортов и форм. И тогда эти имеющиеся различия можно легко и быстро анализировать в соответствующих скрещиваниях.

Первыми монографически изученными объектами, к счастью, стали опять-таки представители очень разных форм. Во-первых, среди растений — львиный зев, садовый цветок, у которого, каждому известно, до черта всяких сортов, отличающихся и по окраске цветов, и

по величине, и по общему габитусу, и по форме листьев, и по целому ряду различных признаков. Затем некоторые культурные растения, в частности культурные злаки: овес, пшеница, ячмень и в особенности кукуруза, которая является очень удобным объектом для генетических исследований. Затем несколько животных, например дрозофила, о которой нам еще часто придется говорить, причем несколько ее видов. Из бабочек – шелкопряд, у которого, так как он тоже разводился издревле, в древних центрах цивилизации имелось множество сортов, отличающихся целым рядом наследственных признаков. Из рыб – гуппи *(Lebistes reticulates)*, которые в природе образуют целый ряд хороших географически изолированных популяций, отличающихся различными цветовыми признаками, формой плавников и так далее. Кроме того, их довольно давно разводят любители, которые искусственным отбором вывели формы, отличающиеся по целому ряду наследственных признаков. Затем – золотые рыбки, которые разводятся китайцами уже более 2500 лет и имеют различные цветовые и структурные формы. Различные вуалехвосты, телескопы, где окраска варьирует от серебряной через золотую до черно-бархатной; имеются самые разнообразные формы тела, вплоть до самых причудливых и уродливых.

Из птиц очень быстро была хорошо генетически исследована домашняя курица, из млекопитающих – домашняя овца, ну и, конечно, такие классические лабораторные объекты, как мыши, крысы, кролики, морские свинки. И, наконец, ряд простейших. Еще Дженнингс в начале века исследовал целый ряд наследственных признаков у инфузорий, а вскоре была взята в работу *Neurospora crassa*, низший грибок. Так что из многих групп живых организмов ряд видов был изучен весьма детально.

Сначала мы с вами рассмотрим общую картину, которую дал этот расцвет менделизма. Прежде всего возник ряд затруднений. В первое время после вторичного открытия законов Менделя целый ряд исследователей естественно сконцентрировал свое внимание на резких альтернативных наследственных различиях в признаках.

Белоцветущие и красноцветущие цветы, серые и белые мыши, то есть такие явные отличия, которые мы сейчас называем «большими мутациями». Обычно эти резко различающиеся, качественные, так сказать, различия в наследственных признаках вели себя просто, аккуратно и приятно, давали простые моногибридные менделевские расщепления три к одному. Одна из форм оказывалась доминантной, другая — рецессивной, и все шло очень хорошо и просто. Но вскоре опять-таки на самых разнообразных растительных и животных объектах выяснилось, что помимо простых признаков есть признаки более сложные, например, во всех учебниках генетики вы встретите классический пример с гребнями у петухов. Формы и размеры гребня у петухов определяются тремя парами генов, тремя генами. Значит, в результате комбинаций различных аллелей, скажем, в скрещиваниях *АА ВВ СС* с *аа вв сс* может появиться огромное разнообразие величин и форм гребня в зависимости от того, какие аллели войдут в комбинацию во втором, третьем и так далее поколениях.

Следовательно, было открыто (как и следовало ожидать) то обстоятельство, что не надо представлять себе дело столь просто, как в первое время это кое-кому показалось. Что для каждого признака, вернее, для каждой альтернативной пары элементарных признаков, имеется только свой ген в форме *Аа*. Оказалось, что целый ряд признаков находится под воздействием разных генов, и поэтому менделевские расщепления могут быть не только моногибридными, но дигибридными, тригибридными и еще более сложными. Это первое.

Второе очень важное обстоятельство. Оказалось, что в целом ряде случаев какой-нибудь признак может определяться моногибридно, какой-нибудь парой аллелей *А* и *а*. Значит, предположим, какой-нибудь рецессивный признак, скажем *аа*, вызывает перерыв в поперечных жилках крыла у дрозофилы. Значит, например, вторая поперечная жилка, находящаяся между двумя продольными жилками, может быть прервана или совсем отсутствовать.

И вот оказывается, что наряду с основным геном (как он был назван) этот признак может определяться целым рядом дополнительных генов, которые были названы модификаторами. То есть помимо основного гена могут быть различные гены *B, C, D* и так далее, которые опять-таки в гомозиготной или гетерозиготной форме будут, так или иначе, влиять или сдвигать проявление этого признака в ту или иную сторону. В результате отбором можно выводить линии *aa*, у которых, скажем, жилка всегда отсутствует, и линии, у которых, скажем, только одна прервана, да и то не всегда, у некоторых экземпляров жилка может оставаться нормальной.

Следовательно, это был дальнейший шаг, показывающий, что дело обстоит не так просто, как кажется: ген — признак; вовсе не так. А что в своих действиях гены у каждого вида тесно переплетены в онтогенезе, что, в сущности, случаи, где мы имеем чистое, простое моногибридное расщепление, — это предельные случаи. Те, в которых действие на данный изучаемый нами признак других генов, кроме этой *aa* комбинации, либо столь невелико, либо такого рода, что мы его не улавливаем или не замечаем. И действительно, в дальнейшем целый ряд точных опытов показал, что, в сущности, на степень проявления каждого признака можно в той или иной степени воздействовать подбором других генов, к этому мы вернемся при рассуждениях о среде. Проявление каждого отдельного гена зависит от его, как мы теперь выражаемся, генотипической среды, то есть от того, в комбинации с какими другими генами в данном генотипе находится рассматриваемый нами ген.

Особенно существенным был вклад в развитие менделизма знаменитого шведского генетика Херберта Нильсона-Эле. В начале века он занялся количественными признаками у ряда растений, в основном у культурных злаков, но и у некоторых других, в том числе диких растений, а потом и у некоторых животных. Он резонно рассуждал следующим образом: генетики, начиная с Менделя, поначалу брали наиболее удобные признаки: красноцветущий горох — белоцветущий горох. Тут все

ясно, просто и удобно — белые и красные цветки каждый дурак легко отличит.

Но иногда попадались признаки и менее четкие, разница между альтернативой элементарного признака была просто меньше — морфологически или физиологически. Наконец, на целом ряде объектов очень скоро выяснилось, что два генотипа могут отличаться и по очень маленькому признаку. Например, у насекомых число или расположение каких-нибудь щетинок на каком-нибудь месте — тергитах, или стермитах, или на голове. Небольшие цветовые различия могли иметь, скажем, цветки у растений. У многих растений листья отличаются оттенком зеленого цвета — у одних форм он немножко желтозеленый, а у других, скажем, сине-зеленый. Значит, отличия могут быть небольшими.

Нильсон-Эле сознательно взял чисто количественные отличия в мерных признаках и целом ряде других, отчасти химических, таких, как, например, содержание резервного белка в семенах культурных растений. Ну, вы знаете, что разные сорта пшеницы, ячменя, овса отличаются по среднему процентному содержанию белка. Целый ряд таких количественных признаков он стал изучать методом скрещивания и получил замечательную вещь, которую в общей форме можно сформулировать следующим образом.

Во всех этих случаях мы всегда имеем дело с менделевским расщеплением, с той лишь разницей, что иногда это расщепление затеняется следующим. Представим это таким образом: вот две родительских формы с варьирующим количественным признаком, причем различие между этими формами не альтернативно, в одних пределах у формы варьирует признак *A*, а в других пределах — признак *B*. Они перекрываются частично, но в цифрах реально отличаются друг от друга. И вот в таких случаях может быть такая штука: F_{prim} соответствует одной форме, то есть при скрещивании мы имеем доминирование одной формы. Биометрически легко показать, что примерно четверть соответствует средней величине одной формы, а три четверти дают среднюю величину другой

формы, то есть в этом количественном признаке принципиально нет никакой разницы по сравнению с красным и белым цветом цветка. В других же случаях картина оказывается более сложной. Наглядно это можно представить следующим образом: имеются две какие-то формы, количественно отличающиеся друг от друга. Первое поколение не дает особого размаха изменчивости, располагается более-менее промежуточно. А во втором поколении мы получаем весьма большой разброс. Я не буду тратить на это время и ваше внимание. Желающие могут ознакомиться с этим почти в любом учебнике генетики. Во всяком случае, в любой книжке по математической генетике.

Очень быстро, сначала самим Нильсоном-Эле, а впоследствии с привлечением к этому делу математиков был разработан ряд простых математических методов анализа вариаций экземпляров второго поколения, которые показали, что из характера изменчивости второго поколения почти во всех случаях можно совершенно точно определить, какого рода это скрещивание: моногибридное, дигибридное, тригибридное или более гибридное. То есть, исходя из характера изменчивости второго поколения, можно легко вычислить число пар генов, по которым количественно сорта или формы внешне отличаются друг от друга.

Эволюция генотипа. Полиплоидия

Сейчас я расскажу вам об одной из еще не решенных проблем — проблеме эволюции генотипа. Я надеюсь, что все вы сейчас ясно представляете, чем занимается экспериментальная генетика. Экспериментальная генетика с помощью метода скрещивания анализирует наследование элементарных наследственных вариаций, мутативно возникших аллелей, единиц кода наследственной информации, именуемых генами.

Мы с вами говорили, что гены — это, с одной стороны, элементарные единицы менделевского расщепления, а с другой, — элементарные локализационные единицы, то есть элементарные единицы хромосомных структур, далее, в норме, не подразделяемые кроссинговером. Элементарные единицы наследственной изменчивости.

Так вот, я попрошу вас представить себе следующую ситуацию: существует некий вид живых организмов, неважно какой, у этого вида имеется некий генотип, или, цитогенетически выражаясь, геном. Геномом, кстати, мы называем генный набор гаплоидного набора хромосом — вот *точное* определение генома. Никто его, к сожалению, никогда *точно* не определял. Это цитогенетическое выражение отличается от генотипа вот в каком отношении: генотипом мы называем гаплоидный набор генов лишь у гаплоидных организмов, а у нормально-диплоидных генотипом мы называем диплоидный набор соответствующих аллелей.

Итак, существует некий вид, и у него имеется некий средний генотип, вернее, двойной геном, двойной набор генов, причем у разных индивидов этого вида разные гены могут быть представлены разными аллелями в гомо- или гетерозиготном состоянии. Важно ясно себе представить, что этот вид имеет некоторое конечное число генов, причем эти гены в обычном мутационном процессе превращаются из одних аллелей в другие, то есть путем мутаций одни аллели превращаются в другие.

Из этого представления ясно следует, что особой эволюции генотипа пока не происходит. Происходят, конечно,

некие начальные стадии эволюции, заключающиеся в том, что одни популяции (об этом мы будем говорить дальше, рассматривая микроэволюцию) в результате отбора, изоляции популяционных волн формируют у себя один набор индивидуальных генотипов, другие популяции — другой. Таким образом, может происходить внутривидовая дифференцировка, могут образовываться и виды.

Несомненно, существуют виды, то есть формы живых организмов, уже нормально друг с другом не скрещивающиеся, а если и скрещивающиеся, то не дающие плодовитого или жизнеспособного потомства, но, в сущности, каждому биологу должно быть понятно, что эволюция на Земле заключалась не только в этом. Что прежде всего должно было меняться число генов, а затем должны были происходить процессы более-менее капитального изменения генов.

Мы сегодня рассмотрим те вопросы, которые возникают в связи с проблемой эволюции генотипа, кое-что известное обсудим и ознакомимся с кое-какими наметками (пока еще не завершенными, а только показанными возможностями механизмов изменения числа генов и изменения природы самих генов). Такие наметки, как мы увидим, уже есть.

Прежде всего нужно разобраться в вопросе о числе генов. О числе генов в общей форме, о том, сколько генов может быть у вида, мы уже говорили. Такими более-менее точными данными мы располагаем для Drosophila melanogaster, у которой около шести тысяч генов. И мы можем с очень большой достоверностью указать нижнюю и верхнюю границы, ну, примерно между пятью и восемью тысячами генов — ни больше ни меньше. Вероятнее всего, у этого вида около шести тысяч генов. Я сейчас не помню последнюю абсолютную цифру — довольно точно установлено число генов у кукурузы, тоже порядка нескольких тысяч.

Вот, в сущности, и все. С известной точки зрения, этого вполне достаточно, потому что, если мы точно знаем число генов хотя бы у одного многоклеточного животного и у одного многоклеточного растения, мы,

по-видимому, уже знаем порядок величин числа генов, так сказать, что возможно, что невозможно. До того как у дрозофилы не было с достаточной точностью определено число генов, об этом можно было только гадать на кофейной гуще. Один мог утверждать, что их несколько сотен, а другой — что несколько миллионов. И спорить на эту тему было бесполезно.

Сейчас мы уже можем утверждать, что у более-менее сложных многоклеточных организмов число генов не может быть равно сотням или миллионам. А вот, по-видимому, тысячи, десятки тысяч — это то, что нужно, в смысле порядков величин числа генов у живых организмов.

Хочется обратить ваше внимание на то, что всем вам известно, но иногда забывается: что число генов как таковое, так же как число хромосом, в сущности, не состоит ни в каком соответствии, ни в прямом, ни в простом, с филогенией, так сказать, с эволюционным прогрессом и с иерархической лестницей существ. Мы знаем, что, например, в зоологии самые высокие числа хромосом наблюдаются у некоторых инфузорий, которые вряд ли можно считать организмами, более сложными, чем мы. А у человека 46 хромосом. Имеется целый ряд животных, у которых число хромосом больше, чем у человека. Общеизвестно, что число хромосом не состоит в прямой простой зависимости с филогенией.

Это понятно, ведь число хромосом само является признаком, подлежащим различным эволюционным перипетиям. И в сущности, что такое число хромосом? Это число центромер, число мест прикрепления нитей веретена, это, собственно, признак, связанный с механизмом митоза, и только. Потому что мы знаем, что хромосомы могут быть и большими, и очень маленькими. Число хромосом вовсе не пропорционально числу генов. У одного вида может быть 50 маленьких хромосом, а у другого — 10 очень больших. И у второго вида число генов в этих десяти больших хромосомах может быть намного больше, чем в 50 маленьких хромосомах у другого вида. Значит, с этой точки зрения, число хромосом как таковое не

состоит в простой связи с эволюционным прогрессом и с филогенией.

Теперь число генов. Можно было бы думать и утверждать, что, дескать, чем организм сложнее, тем у него должно быть больше генов, и у знаменитого царя природы — человека — число генов должно быть самым большим. Есть основания полагать, что и между числом генов, и, так сказать, эволюционной иерархией, тоже нет прямой простой связи. Это видно из общеизвестных явлений полиплоидии у растений. У растений, у которых встречается самоопыление, сохраняются возникающие полиплоидии, то есть увеличение числа хромосом. Имеется целый ряд родов и даже семейств, у которых виды располагаются в полиплоидной серии.

Общеизвестны ряды пшениц. В качестве основного гаплоидного числа хромосом пшеницы имеют семь, значит, 2n (диплоидное число) будет 14. Имеются виды с 28 хромосомами, то есть гаплоидное число — 14, диплоидное — 28. Имеются виды с гаплоидным числом 21, диплоидное соответственно 42. И наконец, имеются формы с гаплоидным числом 28, диплоидное число соответственно 56. Пшениц, культурных и диких, произрастает очень много видов, и все они укладываются в этот полиплоидный ряд.

Пшеницы, так же как и некоторые другие культурные растения, являются очень удобным объектом, показывающим следующее. Вы видите: 7 и 28 — в четыре раза увеличен геном, то есть и число генов. Значит, у этих пшениц число генов в четыре раза больше. Но и то и другое — пшеница. Эта — 28-хромосомная, это не какие-нибудь там пшеничные гении, совершенно оторвавшиеся от прочих пшеничных народных масс, а в общем пшенички и пшенички, от других они отличаются рядом признаков, но и все виды пшениц отличаются какими-то признаками. В культуре, пожалуй, наиболее удобными являются с 21 хромосомой.

Полиплоидию можно получать экспериментально. Мы об этом уже говорили, когда я упоминал о замечательных первых работах Герасимова, который

температурными шоками получал у спирогиры удвоение хромосом. Сейчас полиплоидию предпочитают экспериментально вызывать не температурными, а химическими шоками, колхицином или еще какой-нибудь дрянью, но принципиально это одно и то же.

Так вот, можно экспериментально получить, скажем, из 7-хромосомной — 14-хромосомную, а из 14-хромосомной — 28-хромосомную пшеницу. Такие экспериментальные полиплоиды или, как их часто называют, аутополиплоиды, замечательны вот чем — ну, вы сами можете сказать, чем: своим менделевским расщеплением и стадией конъюгации. Ведь если из 7-хромосомной формы мы получаем 14-хромосомную, то какая-то хромосома, которая была в виде пары, теперь представлена в виде четверки. Значит, если где-нибудь возникла мутация а и если она рецессивна, то сможет проявиться вовсе не у четверти второго поколения, а лишь тогда, когда мы скрещиванием выведем штамм, где во всех четырех хромосомах сидит а.

Значит, усложняются менделевские расщепления, и в стадии конъюгации происходит любопытная вещь. Ведь стадия конъюгации — это, может быть, самое замечательное биологическое явление (я вам в свое время произнес целую, так сказать, агитпроповскую речь в пользу стадии конъюгации). В стадии конъюгации конъюгируют две гомологичные хромосомы, с тем чтобы потом разойтись к противоположным полюсам делящегося ядра. Ну а тут четыре гомологичные хромосомы.

Сначала это предполагалось Левитским и некоторыми другими. Затем столь же замечательным американским цитологом Барбарой Мак-Клинток (о которой я упоминал вместе со Штерном, в связи с доказательством перекрестной природы кроссинговера с помощью маркированных транслокациями хромосом). Так вот, Барбара Мак-Клинток, пометив хромосомы у аутотетраплоида, смогла показать уже совершенно микроскопически то, что предполагал Левицкий. А именно: что конъюгация в этой четверке по две происходит чисто случайно. Значит, если мы обозначим эти хромосомы 1, 2, 3, 4, то единица

может сконъюгировать с двойкой, тройка — с четверкой, а единица может с тройкой, в любых комбинациях, попарно сконъюгировать.

Среди культурных злаков, в частности пшениц, имеются очень древние полиплоидные сорта. С помощью генетического анализа и чисто ботанико-морфологического анализа можно сказать, что некоторые пшеницы с 14 хромосомами, культурные сорта, несомненно, произошли от 7-хромосомных, но когда — неизвестно. Nobody knows.

Nobody knows — это «никто не знает» — очень популярное за границей в науках выражение. В конце Первой мировой войны появилась толстая американская докторская диссертация, посвященная теме распространения в Америке какой-то европейской сельскохозяйственной гадости — мучнистой росы, или головни, или еще какого-то заболевания культурных злаков. В диссертации было прослежено распространение этой европейской пшеничной заразы с 1916 года в глубь веков до какого-то 1866 года. И заканчивалась эта диссертация фразой, ставшей классической: «and where weed brand was before 1866 nobody knows». А где, значит, эта самая головня была до 1866 года, никто не знает.

Вот так же никто не знает, когда, скажем, произошли эти полиплоидные сорта. И таких довольно много. То есть, не свежеэкспериментально полученные селекционерами уже в научную эпоху селекции, а когда-то возникшие, подхваченные бессознательным искусственным отбором древних земледельцев и удержавшиеся. И вот среди таких, скажем так, старых аутополиплоидов наблюдается любопытная вещь. Имеются все переходы от, по-видимому, относительно еще молодых, где происходит дело так же, как я вам только что рассказывал, до таких случаев, когда, скажем, первоначально гомологичная четверка разбилась уже на две пары. Единица всегда конъюгирует с двойкой, а тройка всегда с четверкой. А есть переходы, есть формы сортов, где более-менее это происходит таким образом: единица может и с тройкой, и с четверкой сконъюгировать, а двойка — с тройкой

или четверкой, но в большинстве случаев конъюгация происходит уже попарно, а не просто по статистике, как придется.

А у так называемых диких полиплоидных видов такие полиплоидные ряды существуют. Полиплоидных родов, даже семейств, очень много в ботанике, и вот там точный цитологический анализ обычно уже может показать, какие хромосомы каким были гомологичны, ну а сейчас имеют уже всегда парную определенную конъюгацию.

Чему нас эта «музыка» учит? Прежде всего тому, что собственно увеличение числа уже наличных генов даже, скажем, в четыре или в шесть раз ничего особенного не производит. Обычно полиплоидные формы у растений обладают только более крупной величиной — по старому гистологическому правилу количественного соотношения величины ядра и плазмы, установленному еще в XIX веке. Чем больше ядро, тем больше и клетка.

А мы сейчас знаем, что чем больше число хромосом у полиплоидного вида, тем больше и ядро. Значит, чем больше число хромосом, тем больше ядро, тем больше клетка. А так как у почти всех живых организмов число клеток — величина, ну, как бы осторожнее выразиться... Не точно определено, но для данного вида варьирует около некой моды. Ведь есть целый ряд видов и растений, и животных с совершенно точным числом клеток. Есть виды коловраток, у которых число клеток у индивида совершенно точно, до штуки, определено. Но это предельные случаи.

Вообще же число клеток у многоклеточных организмов может варьировать, но не бог весть в каких пределах. Я напоминаю эту довольно известную вещь, потому что понятно: если полиплоидия увеличивает величину ядер, а величина ядер увеличивает величину клеток, а число клеток более-менее постоянно, то в результате полиплоидии неизбежно получится гигантизм. Полиплоидию в селекции культурных растений для этого и вызывают — для получения крупных форм. Часто бывает выгодно получение большей биомассы.

Это опять-таки не всегда очень просто, потому что иногда полиплоидии, особенно высокие степени полиплоидности, приводят к различным физиологическим нарушениям, которые вторично могут вызвать угнетение роста, так что гигантизм может и не получиться, но обычно получается. Так вот, кроме такой вещи, как гигантизм, свежие полиплоиды, в сущности, почти ничем не отличаются от исходных диплоидов. Число генов увеличилось вдвое, второе или вчетверо, а ничего особенного не произошло. Полиплоидные ряды видов в пределах рода опять-таки отличаются друг от друга, так же как и вообще виды в пределах рода отличаются друг от друга. И особых фокусов тут как будто бы нет. Следовательно, число генов как таковое, в общем, сколь это ни странно, ничего особенного не производит в организме.

Вот для контраста гетероплоидии. Гетероплоидиями мы называем удвоение, утроение и так далее не всего набора хромосом, а, скажем, отдельных хромосом или кусков хромосом. И вот что любопытно: в большинстве случаев гетероплоидии летальны, а нелетальные характеризуются целым рядом крупных признаков, в основном сводящимся к тератологии. Чем гетероплоидия принципиально отличается от полиплоидии? Понятно, нарушением баланса генов. У, так сказать, настоящих полиплоидов все гены либо удвоены, либо утроены, либо учетверены, а межгенный баланс сохраняется все тот же. А у гетероплоидов часть генов удвоена или утроена, а остальная-то — нет. Значит, нарушен генный баланс.

С генным балансом мы с вами уже встречались, обсуждая бриджесовскую количественную теорию определения пола. Мы видели, что в определении пола дело зависит от количественного баланса — факторов, толкающих онтогенез в «мужскую» или в «женскую» сторону. В результате чего вот такие гетероплоидии, скажем, *XXX* плюс *AA* (плюс два набора аутосом) вызывают сверхсамок. А *XX+AAA*, два *X* в триплоиде вызывают интерсексы. Гетероплоидия, то есть нарушение нормального количественного генного баланса, имеет очень существенное значение.

Вернемся к основной линии рассуждения. Число генов как таковое в общем ничего особенного не производит. С другой стороны, я вам рассказывал, как первоначальная полная гомология четырех хромосом, удвоенной пары, может со временем нарушиться, и образуются две определенные пары. А вначале они конъюгировали в любых комбинациях. Что из этого следует? Что с течением времени, по-видимому, в результате накопления различных мутаций в этих разных хромосомах, первоначально гомологичных, нарушается гомология. Следовательно, появляются уже довольно принципиальные разницы. Это очень существенно и показывает нам, что дело обстоит не так просто, что гомологичные генетические структуры в результате мутационного процесса в течение длительного времени могут, так сказать, раздифференцироваться. Было четыре гомологичных хромосомы, а стало две пары — по паре. Это является важным указанием на то, что должна существовать какая-то эволюция генов. Правда, перед тем как переходить к этим темным вопросам эволюции генов, нужно немного разобраться в некоторых, в целом уже хорошо известных вещах. Ведь гомология хромосом может нарушаться целым рядом хромосомных перестроек, и вот в каком смысле. Возможны транслокации — две разных негомологичных хромосомы обмениваются участками.

Инверсии существуют, о них мы уже говорили. Они прежде всего затрудняют конъюгацию, потому что в инвертированном куске при конъюгации друг против друга оказываются уже негомологичные места и негомологичные гены. И вот тут этой гомологичной аттракции не происходит, и эти инвертированные места нормально не конъюгируют. Следовательно, если в хромосомах накапливаются инверсии (а в дальнейшем, рассматривая микроэволюцию, мы с вами увидим, что инверсии, по-видимому, — обычный материал гетерогенности свободно живущих популяций), то это неизбежно ведет к нарушению гомологии исходно гомологичных хромосом, нарушению нормальной конъюгации в мейозе. Это очень существенная вещь. Затем нельзя забывать, что

хромосомные аберрации, различные хромосомные перестройки могут изменять и число хромосом. Сложные транслокации могут увеличить число центромер, и получается большее или меньшее число хромосом.

Таким образом, в 30-е годы сначала Кожевниковым, а затем Дубининым было получено следующее: экспериментально, подбором соответствующих хромосомных аберраций из 4-хромосомной *Drosophila melanogaster,* была получена 3-хромосомная и 5-хромосомная, которые, естественно, уже не скрещивались с исходной, то есть экспериментально из одного вида было получено два новых.

Весь трюк заключался в том, чтобы умственным отбором культур сделать это как можно скорее. 3-хромосомная была получена, по-моему, за пять поколений, а 5-хромосомная — за восемь поколений. Значит, очень быстро. У дрозофилы, следовательно, 5-хромосомная была получена за полгода. Новый вид! К этим различным хромосомным аберрациям мы еще вернемся.

Следовательно, сейчас всякие умные дяденьки — систематики, морфологи, цитологи, полевые биологи, зоологи, ботаники — ничем не могут нас удивить в смысле числа хромосом, потому что мы знаем механизм любых типов изменений числа хромосом в пределах конечных вероятностей.

Мы знаем, что экспериментально проанализированы и вполне до конца поняты различные механизмы цитогенетических изменений числа хромосом, так что тут живая природа, так сказать, не имеет для нас никаких тайн. Никакими числами, одинаковыми или разными, у близких видов природа удивить нас не в состоянии. Мы можем себе представить, с помощью каких механизмов возникали такие-то изменения чисел хромосом у видов в пределах рода или у родов в пределах семейства, и так далее. А если виды достаточно хорошо цитогенетически проанализированы хотя бы в первом приближении, то часто можем даже конкретно указать эти механизмы.

С другой стороны, утрата со временем своей полной гомологичности первоначально гомологичных хромосом

показывает нам, что происходит какое-то изменение генов. Потому что обычные мутативно возникшие аллели гомологии не нарушают. Это интересная и в то же время крайне трудная проблема эволюции генов.

Что же с течением времени в процессе эволюции может происходить с генами? Число генов может меняться, и не только с помощью полиплоидии и гетероплоидии, но и с помощью дупликаций, иногда очень маленьких. В сущности, мутация bar — это тоже дупликация. Определенный локус хромосомы в результате unequal crossingover (неравного кроссовера) удвоился. Это и было bar. И может еще раз удвоиться, тогда получается superbar, или dublebar. Следовательно, случай с bar нам показывает, что может происходить удвоение отдельных генов.

Но вспомните о том, что полиплоидии ничего особенного не производят, а гетероплоидии могут производить летальные эффекты и всякие морфофизиологические свинства «благодаря» нарушению генного баланса, поэтому и удвоение одного гена может морфофизиологически сказаться, может быть, иной раз не меньше, чем «учетверение» всех генов.

У дрозофилы как у двукрылого имеются гигантские хромосомы слюнных желез, а на гигантских хромосомах слюнных желез можно очень точно устанавливать гомологичность или негомологичность разных участков хромосом. Достаточно небольшой инверсии, и в данном месте эта гигантская хромосома будет давать щель из-за отсутствия там конъюгации.

И вот таким способом, то есть тщательным морфолого-цитологическим анализом гигантских хромосом у разных видов,– а к счастью имеются виды вроде дрозофилы, которые не дают плодовитого потомства, но дают F_{prim}, — могут получаться гибриды, но они бесплодны; у такого гибрида можно совершенно точно установить гомологичность или негомологичность, то есть конъюгированность или неконъюгированность любых участков генома.

Это демонстрирует очень любопытную вещь. Сейчас гигантские хромосомы неплохо изучены еще у

нескольких групп двукрылых, например у комаров из рода *Chironomus* — мотыль по-русски, это красный мотыль, которым кормят аквариумных рыб и на который зимой можно ершей ловить, это личинки комаров из семейства *Chironomidae,* обычно рода *Chironomus.* Так вот, в роде *Chironomus* генетически виды никак не изучены, потому что разводить их скучно и сложно, но просто из природных популяций проанализирован огромный материал этих гигантских хромосом и на нем показана распространенность, в частности мелких инверсий в гетерозиготном состоянии.

Возможно, что помимо bar имеются и другие такие дупликации отдельных генов. В частности, в последнее десятилетие у той же дрозофилы изучен целый ряд любопытных случаев: рядышком в какой-нибудь хромосоме находятся два гена, очень сходных по своей мутации. И очень вероятна гипотеза, что это старые маленькие дупликации, которые уже сейчас разделяются кроссинговером и вообще ведут себя в мутационном процессе совершенно одинаково, но произошли в результате дупликации определенного маленького участка хромосомы.

Следовательно, число генов может увеличиваться и таким путем — диспропорционально, несбалансированно. Отдельные гены в форме маленьких дупликаций, по-видимому, присутствуют в удвоенном, а может быть, и в утроенном количестве, вероятно, у всех видов живых организмов. Во всех случаях, где это по техническим причинам удается изучить, там это и находят. Следовательно, нет оснований думать, что в иных случаях у других видов этого нет.

Сейчас довольно модной, но крайне слабо проработанной темой в генетике является проблема так называемых супергенов — supergens, или блоков — bloks, и сводится она к следующему. Родилось это дело, как и почти все в генетике, из дрозофил, в частности из дрозофильной популяционной генетики. Было найдено, что в диких популяциях дрозофил часто встречаются инверсии, особенно мелкие, которые являются видово специфичными.

В некоторых случаях виды дрозофилы можно скрестить, получить бесплодный Fprim, и в его гигантских хромосомах слюнных желез увидеть гомологичные и негомологичные места. Путем детального цитологического анализа этих негомологичных мест можно установить, является ли это транслокацией или маленькой инверсией и так далее. Так вот и близкие виды, оказывается, относительно часто содержат инверсии по отношению друг к другу. Ну, инверсия — это изменение порядка наоборот. Так, если у вида *A* один порядок расположения генов, а у вида *B* тот же порядок, только наоборот, можно говорить так — друг по отношению к другу. Что же принять за исходное? Этого мы пока не знаем, но в отдельных случаях на повторных инверсиях можем совершенно точно установить филогению близких подвидовых форм и близких видов.

Но если просто сравнивать одно расположение с другим, можно только сказать об инверсии по отношению друг к другу. Так вот, близкие виды могут отличаться такими маленькими инверсиями. И вот что замечательно. Выяснилось– и это очень интересно,– что, по-видимому, инверсий, особенно мелких, в природных популяциях и в различиях между близкими видами много больше, чем следовало бы. Что это значит?

Сейчас у хорошо изученных видов мы довольно много знаем о спонтанном мутационном процессе, в частности о количественных соотношениях между разными типами мутаций, генных мутаций, хромосомных мутаций, разных инверсий, транслокаций, делеций, дупликаций.

Мы знаем, что в спонтанном процессе у дрозофилид хромосомные мутации возникают относительно редко. Во всяком случае, определенная группа инверсий, скажем, средние и мелкие, возникают бесконечно реже точковых мутаций. А в большинстве природных популяций инверсий очень много. Частота инверсий вполне сравнима с общей частотой встречающихся в гетерозиготном состоянии точковых или генных мутаций. Следовательно, из этого вытекает, что эволюционно они предпочитаются, находятся в предпочтительной группе.

Люди стали думать, почему так происходит. Была выдвинута следующая гипотеза. В ее разработке принимали участие несколько коллоквиумов, так что трудно сказать, кто конкретно ее придумал. На эту тему в 30-е годы размышляла и наша группа с биофизическим коллоквиумом, и одна из групп в Америке, а после войны и группа Райта — Майера — Добржанского. Было выявлено, что у ряда видов дрозофил чаще, чем этого можно было бы ожидать, в нормальном геноме встречаются соседствующие дупликации. Такие случаи, когда, скажем, место дуплицировано вроде как в bar, только не один ген, а несколько соседних генов в маленькой дупликации. Значит, инверсии дупликации наблюдаются незаконно часто. В чем же дело?

Пришли к такой точке зрения, что часто в эволюционном процессе из, так сказать, соображений онтогенетического развития индивидов виду бывает «выгодно» стабилизировать какую-то группу конъюгирующих генов — чтобы она не разбивалась кроссинговером и не подлежала бы менделевскому расщеплению.

Подобралась некая группа генов, кооперирующая в онтогенезе, ее выгодно стабилизировать. А стабилизировать ее можно двумя путями: дупликацией или гетерозиготной инверсией. То есть, следовательно, эта подобранная кооперирующая группа генов не будет разбиваться кроссинговером. Образуются блоки, или, как их называют англичане, supergens — сверхгены, — группы, так сказать, кооперирующих генов. Следовательно, мы установили два намека. Первый — намек на возможность внутригенной эволюционной дифференцировки. Ген, бывший одним честным геном, начинает превращаться в два или в три гена, то есть дифференцироваться внутри. Второй намек — вот эти supergens, или bloks, когда в популяциях первоначально, по-видимому, гетерозиготными инверсиями стабилизируются в состоянии неразрушения образовавшиеся комбинации соседних генов.

Развитие эволюционной теории. Микроэволюция

Приступим к рассмотрению микроэволюции. Для этого я должен, как всегда, к сожалению, сделать небольшое введение по причине нечеткости ваших эволюционных представлений. Вы знаете, об этом я уже вскользь говорил несколько раз, что, собственно, эволюционная теория была создана Дарвином как естественно-историческая теория, что до Дарвина, а отчасти и после него высказывались различные натурфилософские концепции по поводу эволюционной идеи. Дарвин же сформулировал естественно-историческую теорию эволюции, вскрыв понятие, это даже, собственно, не понятие, а общее наблюдение о том, что, во-первых, в живой природе всюду, всегда, у всех видов имеется перепроизводство потомков. Во-вторых, имеется изменчивость, и из этого следует то, что принято называть борьбой за существование, или конкуренцией за достижение репродуктивного возраста. Из этих предпосылок Дарвин вывел принцип борьбы за существование, который является одним из очень немногих биологических принципов в мире.

После Дарвина (основная его работа появилась в 1859 году) эволюционные идеи и эволюционная теория очень быстро проникли во все разделы биологии: от систематики и зоогеографии до морфологии и физиологии. Очень быстро накопился огромный описательный материал, касающийся эволюционных феноменов — общих явлений эволюции.

Фактический материал для этого поставляла и поставляет в основном палеонтология. Очень существенный вспомогательный материал для построения филогенетической системы и описания основных эволюционных явлений поставляет, помимо палеонтологии, сейчас даже в большем количестве и более точной форме, сравнительная физиология, сравнительная морфология и эмбриология, а также, конечно, систематика и зоогеография. Так вот, во всех этих областях начался интенсивный сбор

материала и его трактовка с дарвинистических позиций. Это позволило к концу XIX века, во-первых, вскрыть основные эволюционные феномены и эволюционные явления и, во-вторых, построить основы филогенетической системы животных и растений. То есть, попросту говоря, построить основу родословных древ этих самых животных и растений, которые указывают соответствующие генетические связи, то есть связи по происхождению между отдельными группами животных и растений.

К началу XX века такого рода анализ огромного биологического материала с эволюционно-дарвинистических позиций был, во всяком случае на определенном этапе, более-менее закончен. В том смысле, что были построены общие правдоподобные филогенетические схемы для животных и растений, выяснены основные генетические связи между разными группами животных и растений и в деталях описаны основные эволюционные явления.

Весь этот период развития эволюционной теории можно, условно конечно, назвать учением о макроэволюции. Это макроэволюционное направление характеризуется тем, что изучает эволюционные явления, протекающие на больших пространствах и за большие отрезки времени, и в основном касается филогенетических отношений между более-менее крупными систематическими категориями: типами, классами, отрядами, семействами, нисходя до видов. Так как макроэволюция связана с большими масштабами времени, пространства и с большими систематическими категориями, то естественно, что она работает в основном чисто описательно-сравнительными методами (методами описательной биологии разных разделов с применением сравнительного метода, который, как вам известно, разработан до совершенства в области сравнительной морфологии).

В конце XIX века и на границе XIX и XX веков произошла любопытная с историко-культурной точки зрения штука — возрождение немецкой натурфилософии начала XIX века и в связи с этим возрождение натурфилософских, в основном телеологических, эволюционных идей. Это не были, в сущности, теории в естественно-историческом

смысле этого слова, это было натурфилософским оформлением, очень различных, на первый взгляд, но в конце концов упиравшихся всегда в идеалистическую натурфилософию начала XIX века телеологических эволюционных представлений. Различные формы ламаркизма, неоламаркизма, механоламаркизма, психоламаркизма, затем учение о мнеме*, ортокинез и различные подобные направления в эволюционном учении.

Надо сказать, что в основе всех этих идей лежало одно очень существенное обстоятельство, одна методологическая ошибка, заключавшаяся в том, что на описании общих биологических явлений, в отличие от дарвинизма, значительно менее точном, авторами делались умозаключения о лежащих в основе эволюционного процесса механизмах. Хотя из такого поверхностного описания ряда эволюционных явлений подобного рода утверждений делать было нельзя.

С другой стороны, в основе этого лежало тоже очень любопытное с точки зрения истории науки явление, о котором я также упоминал, когда излагал вам историю развития метода скрещиваний. Я вам тогда говорил, что вся эта линия от Кельрейтера до Менделя включительно прошла незамеченной. Эволюционисты второй половины и конца XIX века по каким-то странным причинам не обратили внимания на то, что для рассуждений об эволюционных механизмах кардинальнейшее и существеннейшее значение имеет изучение изменчивости и наследственности признаков. Потому что, ясное дело, явления изменчивости и наследственности лежат в основе любого процесса изменения живых форм. А таковое является обязательной предпосылкой эволюции.

В результате лишь в самом конце XIX и начале XX века появилось изрядное количество экспериментов, очень примитивных опытов по воздействию на живые организмы всякой всячины и попыток проследить за соответствующими изменениями наследственных признаков. Но из-за целого ряда методологических и

* Учение об органической основе памяти.

методических ошибок все эти эксперименты не дали решительно ничего.

Так вот, и то и другое из этих двух явлений — возрождение идеалистических натурфилософских эволюционных схем и странное пренебрежение основным руслом эволюционной биологии, экспериментальным анализом явлений наследственности и изменчивости — несомненно показывало своего рода кризис макроэволюции, который можно определить следующим образом. Дарвиновский принцип естественного отбора — как основной до сих пор и на веки вечные остающийся в силе общебиологический принцип в отношении объяснения основных эволюционных феноменов — до известной степени был исчерпан. Общая картина эволюции была ясна, а для изучения детального механизма протекания эволюционных процессов не было никаких предпосылок, не было знания генетики. Знания того, что представляет собой изменчивость и наследственность.

Это повело к тому, что начавшая развиваться в конце XIX века экспериментальная биология разных типов, экспериментальная физиология разных направлений, экспериментальная зоология, экспериментальная эмбриология, экспериментальная онтогенетика растений как-то отошли в своих интересах от эволюционного учения. Получился некий разрыв. Современные для того времени экспериментальные биологи не интересовались эволюцией, а эволюционисты и дальше варились в своем соку и, фигурально выражаясь, занимались изучением сорок первой ножки сороконожки, то есть деталями приложения общедарвинистских принципов эволюционной трактовки. Ну можно было, понимаете ли, поковыряться еще немножко, выяснить кое-какие детали, трактовать немножко иначе, чем это трактовал какой-то коллега, но это перестало быть основным руслом биологических исследований. Это русло перекочевало в область экспериментальной биологии.

Но тут с 1901 года начала бурно развиваться генетика, как мы с вами уже рассмотрели, и произошла такая вещь: генетики были так заняты анализом явлений менделизма, а затем построением хромосомной теории

наследственности, что тоже активно не занимались эволюционной проблематикой. Эволюционисты же просмотрели и экспериментальную генетику — это особенно странное явление в истории науки. Собственно, то, что им кровно было необходимо для того, чтобы продолжать разумно работать в области эволюционной теории, они проглядели. Наоборот, по известной консервативности и пассивности всякие профессора ботаники и зоологии открещивались, отмахивались, говорили: ну, это там какой-то у цветочков цвет лепестков или какие-то там лабораторные признаки у каких-то дрозофил, это все нам неинтересно, это не имеет, мол, отношения к эволюционной проблематике — просмотрев, прямо надо сказать, по типичной для массы биологов методологической малограмотности, то обстоятельство, что, в сущности, изучение генетики, то есть учения об изменчивости и наследственности признаков и свойств живых организмов, является совершенно обязательной основой для понимания протекания эволюционных механизмов.

И вот лишь в 20-е годы нашего века, и — это очень типично — не со стороны эволюционистов и не классических зоологов, ботаников, физиологов или эмбриологов, а именно со стороны генетиков возникла попытка нового освещения эволюционной проблематики. Когда генетикам в общих чертах стала ясна картина изменчивости и наследственности признаков и свойств у живых организмов, они попытались применить достижения генетики для понимания механизма эволюционных процессов, исходя из вполне классических дарвинистических позиций. Дарвин ведь в основу эволюционных изменений положил то, что он называл неопределенной изменчивостью, а иногда флуктуациями, то есть различные изменения, предполагая, что большинство из них наследственно. А к 20-м годам генетика создала ясные представления об изменчивости и наследственности, и в связи с этим генетики совершенно резонно решили, что в основу рассмотрения эволюционных механизмов можно положить точные знания об изменчивости и наследственности признаков. И посмотреть, что из этого получится.

Тут, как и во многих подобных случаях, трудно говорить о чьих-то приоритетах. Книжка Фишера «The genetic theory of natural selection» была одной из первых книг (она вышла в 30-м году), в которых не все явления эволюции, но явления естественного отбора рассматривались с генетико-математической точки зрения.

В 20-е годы было опубликовано несколько работ Дженнингса, Холдена, того же Фишера, которые пытались рассмотреть вопрос о том, что происходит с менделирующими элементарными наследственными признаками в природных популяциях, то есть в популяциях живых организмов, в которых скрещивание протекает более или менее статистично случайно. Не в стадах, подвергающихся искусственному отбору человеком, а в том, что иногда называют «дикими популяциями», правильнее называть их природными популяциями и совершенно неверно называть их «естественными популяциями» (а есть работы, в частности и русские, где их так называют), потому что неестественных популяций, в сущности, быть не может. Значит, природные популяции, то есть популяции, в которых человек сознательно не производит искусственного отбора, — правильный термин.

Антропогенный фактор воздействия человека может сказываться, так сказать, бессознательно, особенно в последнее время, на очень-очень многих природных популяциях. Ну, во всяком случае, в отличие от стада как совокупности индивидов домашних животных или культурных растений сознательного искусственного отбора в природных популяциях не производится. Пожалуй, правильно считать началом развития микроэволюции, которую я дальше определю точнее, появление ставшей классической статьи Сергея Сергеевича Четверикова. Она была опубликована в 1926 году в «Журнале экспериментальной биологии» под титлом «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики».

Дело в том, что наша московская, так называемая четвериковская группа с самого начала, еще с 20-х годов, одной из главных задач поставила себе изучение

с современных генетических позиций ряда эволюционных проблем. В группу мы пришли из разных разделов биологии, часть из нас, в том числе и я, Елена Александровна*, Балкашина, еще некоторые, были гидробиологами, Ромашов и сам Четвериков были энтомологами систематиками, еще несколько человек были сравнительными морфологами – Астауров, Беляев.

С середины 20-х годов именно в нашей группе были поставлены опыты и созданы основы популяционной генетики, изучения генетической структуры природных популяций. Первая из опубликованных работ была как раз наша с Еленой Александровной 1927 года, сделанная на Drosophylla melanogaster. Она была опубликована в 1928 году. В 1928–29 году, к сожалению, очень кратко, была опубликована работа Сергея Сергеевича Четверикова с его несколькими сотрудниками, тоже по анализу природной популяции, только другой, той же Drosophila melanogaster. А затем понемногу во всем мире стали появляться популяционно-генетические работы, как в Москве, так и в нашей лаборатории в Бухе, в Англии и в Америке, куда переехал работать к Моргану Феодосий Григорьевич Добржанский. Сейчас группа Добржанского является самой мощной популяционно-генетической группой в мире. В настоящее время популяционная генетика представляет собой хорошо сформировавшуюся обширную дисциплину в пределах генетики и эволюционного учения.

Итак, с середины 20-х до второй половины 30-х годов развивалась популяционная генетика, начало развиваться эволюционное теоретизирование в основном со стороны генетиков. Помимо Четверикова, в этом приняли участие у нас покойный Филипченко немножко и Ромашов, а главным образом англичане и американцы: Фишер, Холден, Хогбен, Майер в Англии, сперва Дженнингс в основном (он умер в начале 30-х годов, это был крупный зоолог-протистолог, первый генетик протистов и очень неплохой математик), Райт, который сейчас

* Е.А. Тимофеева-Ресовская.

создал в Америке целую школу эволюционистов, отчасти эволюционистов-математиков.

Вот этими работами параллельно с развитием экспериментальной популяционной генетики была создана эволюционно-популяционная математика — сейчас изрядная дисциплина с хорошо развитым математическим аппаратом, во главе которой стоят Фишер, Холден, Хогбен, Райт. В 30-е годы некоторое участие в этом начал принимать наш крупный математик Колмогоров, но потом, к сожалению, из-за бездны других дел отошел от этого, к сожалению, не оставив учеников, которые бы продолжили это дело. Им были опубликованы только две работы эволюционно-математического содержания.

Это было второе развивающееся направление — популяционно-эволюционная математика (а первое — экспериментально-эволюционная генетика). Затем генетики стали заниматься, так сказать, ревизией целого ряда макроэволюционных вопросов и вопросов, связанных с систематикой и биогеографией. Наладили контакт с наиболее «живыми» представителями описательной зоологии и ботаники, и это вылилось в ряд таких, ну, что ли, симпозиумов, небольших конференций, по нашей тогдашней терминологии — «трепов», где собиралось сравнительно ограниченное число людей, активно интересующихся этими делами, обменивавшихся мнениями и так далее.

Основными центрами были наша буховская лаборатория, Лондон и Оксфорд в Англии. В Англии особенно деятельное участие принял в этом Хаксли — орнитолог, систематик, биогеограф и экспериментальный зоолог. Он очень много экспериментально занимался теорией роста. С середины 30-х годов он, в связи с современной тогдашней генетикой, активно занялся эволюционной проблематикой. Была создана группа людей, которые стали разрабатывать то, что получило название «новой систематики», то есть в систематику животных и растений вносились принципы современной генетики и микроэволюционного учения.

И вот ко второй половине 30-х годов учение о микроэволюционных процессах созрело для выделения

в хорошо сформировавшееся направление. Ну, сами термины «микроэволюция» и «микроэволюционные процессы» совершенно случайно пришлось ввести в литературу мне, в качестве, так сказать, некоторой антитезы макроэволюции. Подразделение на макро- и микроэволюционные направления мы стали применять в нашей группе, затем в несколько ином смысле это переняли Гольдшмидт и Хаксли.

Так что же такое микроэволюция? Я вам ранее охарактеризовал макроэволюцию. Так вот, в отличие от нее, микроэволюцией можно называть процессы, которые касаются сравнительно малых пространств, то есть сравнительно ограниченных территорий, коротких промежутков времени, низших таксонов; в основном изучается внутривидовая изменчивость, и задачей является изучение видообразования в узком смысле этого слова. То есть изучение пути от изменчивости наследственных признаков в природных популяциях до формирования видов, понимая под видами (точное определение вида я вам потом дам) группы индивидов и популяций, обладающих общими признаками и отделенных от сходных групп в природных условиях практически полной изоляцией, то есть нескрещиваемостью. Я подчеркиваю, в природных условиях, потому что мы дальше увидим, что это существенно. Есть виды, которые в природных условиях совершенно биологически изолированы друг от друга, но в условиях искусственного разведения между ними можно получить гибриды.

Надо уже сейчас сказать, что эта верхняя граница микроэволюции не условна и не случайна. Видообразование в смысле формирования таких видов, как я только что определил, то есть биологически изолированных друг от друга, завершает основной этап эволюционного процесса. Пока существует скрещиваемость, неизбежно существует нивелирование, перемешивание, а прекращение скрещиваемости делает соответствующие формы живых организмов независимыми друг от друга в их дальнейшей эволюционной судьбе.

Микроэволюция. Виды. Популяции

Сейчас мы с вами приступим к рассмотрению, конечно, неизбежно очень краткому, основного содержания микроэволюции, или, вернее, учения о микроэволюционных процессах. В самом конце наших рассуждений я буду в более общей форме об этом говорить, так как знание микроэволюционных процессов и механизмов сейчас обязательно для всякого биолога любого направления, который себя считает мало-мальски грамотным. Быть грамотным современным биологом, не зная генетики и микроэволюции, по-моему, нельзя. И даже наиболее талантливые и работящие современные биологи, не имеющие генетико-микроэволюционной «закваски», как этому учит рассмотрение того, что делается в современной биологии, не делают ничего существенного, а занимаются «догонянием» и «перегонянием», а это самое печальное занятие в науках. И этим объясняется то обстоятельство, что большинство действительно принципиально нового и интересного вот уже почти четверть века, к сожалению, приходит к нам из-за границы. Это очень печально. И объясняется вот этим отсутствием «закваски» новых научных концепций у наших биологов. Это действительно крайне важная и немножко, я бы сказал, у нас трагическая проблема, к которой надо относиться на полном серьезе, не впадая в то же время в звериную серьезность.

Так вот, приступим к рассмотрению того, что такое микроэволюция. Для этого нужно прежде всего попытаться (в сущности, выделение микроэволюционного направления и было связано с тем, что эти попытки были проведены рядом людей), рассмотрев дело, выяснить, с какими элементарными структурами, явлениями и факторами мы имеем дело в эволюции. Рассмотрение нужно начинать с определения того, что же является той элементарной вещью, структурой, предметом, с которым мы сталкиваемся при рассмотрении эволюционных процессов.

Раньше, да и сейчас многие эволюционисты, такие «макроэволюционисты», уже скучные и неинтересные, на

это отвечают: «Ну, вот живой мир, значит, мир животных, растений, микроорганизмов» и всякая такая штука. Ну, это, конечно, словоблудие. Это не ответ. Виды? Да нет, и не виды, конечно. Нужно вычленить самые мелкие вещи, которые в живой природе имеют, так сказать, реальное историческое значение. Это, конечно, не отдельные индивиды, потому что отдельный индивид обычно не может размножаться. Парочка индивидов, самец и самка, — тоже нет, потому что это слишком случайная штука. Вот один из них загнулся, и «кончено дело, зарезан старик, Дунай серебрится, блистая», а эволюция протекает.

Так вот, долгие рассуждения, споры и попытки идти различными путями привели практически всех современных представителей в области микроэволюционного учения к следующему: элементарной структурой, лежащей в основе эволюционных процессов, является популяция, если популяцию определить следующим образом. Популяцией мы называем совокупность индивидов, занимающих некую территорию в широком смысле слова (это может быть и акватория), существующих биологически достаточно долгое время, то есть в течение многих поколений, потому что, как мы уже часто говорили, биологическое время исчисляется поколениями. Единицей биологического времени является поколение. Так что в этом смысле это существующая в течение многих поколений (а не случайная, краткосрочная) совокупность индивидов. Значит, это долговременная совокупность индивидов, занимающая определенную территорию — совокупность, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии, то есть свободного скрещивания и перемешивания — и (это существенно) отделенная от всех других соседствующих таких же совокупностей тем или иным давлением изоляции. Давлением в эволюционной математике мы обозначаем количественную сторону действия тех или иных факторов. Изоляция совершенно не обязательно должна быть абсолютной.

Например, вот одна схема: некая территория, и на ней разбросаны популяции, ну, скажем, степь с березовыми колками. Вот эти березовые рощи и будут популяциями

берез: между ними березы не растут, голая степь. Но может быть и другая ситуация: так, на какой-то территории популяции могут до известной степени занимать сплошь некое пространство, пересекаться.

Я пока говорил вам о пространственной стороне популяций, а сейчас должен добавить следующее. Степень изоляции между двумя популяциями определяется, конечно, не только пространственной разобщенностью, а тем, что мною в свое время было названо «индивидуальным радиусом активности».

Начнем с глупых, крайних примеров. Улитка и какая-нибудь птица. Улитка медленно ползает, и пока она проползет 10 метров, неделя пройдет. Она ползет, жует себе травку помаленьку, и, чтобы на 10 метров уползти, ей требуется очень много времени. А птица может летать на самые длинные дистанции. Следовательно, от подвижности индивидов вида частично зависит их дисперсия по территории. Я нарочно сказал «частично». С соответствующими поправками и частностями это в такой же мере относится и к растениям, потому что растения отличаются от животных еще и тем, что у животных подвижными чаще являются взрослые формы, а у растений — эмбриональные формы, семена. Вы знаете, что у всех растений имеются те или иные приспособления для дисперсии эмбрионов, дисперсии семян. Семена — это эмбриональная стадия растений. У одних семян есть летучки, у других семян — толстая скорлупа для того, чтобы быть съеденными птицами, но будучи частично не переваренными, быть выброшенными в каком-то другом месте. У третьих имеются колючки вроде репейников, которые прикрепляются к штанам, на них переносятся, и затем мы, поругавшись, отцепляем их и выбрасываем в другом месте. То же касается не только наших штанов, но и различных частей тела любых животных, к которым такие репейники могут прицепиться. Ну, не будем вдаваться в частности, этим занимаются зоологи и ботаники.

Так вот что важно иметь в виду. Популяции видов с большой подвижностью, на первый взгляд, могут легко перемешиваться. Но это только на первый взгляд.

Вот как раз среди птиц имеются очень хорошие примеры. Птицы, как известно, пожалуй, самые подвижные живые организмы на свете. Существуют птицы, например, есть один куличок восточно-сибирский, который гнездует только на очень небольшой территории, между Леной и Яной, в тундре. А зимует он, как правило, на Южном острове Новой Зеландии. Следовательно, каждую весну и осень он отмахивает эдак чуть больше 15 тысяч километров. Но тут я хочу обратить ваше внимание, что гнездует он всегда только в тундре. А там, где птица гнездует, и есть ее собственная территория, с эволюционной точки зрения, репродуктивная территория.

Есть такая овсянка-дубровник, она сейчас распространилась на Запад до Польши включительно. А зимует она в юго-восточной Азии, причем так как эти птицы, по-видимому, происходят из Восточной и Средней Сибири, то они (это часто бывает у птиц) свой пролетный путь сформировали, так сказать, по пути расселения вида. И вот эти польские дубровники зимовать летят не на юг, а сперва в Забайкалье, а уже оттуда сворачивают на юго-восток, в Индокитай и Малайзию, следовательно, тоже отмахивают огромные расстояния каждую весну и осень.

Есть птицы, которые знамениты своим гнездовым консерватизмом. Это люди давно наблюли, а за последние 60–70 лет, когда развелось так называемое кольцевание птиц, мечение птиц, было точно установлено, что целый ряд видов птиц имеет тенденцию возвращаться каждый год буквально в свое гнездо. Потомство, вывед-шееся в данном гнезде, склонно возвращаться опять на территорию, где было расположено это гнездо. Если для данного вида год урожайный и большой процент потомства выжил, то, конечно, на всех «туземцев» не хватает одного родительского гнезда, строятся новые.

С другой стороны, имеются такие случаи: кряковые утки и чирки. В Англии, не помню точно, в конце 20-х или в начале 30-х годов, был проведен обширный опыт по кольцеванию чирков на гнезде, птенцов-чирков. Их было окольцовано много тысяч в каком-то среднеанглийском графстве, то есть в определенной небольшой местности.

А затем, как полагается, эти кольца из разных мест стали поступать обратно. Когда какой-нибудь охотник застрелит какого-нибудь чирка и обнаружит кольцо, то обыкновенно отсылается оно в ближайший центр кольцевания. На кольце имеется шифр, из которого видно, когда и где птица была помечена, и это кольцо посылают в соответствующий центр кольцевания.

Таким образом был собран известный процент этих колец с окольцованных в Англии чирков. И оказалось, что в ближайшие же годы на гнездовье эти окольцованные в средней Англии чирки оказались разбросанными по территории примерно с северо-запада от Исландии на северо-восток до устьев Енисея и нижнего Енисея, на юго-запад до, не помню, не то Канадских, не то Азорских островов, что-то в Атлантическом океане, и на юго-востоке до нашей Средней Азии. Следовательно, в каждом поколении происходит огромная дисперсия, разброс потомства на огромной территории.

Понятно, что в таких предельных случаях действительно крайне трудно установить популяции. И очень любопытно, что как раз у этих чирков, да и у кряковой утки, несмотря на все усилия систематиков и их любовь описывать подвиды, так путных подвидов и не описано. Потому что на огромных территориях действительно происходит практически панмиксия — случайное перемешивание. Но я нарочно привел примеры из птиц, чтобы показать, что и противоположная крайность — чрезвычайная гнездовая консервативность — встречается также среди прекрасно передвигающихся животных.

В принципе дело практического определения популяций зависит от мест, так сказать, снижения панмиксии. Степень панмиксии зависит от давления, сильного или менее сильного давления изоляции. Так вот, популяции в этом смысле и являются теми элементарными вещами, или структурами, которые лежат в основе эволюционных процессов. Ниже популяции трудно подразделить группировки живых организмов в отношении эволюционных процессов. Значит, это элементарная эволюционная структура.

Что же является элементарным эволюционным явлением? Для того чтобы произошла эволюция, нужно, чтобы произошло наследственное изменение данной формы. Популяция всегда, за исключением редких случаев свежих клонов и чистых линий, является генотипической смесью. То есть генотипически, генетически индивиды не тождественны. Ну, что понятно, тождественными индивидами бывают либо индивиды в пределах чистой линии, полученной самоопылением у растений и не успевшие еще без строгого самоопыления долго просуществовать, потому что тогда накопятся мутации. Или, например, родятся парочки, иногда троечки, а когда Господь Бог папашу хочет вдарить, так сказать, большой колотушкой по черепушке, то может и четверня родиться у супруги. Однояйцовые близнецы являются генетически идентичными индивидами. Вообще же, как правило, индивиды в популяции генетически не идентичны. И всякая популяция представляет собой генотипическую смесь.

Так вот, элементарным эволюционным явлением, неизбежно долженствующим лежать в основе любого начинающегося или протекающего эволюционного процесса, является изменение генотипического состава популяции — опять-таки изменение генотипического состава популяции более-менее длительное биологически, то есть сохраняющееся на ряд поколений, а не краткосрочное — на одно, два, три поколения. Мы дальше увидим, что такие изменения постоянно протекают и носят название популяционных волн.

Элементарной, лежащей в основе эволюционных процессов структурой, является популяция, о которой мы уже поговорили. А элементарное явление есть изменение генотипического состава популяции, биологически достаточно длительное.

Тут же замечу, что изменение генотипического состава популяции отнюдь еще не является эволюционным процессом. Дело в том, что эволюционный процесс характеризуется рядом свойств. Во-первых, характерным для эволюционного процесса является

векторизованное и адаптивное морфофизиологическое приспособительное изменение. Во-вторых, эволюционный процесс характеризуется морфофизиологической дифференцировкой, иначе говоря, усложнением морфофизиологической организации живых организмов. В-третьих, филогенетической дифференцировкой, то есть образованием из одной формы двух или нескольких форм, из чего, кстати сказать, вовсе не следует постоянное прогрессивное увеличение числа форм, потому что часть форм может вымереть, а часть остаться. И вообще, вопрос не решен и трудноразрешим: в какой мере и в каких темпах прибывает или изменяется число форм живых организмов, населяющих Землю? Это не так просто, как кажется. И все это, вместе взятое, создает то, что мы называем эволюционным прогрессом. Это довольно трудноопределимое в простой и ясной форме понятие. Ну вот путь от амебы к человеку. Мы все-таки все, если не хотим оригинальничать, согласимся с тем, что человек — форма более прогрессивная, чем амеба, хотя строго и точно определить, в чем заключается этот эволюционный прогресс, трудно. Я вам сейчас приведу один пример, показывающий направление этих трудностей — ведь в своем роде все существующие живые организмы являются совершенными.

Часто, в виде афоризма, не лишенного остроумия, утверждается: а чем же бактерия какая-нибудь, с которой мы, все человечество, боремся со страшной силой и все-таки выжить ее с Земли не можем, менее совершенна, чем человек? Она в своем роде так же приспособлена к жизни на нашей планете, как и мы. На этот афоризм я указываю в связи с тем, что предлагаю вам всем по мере своих сил создать стройное краткое точное и строгое определение понятия «эволюционный прогресс». И вы увидите, что это не так легко, как кажется.

Описательно можно так сказать, что эволюционный прогресс связан, по-видимому, с максимальной степенью морфофизиологической дифференцировки, то есть своего рода разделения труда внутри индивида. И, во-вторых, не со специализацией и специализированным

приспособлением к определенным условиям, как кажется многим зоологам и ботаникам, а как раз наоборот, морфофизиологическая дифференцировка связана с максимумом эволюционной омнипотентности, то есть с достаточной степенью отсутствия специальных приспособлений.

Пример, который показывает, что я имею в виду, — человек и обезьяна. Я высказывал уже свое сожаление об отсутствии у нас хвоста. Конечно, иметь длинный хвост, которым можно что-нибудь щелкнуть или на котором можно повиснуть, очень приятно. Конечно, иногда хочется иметь вместо двух рук четыре руки, как у обезьяны. И вот все-таки в этом преимущество человека перед обезьяной. Человек значительно менее специализированное животное, чем обезьяна. Обезьяны же значительно более специализированные животные, чем человек. В результате в древесной жизни для одних обезьян и в жизни в каменистых пустынях для других обезьян имеется целый ряд таких приспособлений, что человеку только завидовать остается. И эти приспособления связаны в основном с определенными структурами хвостов и с этой их четырехрукостью или почти четырехрукостью. Но замечательная штука у человека заключается в том, что благодаря отсутствию каких-либо ярко выраженных специализированных качеств человек обладает очень многими качествами. Ему не закрыт целый ряд таких путей, которые закрыты специализированным видам. Потому что всякая специализация идет за счет сокращения омнипотентности, сокращения, а иногда и устранения целого ряда других возможностей.

Морфофизиологическую эволюционную прогрессивность человека на фоне отсутствия именно у человека ярко выраженных специальных адаптаций в наиболее ясной форме показал Джулиан Хаксли в 1936 году в замечательном докладе на собрании British association for the advancing of science. Ну, это небольшое отступление я сделал для того, чтобы показать вам, что дать действительно строгое точное и краткое определение понятия эволюционного прогресса не так просто, как кажется.

***

Я называл человека лишенным специальных приспособлений, но это не совсем так. Когда-то началась человеческая специализация по пути развития больших полушарий, вот эта огромная гипертрофия больших полушарий и специализация по пути, ну, можно так сказать, условно-рефлекторной высшей нервной деятельности в широком смысле слова обучаемости... Откуда и пошла поговорка «учение свет, а неучение — тьма», совершенно человеческая поговорка, определяющая основное качество человека как вида.

Так вот, вернемся «на первое», как говорил протопоп Аввакум. Я начал эти рассуждения с того, что элементарное эволюционное явление, сводящееся к изменению, биологически достаточно длительному, генотипического состава популяции как элементарной структурной эволюционной единицы, отнюдь еще не является эволюцией, потому что оно лишено всех тех качеств, о которых мы говорили, когда начали характеризовать эволюционный процесс. И уперлись в этот самый эволюционный прогресс, который всем нам ясен и который вместе с тем очень трудно строго и точно определить.

Значит, во всяком случае можно наметить две важных вещи: элементарную эволюционную структуру — популяцию и элементарное эволюционное явление — изменение генотипического состава популяции. Я просто не имею времени, чтобы, так сказать, обдискутировать подробно вопрос: правильно или не правильно я вам предложил эти две вещи — элементарную эволюционную структуру и элементарное эволюционное явление, популяцию и изменение генотипического состава популяции. Могу только сказать, что вопрос этот дискутировался в разных группах людей, всерьез занимавшихся этими делами в течение более десятилетия. И все мы умнее ничего выдумать не могли. Что действительно ничего не придумаешь в качестве элементарной эволюционной структуры, кроме популяции в том виде, в котором я вам ее определил. И ничего умнее не выдумаешь в качестве элементарного эволюционного явления, чем изменение, биологически

достаточно длительное, генотипического состава популяции. Действительно, по-видимому, это можно считать бесспорным. В эти определения может быть можно будет внести кое-какие поправочки, коррективы, но существенно ничего не изменится. Это действительно окончательное определение тех основных элементарных вещей, которыми приходится оперировать, рассуждая о механизмах эволюционного процесса.

Дальнейший вопрос сводится вот к чему. Для того чтобы происходило изменение генотипического состава популяции, нужен какой-то эволюционный материал. Дарвин его очень общо, приблизительно и неточно определял в качестве этой своей неопределенной изменчивости, или флуктуаций, принимая, что они наследственны. Сейчас мы очень хорошо знаем один источник наследственной элементарной изменчивости — мутационный процесс в широком смысле слова. Значит, первый вопрос, который должен быть поставлен: что же является элементарным эволюционным материалом? То есть теми элементарными наследственными изменениями, которые лежат в основе элементарного эволюционного явления, как мы его определили, а далее — и в основе эволюционного процесса. И второй вопрос: что нужно считать элементарными эволюционными факторами? Потому что для того, чтобы происходило какое-то векторизованное изменение, изменение генотипического состава популяции, нужно, чтобы на эти популяции что-то действовало. В полном бездействии ничего не будет происходить, причем это в строгой форме еще более полувека тому назад показал Харди знаменитой своей формулой генетического равновесия в популяции. Если мы имеем бесконечно большую строго панмиктическую популяцию, состоящую из смеси менделирующих признаков, и на эту популяцию не оказывается никаких давлений, то не далее как через два поколения генотипический состав такой популяции стабилизируется.

Следовательно, чтобы вывести такую стабильную популяцию из равновесия и для того чтобы она начала изменяться, нужно давление каких-то факторов.

Следовательно, нужно подумать, какие же факторы являются элементарными эволюционными факторами, закономерно оказывающими давление на популяции и заставляющими эти популяции изменяться с точки зрения своего генотипического состава. Вот это два дальнейших основных вопроса: рассмотрение элементарного эволюционного материала и рассмотрение элементарных эволюционных факторов.

Начнем с элементарного эволюционного материала. Я уж вам говорил, что Дарвин считал таковым — то, что он называл неопределенной изменчивостью, или флуктуациями. Мы сейчас знаем много о наследственности и изменчивости. И вот, в самой общей форме нам нужно сначала решить, что же нам рассматривать. Мы знаем о постоянном протекании спонтанного мутационного процесса у всех живых организмов. В самой общей форме мутациями мы называем скачкообразное дискретное — и узколокальное, и индивидуальное — изменение наследственных признаков, то есть появление какого-то наследственного изменения. И надо сказать, что в сущности — это в такой общей форме единственное, что мы точно знаем об элементарных единицах наследственной изменчивости. Других, как сейчас я вам в самой общей форме покажу, мы не знаем.

Напомню, что такое мутации. Мутации могут быть генные, точковые мутации. Вот, некое место *«A»* большое превратилось в *«a»* малое или некоторое место *«d»* малое превратилось в *«D»* большое. То есть произошло изменение какого-то очень маленького участка хромосомы, того, что мы с вами условились определять в качестве гена.

Кроме того, может измениться не ген, а структура хромосомы. В основе всегда лежат разрывы хромосом. Два разрыва могут дать неправильное соединение хромосом и дать либо, как мы уже говорили, инверсию, где вместо *A, B, C, D, E, F* получается *A, E, D, C, B, F*; определенный участок хромосомы перевернулся таким образом. Либо произошел разрыв двух разных хромосом. Хромосомы обменялись кусками — это транслокация. Кусок

хромосомы может выпасть и получится укороченная хромосома — это делеция, или нехватка. Ну, и как мы говорили, может вставиться лишний кусок и получиться дупликация.

Могут происходить самые сложные комбинации: инверсии, транслокации, делеции, дупликации — в зависимости от того, сколько первичных разрывов хромосом произошло в данном клеточном ядре. Если много, то могут появиться очень сложные хромосомные перестройки. Все это будут хромосомные мутации. Как их иначе называют, хромосомные аберрации, или хромосомные перестройки.

Значит, в первом случае единицей изменчивости является отдельный локус хромосомы, а во втором — морфология одной или нескольких хромосом. И наконец, может происходить то, о чем мы уже с вами неоднократно говорили. Скажем, гаплоидный набор хромосом: вот у дрозофилы может весь набор удвоиться, это будет полиплоидия. Или может удвоиться отдельная хромосома, это — гетероплоидия. И те и другие вместе носят название «геномные мутации», потому что тут единицей изменения является не структура одной или нескольких хромосом, а число хромосом; то есть единицей изменения является не ген или локус, не хромосома, а геном — набор хромосом, который целиком или частично удваивается. Вот это основные типы мутаций. Под определение мутаций подходят любые константные изменения любых константных, генетически существенных матричных структур, редуплицирующихся структур.

Помимо перечисленных типов мутаций у растений наблюдаются пластидные мутации. Пластиды в общей форме, или хлоропласты у растений, являются — частично во всяком случае — автономными внеядерными образованиями, которые могут делиться, размножаться. И у растений появляются мутации — изменения вот в этих самых пластидах. Обычно они вызывают пятнистость листьев у растений, что многим знакомо. Это обычно химера — смеси из разных пластидных мутаций, которые по-разному образуют хлорофилл. Бывает желтая, белая,

светло-зеленая пятнистость в зависимости от того, какие мутации, какие изменения произошли в этих самых пластидах.

Теоретически мутации возможны в любых константных внутриклеточных структурах, способных к автономной ауторедупликации. Пока, кроме пластид у растений, с достаточной точностью других таких структур мы не знаем. Ну, предполагается кое-что об известной автономии митохондрий, хромидий, но достаточно определенных данных у нас в этом отношении нет. Вот это то, что можно сказать о мутациях.

Мутационный процесс

К этому остается добавить еще одну занимательную гипотетическую вещь, которая связана с природой вирусов и фагов. Возможно, что в клетках как одноклеточных, так и многоклеточных живых организмов случается своего рода «самозарождение» вирусов и фагов. В кавычках, потому что это не самозарождение, а вирусы и фаги, возможно, образуются из «одичавших» осколков генотипа, из кусков хромосом. Определенные кусочки генотипа выходят из-под нормального контроля, вернее, из координированной системы генотипа и начинают «разбойничать», вести, так сказать, самостоятельную жизнь и редуплицироваться в плазме соответствующей клетки.

Большинство таких случаев ведет к патогенезу. Конечно, такая дикая ауторедуплицирующаяся штука в плазме клетки — клетке обыкновенно не на пользу идет, а скорее, во вред. И надо сказать, что сейчас нет доказательств в пользу такого происхождения вирусов. За исключением одного — знаменитых опытов французского вирусолога Андрея Васильевича Львова, Андрэ Львова, который, по-видимому, в чистой форме показал своего рода самозарождение из осколков генотипа бактерий соответствующих бактериофагов. Во всяком случае, очень серьезный и крупный исследователь вирусов Стэнли, открывший в конце 30-х годов первый чистый препарат вируса, препарат табачной мозаики, считает это вполне реальным. Ну, об этом вы можете почитать у Кнуньянца. Помимо многих других полезных вещей, в его журнале* напечатан перевод блестящей работы, собственно, общего доклада Стэнли под чудны́м названием «Гены, вирусы, рак и жизнь» или «Вирусы, гены, рак и жизнь». Очень рекомендую эту статью.

Так вот, вам приходилось, наверное, слышать и придется часто слышать о различных формах так называемой плазматической наследственности. Это пока очень мало

* Скорее всего, имеется ввиду «Журнал всесоюзного химического общества им. Д.И. Менделеева», где И.Л. Кнуньянц был главным редактором.

изученная область. Единственно достоверным является вот что: жизнь клетки сводится к тому, что центральная управляющая система — генотип, набор хромосом, работает в определенном клеточном антураже, в конечном счете им и созданным эволюционно. Каждый генотип координирован со своим плазмотипом, или плазмоном, так это назовем. И, по-видимому, не во всяком плазмоне генотип может работать.

Это показывают знаменитые опыты Михаэлиса, который чуть не четверть века скрещивал в различных комбинациях разные виды иван-чаев (Epilobium) и *Epilobium hirsutum* и целый ряд других видов. Он получил такую замечательную вещь. Вот если вид *«A»*, и назовем его генотип маленьким *«a»*, скрещивать с видом *«B»* — его генотип маленькое *«b»* — и сделать так, что *«A»* — это самка, *«B»* — самец, то есть взять яйцеклетку от *«A»*, а от *«B»* пыльцу, то мы получаем гибрид, у которого плазма *«A»* (в пыльце практически плазма не содержится), а генотип *«ab»* у гибрида. И если теперь такую яйцеклетку скрестить опять с пыльцой *«B»*, мы получим гибрид: плазмотип *«A»*, а генотип уже *«abb»*, так сказать, разбавлен еще больше *«b»*. И вот начинается «петрушка». Эти самые растения стремятся загнуться, подохнуть, их очень мало жизнеспособных. То есть генотип преимущественно типа *«b»* в плазме *«A»* плохо работает.

Такая же штука получается, если все это проделать реципрокно, то есть помаленьку вносить, скажем, генотип *«a»* в плазму *«B»* — не соответствуют они друг другу, получаются уродцы, и вообще они склонны «загнуться». Но вот что замечательно. Михаэлис, заменив в ряде скрещиваний, скажем, в плазме *«A»* генотип практически целиком на *«b»* (ему это удалось), все-таки эти паршиво живущие растеньица разводил дальше в течение целого ряда поколений, более 15-ти. И вот оказалась любопытная штука: они все лучше и лучше стали жить, пока не вернулись в норму, но в какую? Они стали *«B»*!

Значит, эта плазматическая наследственность оказалась своего рода временной. В конце концов победил генотип и «пересобачил» плазму клеток на свой манер так,

как ему хочется. В некоторых линиях вектор скрещивания поменять удалось, многие вымерли, но все выжившие превратились в растения того типа, с теми признаками, которые связаны с соответствующим генотипом соответствующим хромосомным набором, а не соответствующей плазмой. Все имеющиеся в литературе в огромном количестве намеки на какую-то плазматическую наследственность совершенно недостаточно проанализированы и либо являются такой же штукой, либо вот еще какая бывает петрушка.

Это было установлено японцами и китайцами на шелковичном черве, а Стертевантом на улитках и было названо «материнской наследственностью». Дело сводится к следующему. У улиток, вы знаете, раковинка спирально закручена либо в виде плоской, либо в виде конусовидной спирали, причем есть виды, у которых одни формы образуют правую, а другие — левую спираль. Закручена либо так, либо этак. Стертевант скрестил этих улиток и получил очень занятную штуку: первое поколение — всегда в мамаш. Значит, яйцеклетки от правозакрученной улитки, оплодотворенные как правозакрученными, так и левозакрученными спермиями, дают правозакрученные. Яйцеклетки от левозакрученных, безразлично, чем их оплодотворять, дают левозакрученные. Но вот дальше-то все идет по Грише Менделю.

В чем же дело? Очень просто. Здесь присутствующие зоологи должны знать, но большинство из них не знает типы дробления у беспозвоночных. У моллюсков так называемый спиральный тип дробления, то есть дробление зиготы идет по спирали, причем тип дробления, естественно, заложен в плазме относительно огромной яйцеклетки. В ней распределены всякие трофические и другие вещества. Тип же строения яйцеклетки зависит от ее генотипа, и поэтому дробиться улитка, выросшая из оплодотворенной яйцеклетки, будет так и будет завернута так, как генетически было определено спиральное дробление в соответствующей яйцеклетке; вносимый при оплодотворении спермий уже ничего изменить не может. Но дальше-то у этого F_{prim} тип дробления будет

такой, как положено по его генотипу, я уже забыл, что там доминантно, что рецессивно – правый или левый заворот. Кажется, у этого вида улитки правый заворот доминантен, левый рецессивен. Просто происходит отставание от генотипа на одно поколение. Естественное отставание, потому что в данном случае направление закручивания есть вовсе не признак первого поколения, а признак родительского поколения. Это признак яйцеклетки, сформировавшейся в материнском организме, а вовсе не признак улитки первого поколения.

Точь-в-точь такая же штука наблюдалась у шелковичных червей. Разные расы шелковичных червей отличаются целым рядом признаков; в том числе имеются гены, определяющие цвет яйцеклеток, отложенных яиц, оболочки яиц, скорлупы – у шелководов это называется «греной». И цветом личинок первой стадии. Они могут быть желтые, серые, бурые, в зависимости опять-таки от Гриши Менделя – как-то менделируют. Но там наблюдается такая штука: цвет яйцеклеток отложенных яиц, естественно, есть признак не первого поколения, определяется не спермием, а это признак мамаши. И поэтому яйца откладываются такого цвета, какой положен по генотипу матери. И это лезет до окраски личинок первого поколения, окраска коих определяется пропигментами, содержащимися в яйцеклетке.

Следовательно, это опять-таки не какая-то особая плазматическая наследственность, потому что обыкновенно, ежели такие случаи тщательно не проанализированы, говорят: «Ага, вот наследуются чисто в мамашу, плазматический признак». Таких описанных плазматических наследственностей чертова прорва, но все они не проанализированы, а все проанализированные признаки дают вот эту так называемую maternial inheritance, то есть запаздывание реализации признака на одно поколение во всех тех случаях, когда что-то преформирующее данный признак уже содержится в яйцеклетке, в плазме яйцеклетки.

Однажды мне удалось очень интересный такой признак у дрозофилы найти. Оказалось, что рисунок щетинок

на торексе, варьирующий у одной самой обыкновенной щетиночной мутации, определяется вот этим maternial inheritance. То есть до куколочной стадии, где определяется развитие хетотаксии мухи, может простираться преформация каких-то морфогенетических субстанций в яйцеклетке. А дальше все опять идет по Грише Менделю, все как следует. Это, по-моему, в 40-м году или в 39-м году было мной напечатано. Пожалуй, вот этот мой дрозофильный признак maternial inheritance — онтогенетически самый поздний. Это рекорд в смысле действия морфогенетических субстанций, преформированных в яйцеклетке вплоть до куколочной стадии насекомого. У шелковичного червя куколочная окраска, по-моему, уже никогда не определяется по типу maternial inheritance, но личинки в последней стадии могут иметь признаки мамаши. А тут до куколки долезло.

Значит, о других типах наследственных изменений, кроме мутаций, мы, в сущности, ничего не знаем. И можем сделать следующее утверждение. Предсказывать и пророчествовать в естествознании всегда дело гнусное и никчемное. Поэтому пророчествовать нельзя, но в полной убедительности и достоверности можно утверждать следующее: если и имеются какие-либо формы наследственных изменений, которые нам еще не известны, то они, во всяком случае количественно, не играют большой роли по сравнению с теми, которые нам известны. Может быть, в исключительных случаях и бывают какие-нибудь плазмогены или еще какая-нибудь чертовщина, но, несмотря на огромное количество опытов, проводившихся с целью анализа возможности плазматической наследственности — кроме того, что я здесь говорил и что все-таки подтверждает примат генотипа, — ничего точного не известно.

Следовательно, мы можем утверждать: единственное точное и хорошо нам известное в области элементарных наследственных изменений — это мутационный процесс в широком смысле слова. Элементарный эволюционный материал целиком, или, во всяком случае, огромное его большинство, предоставлен хорошо нам

известным из экспериментальной генетики мутационным процессом. Элементарный материал эволюции представлен мутациями, мутационными процессами, вернее, совершенно строго выражаясь, поставляется мутационным процессом и представлен мутациями.

Мутации — элементарный эволюционный материал

Мы должны продолжить тему микроэволюции, которую закончили в прошлый раз на установлении элементарной эволюционной структуры — популяции, элементарного эволюционного явления — изменения генотипического состава популяции и выяснили, что для осуществления оного явления необходимо, во-первых, разобраться в том, что является элементарным эволюционным материалом, и, во-вторых, разобрать элементарные эволюционные факторы. В качестве элементарного эволюционного материала мы можем рассмотреть лишь известный экспериментальной генетике материал — мутации. Собственно, другие формы элементарных наследственных изменений нам точно не известны. Нельзя отрицать возможности нахождения таковых, но так как поиски эти давно и довольно интенсивно продолжаются, можно с большой убедительностью утверждать, что мутации в широком смысле слова являются если не всей, то во всяком случае основной частью элементарных наследственных изменений, нам известных и вообще существующих в природе. Если что-либо другое и есть, то роль этих других изменений должна быть крайне незначительной количественно.

Теперь нужно рассмотреть, удовлетворяют ли мутации тем требованиям, которые надлежит предъявлять к любому элементарному эволюционному материалу, а именно: во-первых, этот материал должен появляться с достаточной частотой. Во-вторых, он должен охватывать все признаки и свойства соответствующих живых организмов, которые вообще могут варьировать. В-третьих, этот элементарный эволюционный материал должен затрагивать такие биологические свойства живых организмов, которые подлежат отбору, в первую очередь — общебиологические свойства, подобные относительной жизнеспособности, плодовитости, резистентности по отношению к ноксам, и так далее. В-четвертых, этот материал должен присутствовать в природных популяциях. И наконец,

в-пятых, те элементарные наследственные изменения, которые мы считаем эволюционным материалом, должны быть обнаруживаемы и во вновь образовывающихся формах живых организмов, то есть должны приобретать эволюционно-историческую значимость, на долгое время занимать какие-то территории. Вот сейчас мы и рассмотрим, в какой мере известные нам мутации удовлетворяют этим пяти требованиям.

Все эти вещи мы уже упоминали при рассмотрении спонтанного мутационного процесса и, в сущности, должны их только повторить. Мы с вами видели, что у всех живых организмов мутации появляются спонтанно, то есть без каких-либо воздействий со стороны человека. Проценты спонтанно возникающих мутаций представляют собой величины измеримые и, по-видимому, в значительной степени стабильные, или константные, то есть флюктуирующие вокруг некой средней величины.

При рассмотрении мутационного процесса мы с вами уже говорили, что эти проценты возникновения спонтанных мутаций невелики. Но тогда же заметили, что все зависит от точки зрения. С одной стороны, они невелики, ну, порядка от одной мутации на десятки тысяч особей до одной на миллионы особей на поколение. Но, с другой стороны, это все-таки не такие малые числа, если вспомнить время жизни и численность индивидов каждого вида. За сравнительно небольшое число поколений любой вид появляется на Земле в миллионах, а часто в миллиардах особей, и на это большое число вероятность появления любой, даже самой редкой мутации, конечно, очень велика. И мы с вами говорили, что не следует удивляться тому, что проценты возникновения спонтанных мутаций невысоки, потому что как раз с эволюционной точки зрения определенная степень стабильности генов является оптимальной. Если б она была меньше, то это подорвало бы значение наследственности, то есть значение некой стабильной передачи форм от поколения к поколению, и это затруднило бы, и очень резко, действие отбора. А это в свою очередь весьма заметно замедлило бы возможность протекания эволюционного процесса.

Если взять другую крайность, если бы гены были абсолютно стабильны, — что вообще невозможно, потому что ничто не вечно под луной, — то, конечно, и эволюция не могла бы происходить. Следовательно, надлежит ожидать некой оптимальной стабильности генов. И при рассмотрении спонтанного мутационного процесса мы с вами уже говорили о том весьма замечательном, не до конца исследованном явлении, которое подтверждает этот эволюционный оптимум стабильности, а именно то обстоятельство, что мутабильность всех достаточно хорошо изученных форм, от микроорганизмов до высших животных, дает схожие проценты не на единицу времени, а на поколение, то есть на единицу биологического времени.

В то время как длительность поколения разных организмов отличается на много порядков величин, общий процент мутаций вряд ли далеко выходит за один, максимум за два порядка величин. Следовательно, с этой точки зрения, известный нам мутационный процесс поставляет элементарные наследственные изменения так, как это требуется с точки зрения элементарного эволюционного материала.

Мы с вами уже говорили, что мутации, известные нам из экспериментальной генетики, затрагивают любые наследственные признаки и свойства живых организмов: морфологические, физиологические, химические, психические, любые. Все, что онтогенетически данный вид может дать, возникает в качестве элементарных наследственных изменений в форме известных нам мутаций. И эта изменчивость в дарвиновском смысле неопределенна, ненаправленна, лишь ограничена возможностями онтогенеза данной формы. То, что в онтогенезе данного вида не может возникнуть благодаря отсутствию соответствующих предпосылок (напоминаю о дурацком примере с кисточкой нашего отсутствующего хвоста), то, конечно, не возникает — в этом ограничение мутационного процесса. Но вообще мутации могут изменять все свойства и признаки в разных направлениях, считая от исходной формы, которая мутирует. Следовательно, в классическом дарвиновском смысле мутации являются примером

неопределенной, случайной, статистичной наследственной изменчивости.

Третье требование сводится к тому, затрагивают ли мутации такие биологически значимые свойства организмов, которые могут подлежать отбору.

Мы с вами уже видели, что мутации и комбинации мутаций могут в разной степени, обычно снижая, затрагивать относительную жизнеспособность носителя этих мутаций. Я вам приводил примеры мутаций, которые снижают жизнеспособность, но в определенных комбинациях эта жизнеспособность может даже повышаться. А есть мутации, которые повышают жизнеспособность. Целый ряд мутаций, понижающих жизнеспособность в гомозиготном состоянии, могут несколько повышать эту жизнеспособность в гетерозиготном состоянии.

Специальные опыты показали также очень важную вещь. Такие, например, свойства, как селективность оплодотворения, могут затрагиваться мутациями. Опыты, напомню, на благоприятных объектах, которые можно легко разводить в массовых количествах, вроде дрозофил, могут быть поставлены очень точно. Можно сравнивать вероятность, скажем, оплодотворения самок одного генотипа самцами того же генотипа или ряда других генотипов, и наоборот, оплодотворение самок разных генотипов самцами одного генотипа. Такие опыты можно ставить очень точно, варьируя в зависимости от специальных задач методику опытов на огромном материале, и получать статистически значимые разницы, которые и были получены в опытах Стертванта, Штерна и моих. Я напоминаю про эти опыты, потому что это понадобится нам при рассмотрении вопроса о биологических формах изоляции. По-видимому, особенно у растений появляются хромосомные мутации, которые могут вызвать частичную или полную стерильность гибридов или даже их нежизнеспособность. Стерильность вызывается в условиях гетерозиготной полиплоидии. Нечетные плоиды, например триплоиды, как правило, стерильны по понятным причинам — каждая хромосома представлена не парой или четверкой, а тройкой, то есть невозможна нормальная

конъюгация и нормальный мейоз. Организм соматически развивается совершенно нормально, но во время мейоза происходит полный «дезордер», путаница, беспорядок и жизнеспособной нормальной гаметы не образуется, потому что не может нормально протекать ни стадия конъюгации, ни редукция хромосом.

То же самое имеет место и в очень многих случаях гетероплоидии, то есть удвоения числа отдельных пар хромосом, вернее, отдельных хромосом из различных пар гомологов. Следовательно, можно сказать, что мутации и с этой точки зрения удовлетворяют требованию, предъявляемому к элементарному эволюционному процессу.

Даже у насекомых вроде дрозофилы появляются мутации, влияющие, скажем в кавычках, на «психологические» признаки. Например, мутация, при которой отсутствует нормальный для вида дрозофилы положительный фототропизм. Мухи не реагируют на свет, хотя видят совершенно нормально. Просто отсутствует вот этот инстинкт, или тропизм положительной реакции на свет; они не летят и не бегут к источнику света, а относятся к нему совершенно равнодушно.

У позвоночных, как известно, описаны мутации, так сказать, параллельные большинству неврологически-психиатрических признаков и болезней человека. Вспомнить только мышей-хореатиков, «вальсирующих» мышей и целый ряд других мутаций, вызывающих наследственные заболевания центральной нервной системы, совершенно параллельные тем, которые наблюдаются у человека.

С другой стороны, опять же на лабораторных грызунах показано, что мутации влияют и на количественную сторону, например, таких вещей, как формирование условных рефлексов.

Следовательно, можно так подытожить: мутации вызывают любые изменения любых наследственных признаков и свойств — морфологических, физиологических, химических, психологических, включая общебиологические свойства, такие как относительная жизнеспособность,

плодовитость, скрещиваемость и так далее. Встречаются ли они в природных популяциях? Я вам в прошлый раз говорил, начиная рассуждения о микроэволюции, что с середины 20-х годов началось генетическое изучение природных популяций, вернее, анализ генотипического состава природных популяций. Ну, метод крайне прост, у малоподходящих для генетических исследований видов соответственно трудоемок. У таких же видов, как дрозофила, целый ряд растений, насекомых, некоторых рыб и так далее, он не слишком трудоемок. Заключается он в следующем. Я приведу пример наиболее простого, элементарного такого анализа. Берутся самки из природной популяции, оплодотворенные, то есть вы можете набрать из природной популяции достаточное количество самок, ну а дальше, ясное дело, идет работа только с теми, которые были оплодотворены в природных популяциях. Те, которые не оплодотворены, не дадут потомства, и соответствующие пробирочки можно выбросить. От такой самки получается первое поколение, значит, где-то в природной популяции она скрестилась с каким-то самцом или самцами, нам неизвестными. И нам на них наплевать. Получено F_{prim} — первое поколение. Из этого первого поколения берется возможно большее число отдельных парных скрещиваний.

Примитивный статистический анализ показывает, что для тех целей, о которых я сейчас скажу, достаточно, ну, скажем, от 10 до 20 парных скрещиваний на F_2. И вот от них и получается соответствующее F_2. Теперь ясно следующее: если самка из природной популяции и оплодотворивший ее самец из природной популяции были гетерозиготны по какой-нибудь мутации, то статистически примерно половина мух первого поколения тоже будет гетерозиготна по этой мутации.

Увидеть вы этого не можете, потому что большинство мутаций рецессивны. Значит, нужно поставить из этого первого поколения столько отдельных пар, чтобы с достаточной достоверностью попасть на пару, где оба, самец и самка, гетерозиготны по одной и той же мутации. Тогда в соответствующем F_2 эта мутация расщепится 3:1

и выявится. Значит, большое количество пар нужно взять только для того, чтобы быть уверенным, что хотя бы одна пара будет гетерозиготна по одной и той же мутации.

Если половина этих мух первого поколения гетерозиготы, то, вообще-то говоря, статистически, на больших цифрах – примерно одна четверть этих скрещиваний – должна оказаться гетерозигота с гетерозиготой. Но, конечно, это при малых числах очень варьирует. И вот для того, чтобы с полной достоверностью хоть одно скрещивание на F_2 было гетерозигота с гетерозиготой, нужно взять в среднем около 15 штук. Это можно легко, повторяю, просчитать математически. Такое просчитывание и показывает, что приемлемые вероятности данного скрещивания лежат в пределах от 10 до 20 пар на F_2.

Следовательно, если хотя бы одно скрещивание выщепило какую-то мутацию, скажем, «а» малое, то это значит, что эта мутация в гетерозиготном состоянии содержалась уже у соответствующей бабушки или дедушки, взятых из природного населения. И таким способом можно проанализировать любое количество индивидов из природного населения.

Обычно для первого ознакомления с генотипическим составом популяции из природного населения берется несколько сот, около пятисот индивидов. И это дает вам представление о степени гетерозиготности по мутациям соответствующей природной популяции.

И вот, оказывается, что у всех живых организмов, которые таким образом исследовались, все природные популяции в высокой степени гетерозиготны. Ну, что значит в высокой степени? Это значит следующее: что десятки процентов всех индивидов в природной популяции гетерозиготны по какой-либо мутации, большой мутации, установимой без помощи каких-либо специальных методов.

То же самое установлено и для малых мутаций. Для мутаций относительной жизнеспособности, для мутаций по плодовитости – для всяких таких физиологических мутаций установлено то же самое (например, уже в первом анализе, о котором я вкратце упоминал, который мы с Еленой Александровной провели в 27-м году). Там были

исследованы лишь около двухсот мух из одной природной популяции Drosophila melanogaster и выщепилось, сколько помнится, около 20 различных мутаций во втором поколении, причем многие повторно. То есть часть этих мутаций выщепилась только в одном из Fprim — содержалась только в одной из природных самок, взятых из природного населения. Но были случаи, когда две, три, кажется, максимум до двенадцати самок были гетерозиготны по одной и той же мутации. Это показывает, что любые природные более-менее свободно скрещивающиеся популяции в высокой степени гетерозиготны. Кстати, напомню, что все старые и много новых «грязных» опытов, которые ставятся с целью какого-нибудь там установления влияния чего-то на наследственность и так далее, ставятся на природном материале, не чистом генетически, и там выщепляется, конечно, всякая всячина. Так что такого рода опыты не имеют никакого значения и решительно ничего не показывают, доказывают лишь гетерозиготность любого природного материала по целому ряду мутаций.

Ну, мы знаем, что и человеческое общество отличается не меньшей, а, пожалуй, большей степенью гетерозиготности по целому ряду мутаций, в том числе и патогенных. В каждой человеческой популяции содержится высокий процент целого ряда рецессивных наследственных болезней. Я не буду вам это рассусоливать, потому что это тривиально и само собой понятно, что выщепление гомозигот, проявляющих признак, конечно, возможно лишь по достижении определенной концентрации гетерозигот.

Если клиники в городах забиты всякими наследственными пификами, и шизофрениками, и циклоидными, и параноиками, и эпилептиками и так далее — это, конечно, очень печально. Большинство этих заболеваний рецессивны, и частая встречаемость их в человеческих популяциях в клинической гомозиготной форме показывает на высокую степень концентрации соответствующих гетерозигот в соответствующих популяциях. Ну, это понятно: снижая смертность у человека, медицина имеет и отрицательные стороны. Снижая давление отбора, повышая вероятность выживания любых конституций, она, конечно,

увеличивает и вероятность повышения концентрации наследственных болезней в человеческих популяциях.

Вот такого рода работы, сейчас проведенные уже на целом ряде видов микроорганизмов, растений и животных, показывают, что все природные популяции, как губки, напитаны гетерозиготными мутациями, мутациями в гетерозиготном состоянии.

Следовательно, с этой точки зрения мутации тоже удовлетворяют требованию, предъявляемому к любому элементарному эволюционному материалу, что он должен присутствовать в любых природных популяциях. Наконец, должен заметить, что сейчас и у хорошо генетически изученных объектов имеется целый ряд специальных типов скрещиваний, которые позволяют с меньшей трудоемкостью вылавливать любые типы мутаций, находящихся в природных популяциях в гетерозиготном состоянии. У дрозофилы имеются культуры, которые позволяют сравнительно просто отлавливать рецессивные мутации по всем четырем хромосомам у дрозофилы, такие сбалансированные культуры. То же имеется у кукурузы, у львиного зева, у целого ряда других хорошо изученных видов.

Последний вопрос, а именно: если мутации являются элементарным эволюционным материалом, обладают всеми нужными свойствами и присутствуют в заметных концентрациях в природных популяциях, то зоологи и ботаники, изучая популяционную и географическую изменчивость, должны найти ряд случаев, в которых определенные мутации приобрели соответствующий географический ареал, то есть стопроцентно или в высоком проценте распространились в целом ряде популяций в каком-либо месте. Но надо сказать, что, к сожалению, работ такого типа до сих пор очень мало. Очень мало. Поэтому немудрено, что описанных случаев географического распределения отдельных мутаций действительно немного. Ну, на птицах специально этим занимался Штреземанн, кое-кто из ботаников. Но главным образом генетики выискивали случаи такого распространения по территории отдельных мутаций среди материала зоологов и ботаников, который зоологи и ботаники по серости

проглядели. И такие случаи есть, и если хорошенько изучить огромный материал, собранный полевыми зоологами и ботаниками, то материал по мутациям можно, конечно, очень здорово приумножить.

Я назову вам один пример, небезынтересный в связи с тем, что он смог быть прослежен на протяжении сравнительно большого времени. Знаменитый русский академик Иван Иванович Лепехин во второй половине XVIII века, то есть 200 лет тому назад, путешествуя по Приуралью, изучал те места в естественно-историческом отношении. В Башкирии, примерно в районе Уфы, на башкирских пушных рынках он обнаружил сравнительно высокий процент шкурок хомяков черного цвета, меланистическую форму хомяков. Ну, хомяки распространены очень широко по всему северу и центру всей степной зоны, от Венгерской пушты на западе и Центральной Европы на западе до Сибири.

Трехцветные, очень пестрые хомячьи шкурки были в некоторой цене и шли на отделку и украшение одежды и всяких бытовых вещей, поэтому они в большом количестве поступали на пушные рынки, и Лепехин был, пожалуй, первым зоологом в мире, который поинтересовался количественным учетом материала. Он обнаружил, что как раз в этих местах Башкирии, в районе низовьев рек Уфы и Белой, очень высокий процент меланистических хомяков.

Так как Лепехин был знаменитым академиком (а людям свойственно унаследованное от обезьяньих предков подражание, и по лености отсутствует выраженное желание заниматься чем-то своим), то в течение вот уже двухсот лет подражатели стали говорить: «Ах, вот Лепехин открыл этих хомяков». И каждый, значит, дурак, который попадал в соответствующие места, считал своим долгом интересоваться меланистическими хомяками. Это обезьянье свойство ученых пошло на пользу науке, поэтому в течение двухсот лет накопился материал по концентрации в разных местах видового ареала хомяка *Cricetulus,* вот этих меланистов.

В любой популяции хомяков в виде, как зоологи это называют, аберрантов, эти меланисты встречаются где

угодно. Ну, вот они расселились вдоль северной границы видового ареала. Почему – неизвестно. По-видимому, в этих более прохладных, более сырых условиях близ северной границы эта меланистическая мутация имеет какие-то преимущества.

Это простая мутация, просто, моногибридно менделирующая. Это сравнительно недавно, как раз накануне последней войны, было экспериментально установлено в Киеве Сергеем Михайловичем Гершензоном. Он изучил наследование окрасок у хомяков и выяснил, что все эти меланисты – одна и та же рецессивная мутация, которая просто менделирует и расщепляется 3:1.

Могу еще привести один пример «насекомой». Экспериментально исследуя географическую изменчивость растительноядной божьей коровки *Epilachna chrysomelina*, мы обнаружили у этого вида целый ряд просто менделирующих признаков, в том числе признак, носящий название *Elaterii*. Дело обстоит примерно таким образом: целый ряд популяций, в частности на Корсике, севере Сардинии, практически стопроцентно элатерия, ну и концентрация элатерии к периферии этого ареала падает. В качестве этой аберрации гетерозиготные элатерии встречаются в целом ряде популяций *Epilachna chrysomelina*, а здесь эта мутация элатерии приобрела, так сказать, географический ареал, стала, если хотите, подвидом.

Значит, мы видим, что в ряде случаев действительно можно показать, так сказать, выхождение отдельных мутаций на историческую эволюционную арену, то есть приобретение ими определенного ареала. Следует также ожидать двух других вещей, если мутации – действительно элементарный эволюционный материал.

Во-первых, комбинирование мутаций или простых комбинаций мутаций в разных частях видового ареала. Это было показано Добржанским опять-таки на жуке, на божьей коровке, очень замечательной дальневосточной крупной божьей коровке *Harmonia axyridis*. Эта божья коровка распространена на западе от Прибайкалья, на восток до Японии включительно, включая все Приамурье, Уссурийский край и северную и среднюю Маньчжурию.

В разных популяциях комбинируются примерно около полудюжины признаков, создавая подчас довольно причудливые формы этой *Harmonia axyridis*. Было показано, что эти отдельные признаки *Harmonia axyridis* — простые моногибридно расщепляющиеся мутации. Следовательно, в данном случае мы имеем картину взаимопроникновения ареалов отдельных простых мутаций, создающих довольно сложную картину в географической изменчивости.

Во-вторых, опять-таки, если все это так, то скрещивания пересекающихся природных таксонов, подвидов и близких видов — если их можно в искусственных условиях скрещивать — должны давать по всем элементарным признакам простые менделевские расщепления, а в сумме отличий — очень сложные полигибридные менделевские расщепления. Это так и есть и проверено нами на *Epilachna*, Гольдшмитом — на бабочке *Lymantria dispar*, на непарном шелкопряде, Винге — на мексиканских рыбках *Lebistes*, которые аквариумистами называются гуппиями, Самнером и его школой — на американском мышевидном грызуне *Peromyscus*, на так называемой оленьей мыши, хотя она и не мышь в узком смысле слова, а мышевидный грызун, и на огромном количестве растений, подвидов и видов растений.

Всюду, где тщательно и точно проводятся скрещивания, оказывается, что природные таксоны отличаются конечным, иногда очень большим числом элементарных мутантных признаков. Каждый в отдельности дает простое менделевское расщепление; все вместе, конечно, дают крайне сложную картину полигибридного расщепления и фенотипического взаимодействия разных признаков, поэтому малограмотные люди часто говорят: «Вот, скрестили два далеких сорта пшеницы. Какие тут менделевские расщепления?» Ну, это просто результат проведения совершенно безграмотного генетического анализа. Люди, плавающие в действительно огромном разнообразии комбинаций, не прослеживают того, что еще полтораста с лишним лет тому назад, как мы с вами в начале наших рассуждений видели, обнаружил Найт. Обнаружил на тех же пшеницах и прочих скрещиваниях растений,

а именно — распад в скрещиваниях до элементарных признаков, которые дальше в скрещиваниях не распадаются. А из этих элементарных признаков каждый в отдельности дает простое менделевское расщепление. Следовательно, мы приходим к заключению, что рассмотрение всех свойств и поведения мутаций показывает, что они, мутации, удовлетворяют всем тем требованиям, которые можно предъявлять к элементарному эволюционному материалу. И у нас нет никаких оснований их таковым не считать.

Нужно добавить еще одно обстоятельство, о котором при рассмотрении мутационного процесса я уже вскользь упоминал. Большинство вновь возникающих мутаций, так сказать, биологически хуже исходного материала, обладают обычно пониженной относительной жизнеспособностью. А многие мутации даже летальны. На этом основании многие биологи раньше (и сейчас у нас еще достаточно таких) утверждали: «Ну, это значит какие-то лабораторные продукты, все это к эволюции не имеет отношения...», и так далее. Это, конечно, совершенно наивно и неправильно.

Совершенно естественно, что для сделанной долгим отбором гармоничной наследственной структуры всех живущих на Земле и выживающих живых организмов случайные мутационные изменения какой-либо части кода наследственной информации окажутся скорее вредными, чем полезными. И мы знаем, что чем слабее давление отбора, тем больше природные популяции содержат того, что англо-американцы называют detrimental mutations — неблагоприятные мутации. И если давление отбора очень слабо, то и отметание отбором этих неблагоприятных мутаций сокращается. Их относительный вес в популяции возрастает. Так что с мутациями все обстоит благополучно.

Перейдем к рассмотрению элементарных эволюционных факторов. В популяции находится некая смесь генотипов. Мы с вами в прошлый раз уже говорили, что Харди математически показал, что если на эту смесь ничто не воздействует, в нее не поступает новый элементарный

наследственный материал, не давит отбор, не давит изоляция и популяция достаточно велика, то не позже как через два поколения набор генотипов стабилизируется и дальше остается стабильным. Следовательно, для того, чтобы произошло элементарное эволюционное явление, необходимо давление каких-то факторов. В прошлый раз я их вам перечислил, сейчас напомню, и мы перейдем к их рассмотрению. Это, во-первых, мутационный процесс. Мы знаем, что элементарным материалом эволюции являются мутации, сами наследственные изменения, а мутационный процесс, постоянное возникновение мутаций и соответственно давление возникновения наследственных изменений является, конечно, наследственным фактором.

Во-вторых, таким наследственным фактором является временная динамика популяций, в основном флуктуации численности индивидов в популяциях — то, что Четвериков в 1915 году в своей классической работе назвал «волнами жизни», работа так и называлась «Волны жизни». Сейчас мы предпочитаем называть это популяционными волнами, потому что population waves, population wellen хорошо переводится на все языки. A lebens wellen по-немецки звучит в чрезвычайно высоком штиле, поэтично, волны жизни, так сказать. В русском языке нет этого стилистического свойства данного словосочетания. О волнах жизни можно вполне говорить и в смысле популяционных волн, но на других языках это звучит выспренне. Поэтому мы предпочитаем называть это популяционными волнами.

Затем различные формы изоляции и, наконец, естественный отбор.

Ну, с мутационным процессом можно «расправиться» очень быстро, потому что опять-таки нужно только вспомнить то, о чем мы уже говорили. Значит, спонтанные мутационные процессы протекают у всех живых организмов, от вирусов до человека. Мы уже неоднократно говорили о примерной его частоте, которой определяется давление этого мутационного процесса. Только вот что нужно иметь в виду.

Я уже упоминал о различных ламаркистских формах эволюционных идей. Если перевести всякие более-менее

сложные натурфилософские высказывания ламаркистов разных толков на более точный генетический язык, то можно выразить дело так: эти разные формы ламаркизма считают мутационный процесс, во-первых, направленным, а во-вторых, ведущим и направляющим фактором эволюции. В сущности, к этому сводятся любые оттенки ламаркизма. Но, во-первых, мы с вами видели, и это очень существенно, что спонтанный мутационный процесс является случайным, статистичным по природе, он не направлен, а только селективен в том смысле, о котором мы тоже уже неоднократно говорили. Не может возникать то, что не может возникать, но все, что у данного вида может возникнуть в смысле наследственных изменений, возникает. Значит, никакой направленности нет, да и частоты разных мутаций распределяются чисто случайно, без всякой связи с теми признаками, которые они вызывают.

Следовательно, мутационный процесс не направлен, статистичен и случаен. Уже в этом смысле он не может являться направляющим фактором эволюции, потому что ему некуда, так сказать, направлять эволюцию. Он работает в разных направлениях чисто случайно, статистично. Во-вторых, и это очень существенно, давление мутационного процесса, то есть частота возникновения мутаций относительно мала, и современная эволюционная математика легко показывает, что давление других факторов, в частности отбора, значительно превышает давление мутационного процесса на популяции. Поэтому и в этом смысле мутационный процесс как таковой, то есть наследственная изменчивость как таковая, не может быть направляющим эволюционным процессом.

Мутационный процесс как элементарный эволюционный фактор является, таким образом, лишь фактором-поставщиком материала, но отнюдь не направляющим эволюционным процессом. Мутационный процесс лишь поставляет материал для образования элементарных эволюционных явлений.

Популяционные волны

Теперь второй эволюционный элементарный фактор, очень интересный. Для того чтобы присутствующим здесь неспециалистам было понятно, я должен сделать маленькое, совершенно тривиальное, элементарное вступленьице, в стиле напоминания марковских цепей*. Ну, мы не будем вдаваться в марковские цепи и марковские интерпретации вероятностных явлений, но вот что нужно совершенно ясно себе представлять, и это биологически имеет очень общее значение, а именно: значение численности популяции. Это можно представить себе очень просто.

Вот у вас численность популяции, то есть число индивидов. А дальше мы так рассмотрим дело, что во времени эта численность может варьировать. Причем я опять-таки не настаиваю в присутствии Коли Глотова, что это будет какая-то нормальная кривая, но в общем, конечно, будет какая-то кривая распределения. Значит, популяция обладает то высокой численностью, то низкой. И вот, в зависимости от той средней величины, вокруг которой в природных условиях под влиянием всяких факторов во времени эта численность флуктуирует, в зависимости от положения среднего арифметического будет судьба популяции.

Дело в том, что если это среднее число невелико — ну, скажем, растет какая-то «планта» в какой-то популяции, форма такая-то, и всего этой «планты» 100 штук; и вот наступила засуха — резкая отрицательная флуктуация, — может случиться, что ни одной штуки не останется. То же самое: какой-нибудь зверь живет в виде более-менее изолированной популяции в количестве 20 штук, 10 «мадам» и 10 «месье». Эта популяция опять же флуктуирует. И вот какие-то неблагоприятные условия, например у молодняка коклюш какой-нибудь или другая эпизоотия. И опять: для двуполого организма достаточно, чтобы численность одного из полов достигла нуля, и

* Названы в честь А.А. Маркова.

на этом вся «игра» кончается. То есть в сторону увеличения численность может варьировать до бесконечности, ничего особенного не произойдет. А в сторону уменьшения, если численность сварьировала до нуля, то «кончено дело, зарезан старик, Дунай серебрится, блистая». Вот это нужно всегда помнить.

Это очень существенное обстоятельство. Позвольте мне лирическое отступление. В газетах и журналах время от времени появляются всякие сказки о снежных человеках, о каких-то чудовищах лох-несских в Шотландии, а в последнее время у нас в Якутии в каких-то озерах появились якобы третичные чудовища. Причем иногда такие статейки пишутся зоологами, кончившими университет!

Представляете себе картину: в крайне неблагоприятных условиях каких-то, совершенно прикровенных, в высокогорных районах Гималаев живет крайне маленькая группка снежных человеков — якобы пережиток каких-то донеандертальских времен. Настолько малая группка, что ее ищут-ищут, никак ни одного экземпляра найти не могут, окромя якобы следов в снегу. И никому не приходит в голову, что это физическая, вернее математическая невозможность — сохраниться такой изолированной маленькой популяции скажем, миллион лет. Потому что за этот миллион лет она имела возможность многократнейше сварьировать до нуля хотя бы по одному полу и давно прекратила бы свое существование.

То же самое касается любых чудовищ, шотландских или якутских — совершенно безразлично. Но мне в Москве приходилось слышать от зоологов, что они собираются — частично фокусом, частично на казенные деньги — исследовать этих якутских «бронтозавров». И это глупость уже не только математическая, а биологическая. Представьте себе: в Якутии больших озер вроде Байкала, или Аральского, или Каспийского моря нет, озера сравнительно небольшие, площадью от нескольких квадратных километров до нескольких десятков квадратных километров. И вот в таком озере, в субполярных условиях, где, извиняюсь, жратвы немного, должны существовать какие-то чудовища. Во-первых, им нечего там есть, один

такой «бронтозавр» это озеро слопает на завтрак и потом в сильных мучениях голода окончит свои бронтозаврские дни. А во-вторых, та же математическая проблема: такая маленькая популяция многократнейше имела случай сварьировать хотя бы по одному полу до нуля, то есть прекратить свое существование.

Следовательно, ко всяким таким биологическим сказкам нужно всегда подходить немножко подумавши. И вспомнить совершенно тривиальную математическую закономерность вариации численности и физической невозможности, вернее, повторяю, математической невозможности длительного существования малых популяций.

Перейдем к тому, о чем я сейчас уже говорил, но по отношению к нормальным, существующим в природе популяциям. То есть популяциям, обладающим достаточными численностями.

Давно известно, что нет вида животных или растений, или какой-либо популяции какого-либо вида, которая бы на достаточно длительный срок сохраняла константность численности, то есть постоянство числа индивидов. У разных видов с разной частотой и с разной амплитудой происходят вариации численности. Периодика этих вариаций, в зависимости в основном от продолжительности жизни индивидов данного вида, может быть очень различной. Теперь, на всякий случай, я уж об этом говорил, напомню, что каждый вид и каждая длительно стабильная популяция характеризуется тем, что каждая пара индивидов, если это половые организмы, оставляет на следующее поколение после себя лишь пару. Ну, я приводил вам знаменитый старый экзаменационный вопрос студентам, о том, сколько белуг оставляет одна самка белуги на будущие поколения, принимая во внимание, что самка белуги может выметать за свою жизнь около 20 миллионов икринок. Так вот, нечего думать, а нужно отвечать — «двух». Пара белуг, сколько бы она ни выметывала икры, оставляет в среднем, статистически, после себя пару, потому что легко подсчитать, что если бы каждая пара оставляла на следующее поколение только два

с половиной индивида, мир очень быстро заполнился бы белугами, и им было бы негде жить, как и всем прочим. Из этого тоже нужно всегда исходить.

Так вот, напомню вам несколько примеров флуктуации численности. У целого ряда видов животных и растений мы имеем сезонные или внутрисезонные постоянные флуктуации численности. Многие нам известны. В июне на Урале и в целом ряде других мест, а тем более на севере, от гнуса, и в частности от комаров, жизни нет. Их миллиарды. Целый ряд проведенных «комариных» исследований показывает, однако, что число зимующих экземпляров, переживающих зимний сезон, у ряда видов двукрылых может быть в миллионы раз меньше числа индивидов во время пикового количества. То есть такие волны жизни у этих комаров совершенно огромны. Численность популяций может флуктуировать в миллионы раз. Причем это происходит каждый год. Ну, это крайний пример.

Конечно, опять-таки, размах этих волн жизни, или популяционных волн, различен. Некоторые, могут достигать порядка миллионов раз. Очень сильны несезонные флуктуации, например численности мышевидных грызунов — вредителей сельского хозяйства. Известно давно, особенно в нашем обширном отечестве, что существуют «мышиные» года, когда эти самые грызуны размножаются в таких огромных количествах, что представляют серьезную угрозу урожаю, амбарным запасам зерновых хлебов и так далее. В отношении этих волн жизни мышевидных грызунов собран очень большой материал, и они довольно хорошо изучены. В течение ряда лет численность держится более-менее постоянной, затем начинает довольно быстро нарастать, обычно в два, максимум в три года достигает сравнительно большой величины и потом очень резко падает, а затем вся «музыка» начинается сначала. Ну, конечно, я вам привожу такой схематизированный типичный случай. В разных случаях для разных видов эти волны жизни, или популяционные волны грызунов, имеют различную форму, но, пожалуй, общим для всех них является более медленное нарастание, чем

падение. Падение обыкновенно протекает очень резко. Связано оно с тем, что, по-видимому, у мелких млекопитающих, в ряде случаев и у насекомых, наблюдается то же самое при достижении определенной плотности населения. Это резкое падение вызвано не столько голоданием, сколько эпизоотиями, с распространением эпидемий, которые очень быстро ведут к вымиранию большинства индивидов.

В ряде случаев это изучено англичанами довольно точно. Надо полагать, что в сильных колебаниях численности мышевидных грызунов эпизоотии играют очень большую роль. Возможно, и у насекомых. У последних имеются не только сезонные популяционные волны, но, вы прекрасно знаете, и несезонные, тоже многогодичные максимумы развития целого ряда вредителей: непарного шелкопряда, монашенок, дубового шелкопряда и всякой такой нечисти. И различных вредителей сельскохозяйственных культур. Там, примерно как с «мышиными» годами, протекает такая штука: довольно быстро нарастает количество этих вредителей, а затем обычно довольно резко падает.

В 1955–56 году мы наблюдали это в заповеднике. На Южном Урале и огромных площадях Западной Сибири летом лес выглядел очень чудно́, лес выглядел так, как в конце апреля: голые деревья, а под ними пышный летний травяной покров. И этот пик продержался почти три года, «благодаря» чему леса чуть не погибли окончательно; если бы так продолжалось еще год, каюк был бы лесам, а так погибло примерно от 10 до 20 % деревьев. И в 57-м году уже господам энтомологам нужно было лазать по деревьям, чтобы найти какого-нибудь одного шелкопряда. А раньше их было столько, что идешь по лесу — и давишь их. Вот это волны жизни. Я вам привожу резкие примеры и еще раз подчеркиваю, что у всех организмов это так: и дубы, и секвойи (мамонтовые деревья в Калифорнии) тоже колеблются в своей численности, только у них это вековые, иногда тысячелетние колебания. А вот у комаров они одногодичные, у ряда планктонных организмов, у некоторых водорослей, коловраток, низших

рачков и так далее, имеется несколько огромных пиков в год. Перейдем к эволюционному значению этого явления.

***

Значение популяционных волн огромно. В результате таких количественных колебаний происходит любопытный процесс резкого, скачкообразного изменения концентрации генотипов в популяциях. Для того чтобы было ясно, что я говорю, и для того, чтобы не разводить излишних сложностей для биологов и нематематиков — математически это все выглядит сравнительно просто. Изобразим схематически такую вещь: некая территория, населенная каким-то видом. В популяциях на этой территории содержатся, как мы уже говорили, мутации в гетерозиготном, скажем, состоянии. Вот содержится какая-то мутация *A*, мутация *B*, встречающаяся значительно чаще, чем *A*. Мутация *C* — редкая опять, мутация *D* — частая, и так далее.

И вот представим себе такую штуку: происходит резкое падение волны жизни. Что это значит? Значит, что сохраняется относительно мало индивидов в репродуктивном стаде, выражаясь сельскохозяйственно. Вот было много индивидов, а на будущее в качестве производителей осталось мало. Например, где-то, в какой-то части популяции из миллиона комаров осталось сто штук.

И вот что происходит. Мутация *C* была очень редкая, но если случайно она была в том месте, где сохранилось репродуктивное стадо, то в следующей волне жизни она скачком во много раз повысит свою концентрацию, а все остальные мутации вымрут. Это чрезвычайно существенная вещь. Популяционные волны, или волны жизни, ведут к еще более резким, чем колебания численности, колебаниям концентрации содержащихся в популяциях мутаций. Это особенно касается наиболее редких мутаций. Колебания могут одним скачком либо их уничтожить в популяции, либо, наоборот, повысить концентрацию какой-нибудь редкой мутации с каких-нибудь сотых процента до десятков процентов. Конечно, часто

встречающиеся мутации таким случайным скачкам подвержены соответственно в меньшей степени.

Нематематику легче всего это себе представить, доведя дело до абсурда, до крайнего случая: если мутация распространена в 100% индивидах, то, так как бы ни колебались эти численности, с мутацией ничего не сделается, она так и останется в популяции стопроцентной. Значит, чем реже мутации, тем в большей мере их концентрации зависят от случайных колебаний численностей индивидов в популяциях. Это чрезвычайно существенная вещь.

Из этого видно огромное значение популяционных волн. Признак, мутация, которая появилась в популяции и содержится в какой-то десятой или сотой доле процента индивидов, даже если она и подлежит положительному отбору, так сказать, позеленеешь, пока отбор сработает, тут целый геологический период может пройти. А вот эти случайные колебания численности случайно резко поднимают концентрацию некоторых из этих мутаций. И эти случайные колебания поднимают концентрации до таких, где отбор уже работает относительно очень быстро. Это чрезвычайно существенное обстоятельство.

Следовательно, можно так сформулировать: в первую очередь популяционные волны как элементарный фактор эволюции являются опять-таки, так же как и мутационные процессы, поставщиками эволюционного материала. Но уже, так сказать, не физиологически, не в смысле их первичного возникновения, а в смысле их поднятия до концентраций, которые в популяции становятся вполне ощутимыми, хотя бы для процессов отбора. Некоторые называют эти популяционные волны, вернее, те процессы, которые с ними связаны (правда, подмешивая еще кое-какие другие), генетико-автоматическими процессами. Я это выражение, должен признаться, не люблю. Оно несколько неясно. Просто нужно считаться с тем, что популяционные волны являются фактором, резко меняющим, совершенно случайно, безотносительно к биологическому значению мутаций, концентрации мутаций в популяциях. Это очень и очень существенная вещь.

Второе обстоятельство в свое время было неплохо изучено зоологами, супругами Фордами в Оксфорде. Мистер Форд, крупный генетик и зоолог-эволюционист, его супруга миссис Форд — очень хороший зоолог и большой специалист в области динамики популяций насекомых. Так вот, второе значение популяционных волн вот в чем: вспомните белуг. В среднем пара оставляет пару, но вот в то время, когда численность растет, пара оставляет больше пары, а в то время, когда численность падает, пара оставляет меньше пары. Что из этого следует? Что на возрастающей стороне популяционной волны давление отбора снижается, борьба за существование ослабевает, а на нисходящей стороне популяционной волны дело обстоит наоборот — резко возрастает давление отбора. В то время как на подъеме кое-кто из недоносков, сопляков и прочих, значит, пификов мог бы выжить, то на спаде ему каюк — слишком велика конкуренция, у него, значит, отобьют не только смалец, но и хлебушко, и он загнется.

Форды показали это экспериментально на некоторых видах бабочек. Они проделали такую вещь: изучали каких-то бабочек, не помню, кажется, довольно вредоносных (я не энтомолог, насекомых не обожаю, даже дрозофилу, с которой очень много работал, считаю просто дрозофилой и выделяю из энтомологии, так же, как Epilachna и некоторых других божьих коровок); так вот эти бабочки дают огромные популяционные волны. Они собрали большой материал из разных точек популяционной волны и просчитывали число морфологически отличных форм, так называемых аберраций, из которых большинство они проверили экспериментально и которые оказались простыми мутациями. Форды показали очень интересную вещь: что параллельно популяционной волне идет кривая концентрации этих самых аберраций. На восходящей части популяционной волны число аберраций прибывает, а затем оно резко падает, даже более резко, чем падает численность. Следовательно, вот эти волны жизни являются в то же время, если хотите, способом доставлять на апробацию отбора различные генотипы. Помимо того что популяционные волны

вызывают флуктуацию концентраций самих мутаций, они периодически вызывают флуктуацию давления отбора и тем самым, так сказать, в каждую волну заставляют отбор резко перепробовать все, что ему подлежит. В этом второе, тоже очень существенное значение популяционных волн.

И наконец, третье значение, о котором я хочу упомянуть, заключается в следующем. С расширением занимаемой популяцией территории индивидами данного вида занимается ряд, как раньше биоценологи выражались, биотопов, или, правильнее, стаций, — мест заселения данным видом, которые обычно, в среднем состоянии популяции, не заняты индивидами этого вида. Значит, в результате популяционных волн происходит, кроме того, можно так выразиться, апробация окрестностей нормального ареала популяции индивидами данного вида. Они имеют возможность попробовать, можно ли там выжить и удержаться или ни черта не получится.

По-видимому, этим путем часто и идет расселение многих видов. Вот такими популяционными толчками расширяются места, занимаемые индивидами вида, за границу обычного ареала. И в ряде этих мест потом, при спаде, вид может удержаться, образовав сперва новые островные популяции, а затем, при дальнейших волнах жизни, если вид вообще, так сказать, склонен расширять свой ареал, эти острова срастаются с основным ареалом, и таким образом идет продвижение ареала вида.

Вот, по Промптову, примерно таким путем шло расселение на запад дубровника. Весьма вероятно, что этим путем шло расселение на северо-восток канареечного вьюрка, это еще более вероятно, потому что лучше изучено в классической работе Майера, где его расселение по Европе было прослежено буквально за полтораста лет на каждое десятилетие.

Следовательно, подытоживаем: популяционные волны, так же как мутационный процесс, отнюдь не направляющий фактор эволюции, а лишь поставщик эволюционного материала, только, в отличие от мутационного процесса, не в физиологическом, непосредственном

смысле возникновения мутаций, а их случайного уничтожения в популяциях и столь же случайного повышения концентрации. И мутационный процесс, и популяционные волны действуют не векторизованно, совершенно статистично, случайно и в этом смысле опять-таки являются очень сходными факторами. Особое значение имеет то обстоятельство, что в результате повышения концентрации ряда редких мутаций в популяциях они переводятся на такой уровень концентрации, на котором отбор может действовать быстро.

Изоляция

Перейдем к третьему, очень интересному элементарному эволюционному фактору — изоляции. С одной стороны, это наиболее давний известный фактор, еще с дарвиновских времен. Особенно со времен одного из последователей Дарвина — Мюллера началось интенсивное изучение всяких островных, озерных фаун и флор и всяких таких вещей. Ибо еще Дарвин показал, что степень изоляции популяции или группы популяций определяет дивергенцию форм. Совершенно естественно: чем меньше изоляция между двумя группами организмов, тем, следовательно, больше скрещиваний и перемешивания и тем больше вторичной нивелировки.

Вот предположим: одна форма характеризуется какими-то признаками *A* и *B*, другая форма характеризуется признаками *C* и *D*. Они изолированы. Но вот, предположим, изоляция нарушилась, и они перемешиваются, и возникнет нивелировка ранее уже достигнутой разницы между этими двумя изолированными группами. Я нарочно привел пример, так сказать, с конца. Вот имеется уже некоторая разница, а наступило перемешивание, и эта разница между двумя данными группами постепенно нивелируется. Чем больше перемешивание, тем быстрее эта нивелировка пройдет, чем меньше перемешивание — тем дольше будет сохраняться разница. Это совершенно ясно.

Но теперь рассуждение можно повернуть наоборот. Чем больше изоляция, тем быстрее наступит разница в генетическом составе двух в той или иной степени изолированных групп. Если изоляция будет достаточной, две группы будут отличаться, если изоляции нет — различия не возникнет.

Следовательно, это тривиально и ясно. Еще Дарвином было показано влияние изоляции на так называемых «островных» фаунах и флорах, как я уже говорил. Чем изолированнее от ближайшего континента остров, тем больше на нем, как говорят биологи, эндемичных форм, то есть форм, связанных только с этой местностью,

с этим островом. Чем ближе он к континенту, чем изоляция меньше, тем этих эндемиков меньше, тем больше схожесть между фауной и флорой этого острова и близлежащего континента.

На разбросанных в океане архипелагах встречаются замечательные вещи, например знаменитые дарвиновские вьюрки на Галапагосских островах. Из воробьиных птиц на Галапагосских островах почти исключительно водится группа видов так называемых дарвиновских вьюрков, причем тщательное сравнительно-анатомическое и систематическое исследование с очень большой вероятностью показывает, что все они происходят от одного центрально-американского вида вьюрковых, которого когда-то занесло на эти острова. Там он образовал ряд популяций, изолированных на этих островах. Вьюрки — очень плохие летуны, и острова лишь изредка обмениваются несколькими экземплярами. Образовался целый набор форм, достигших уже порядка хороших видов, причем специализировавшихся в разных направлениях: одни похожи на хищных птиц, другие — на насекомоядных, третьи — на зерноядных. Похожи и по форме клюва, и по формам лап, и так далее.

Так что изоляция является чрезвычайно важным фактором формообразования, препятствующим вторичной нивелировке. И в этом смысле особенно важным является то, что сейчас в определение понятия вида всеми разумными людьми в качестве важнейшего признака вводится отсутствие в природных условиях заметной скрещиваемости и перемешивания с другими такими же видами, с другими близкими видами. Это создает из вида, как я уже вскользь упоминал, чрезвычайно существенную эволюционную ступень. Ту ступень формообразования, когда данная форма, потеряв практически скрещиваемость и перемешиваемость с другими соседними формами, не подвергается вторичной нивелировке, приобретает полную эволюционную самостоятельность и дальше идет своим эволюционным путем, не смешиваясь и не нивелируя в результате смешивания свои отличия от других таких же близких форм. Вот в чем значение изоляции.

Конечно, изоляция как таковая тоже не является направляющим эволюционным фактором. Это тоже статистичный фактор, случайный по своей природе. От популяционных волн он отличается постоянством. Некоторые теоретики объединяют популяционные волны с изоляцией, справедливо считая, что математическая интерпретация тех механизмов, которые работают тут и там, одна. Но биологически это очень разные вещи. Популяционные волны — это флуктуации вокруг некой моды, в то время как изоляцией мы называем перерыв или полное нарушение панмиксии, то есть случайного свободного смешивания и скрещивания, на биологически достаточно длительное время, исчисляемое целым рядом поколений.

А теперь рассмотрим формы изоляции. Какие же формы изоляции возможны? Их бесчисленное количество, но все можно разбить прежде всего на две большие группы. Эти две группы я называю так: территориально-механические и биологические формы изоляции. Под первыми понимаются все те случаи, когда какие-либо посторонние живому организму факторы препятствуют полному перемешиванию. Для сухопутных животных и растений это любые водные преграды: широкие реки, морские проливы, тем более моря и океаны, причем в зависимости от вида живого организма иногда небольшое водное препятствие может оказаться существенным препятствием для сухопутного организма.

Например, даже такие крупные животные, как суслики, в южной России, образуют ясные подвиды на правом и левом берегу низовьев Днепра, на правом и левом берегу низовьев Волги. Значит, казалось бы, не бог весть какая преграда — широкая река, но она оказывается довольно серьезной преградой. Некоторые перемешивания популяции, по-видимому, изредка и случайно происходят. Ну, в половодье на каких-нибудь стволах деревьев с одного берега на другой может переправиться кто угодно, самые распросухопутные формы. Но суслики, так сказать, не являются любителями водного спорта и пловцами и в общем в норме не переплывают Днепр и Волгу.

Поэтому низовья Днепра и Волги для сусликов являются серьезной преградой.

Для водных организмов суша также является преградой. Хотя далеко не всегда абсолютной. Даже озерные формы на территории, где озера расположены очень далеко друг от друга, перемешиваются. Например, икра многих пресноводных животных — отложенные и оплодотворенные яйцеклетки — может переноситься с водными растениями на лапах птиц. Многие цисты переносятся в желудках птиц в съеденном виде. Утка в одном месте может поесть, в другом, извиняюсь, покакать, вот вам циста и перенесена из одного озера в другое. Так что такие случайные переносы всегда имеют место, но регулярное, постоянное перемешивание сухопутной преградой, конечно, нарушается в отношении водных организмов. Например, между восточными и западными побережьями обеих Америк фаунистическая и флористическая разница в прибрежных биоценозах огромна, несмотря на то, что Панамский перешеек всегда был узеньким, тем не менее для морских форм это была непроходимая преграда. Сейчас через Панамский канал перемешивание несколько усиливается, и уже некоторые атлантические формы проникают в «пайсифику», и наоборот.

Я не буду долго останавливаться на территориально-механических формах изоляции, их, повторяю, может быть бесчисленное количество. Высокогорье является препятствием для расселения сухопутных форм, для высокогорных форм препятствием являются низины. Для лесных организмов — степи, для степных — леса, и так далее. Всяких территориально-механических преград очень много, а иерархия их бесконечна. Могут быть серьезные, крупные макропреграды и, наконец, микропреградки на территории и в акватории. В акваториях очень часто такими преградами являются более-менее постоянные водные течения. Например, изрядной границей является знаменитый Гольфстрим.

Биологической формой изоляции является, например, сдвиг гнездового периода во времени. Реньшем, Майром, Штреземанном и рядом других орнитологов

был собран материал, показывающий, что у птиц, по-видимому, не так редка такая форма экологической изоляции. Если этот сдвиг невелик, получается слабое давление изоляции, то есть изоляция далеко не полная, эти сроки трансгредируют, возможны смешивания и всякие такие штуки. Если сдвиг достаточно велик, в пределе может получиться практически полная изоляция.

То же самое может касаться условий гнездования. Известно, что птички каждого вида обладают опять-таки врожденной наследственной склонностью гнездиться определенным образом. Одни гнездятся на верхушках деревьев, другие — на земле, третьи — в кустарниках, четвертые — в нижней части кроны деревьев, и так далее.

Возможны сдвиги и такого рода: например, при расселении уже упоминавшегося дубровника, овсянки-дубровника, по-видимому, в освоенной им сейчас уже западной части ареала, в европейской России до Польши, он уже долез почти до ГДР; гнездовые биотопы, как выражаются орнитологи, у него несколько иные, чем в Сибири, на Урале.

Физиологические типы изоляции сводятся вот к чему: в основном, антропоморфически, «по человечеству», это определить можно очень просто: с мужской точки зрения «кои предпочитают брюнеток, а кои блондинок, а есть щеголь-ки, которые стреляются к рыженьким». Это в шутку, а всерьез физиологические формы изоляции сводятся к тому, что вероятность эффективной копуляции, эффективного скрещивания, нарушается какими-то внешними по отношению к виду факторами, и не тем, что такое скрещивание генетически невозможно или неполноценно. Если скрещивание происходит, гибриды вполне жизнеспособны, плодовиты и все такое, но вот осуществление скрещивания по тем или иным морфофизиологическим причинам снижается.

Даже у мухи-дрозофилы статистически вполне значимо было показано, что определенной мутантной формы самцы предпочитают определенные генотипические формы самок, и наоборот. Почему, пес их знает, так сказать, нашему брату не всегда легко точно и строго

определить, почему, скажем, предпочитаешь брюнеток, поди там определи, это не так-то просто. А в мушиных предпочтениях, уж действительно, черт ногу сломит. Почему, скажем, самцы yellow предпочитают самок ebony, а не yellow, и не нормальных, неизвестно. Да это и не существенно.

Важно только, что у любых организмов по разным морфофизиологическим причинам может возникать понижение вероятности определенного типа скрещивания. Хотя, осуществившись, такое скрещивание протекает совершенно нормально, гибриды нормально жизнеспособны и плодовиты. И опять-таки разных форм физиологической изоляции может быть очень много. Это зависит от вида. Например, у растений распространенной формой физиологического препятствия к самоопылению является так называемая гетеростилия, генетика которой прекрасно изучена Эрнстом в Швейцарии и целым рядом других людей. То есть морфологическое взаиморасположение пестика и тычинок, которое либо способствует, либо препятствует самоопылению в цветке.

***

И наконец, собственно генетическая биологическая изоляция. Она сводится вот к чему. В этом случае может не быть ни экологической, ни физиологической изоляции, то есть вероятность скрещивания совершенно нормальна, но результаты скрещивания не нормальны. В результате накопления определенных мутаций, а очень часто — хромосомных аберраций, гибриды от скрещивания либо обладают пониженной жизнеспособностью, либо даже при нормальной жизнеспособности — пониженной или совершенно отсутствующей плодовитостью.

Иногда жизнеспособность совершенно нормальна. Вот классический пример из сельского хозяйства — лошаки и мулы, то есть гибриды между лошадьми и ослами, реципрокные гибриды. Они не только вполне жизнеспособны, но обладают целым рядом полезных хозяйственных качеств. Например, мулов специально разводят как особо выносливых вьючных и верховых животных для

горных стран, хотя они абсолютно стерильны. Значит, мулов и лошаков нужно всегда, так сказать, фабриковать заново, они «в себе» не разводятся, они абсолютно стерильны, и их нужно получать всегда в результате скрещивания лошадей и ослов.

Вот эта собственно генетическая изоляция является, по-видимому, самой важной конечной ступенью. И целый ряд сформировавшихся видов в той или иной степени обладает этой собственно генетической изоляцией. Когда две формы генетически, в собственном смысле слова, изолированы, то тогда уже необратимо нарушена нивелировка в результате перемешивания. Другие формы изоляции могут быть частично, так сказать, нарушены, а собственно генетическая форма обычно уже необратима, потому что в большинстве случаев она является результатом не какой-нибудь одной мутации, которая, например, могла бы обратно мутировать (мы с вами видели, что существуют обратные мутации), а результатом уже подобранной комбинации мутаций, часто генных и хромосомных, а вероятность реверсии комбинации ничтожна.

Этим и объяснятся знаменитый старый, так называемый закон Долло, бельгийского палеонтолога; закон необратимости эволюционных процессов, потому что эволюционный процесс — комплексный, исторически протекающий во времени. Теоретически можно себе все представить — обратно теми же шажками, но вероятность такого повторения в обратном направлении эволюционных шагов настолько ничтожна, что ее можно считать практически неосуществимой. И вот такое обращение вспять достигнутой генетической изоляции между двумя формами тоже практически невероятно.

В связи с изоляцией нам остается рассмотреть следующее. Какие формы изоляции первичны? Господа зоологи и ботаники по причине склонности к какому-то ограниченному своему материалу — один интересуется бабочками, другой — васильками, или недостаточному знакомству с генетикой и общей биологией часто спорят на эти темы. Одни уверяют, что всегда начинается

с географической изоляции, а потом переходит на биологическую. Другие говорят: «чепуха, так не может быть, потому что никогда не бывает, потому что не может быть, — начинается, наоборот, с биологической, а потом, мол, они расходятся, иногда даже подыскивая себе подходящую среду в разных местах земного шара». Конечно, все это словоблудие, спорить на эти темы бесполезно, потому что совершенно ясно, что первично может возникать любая форма изоляции, вплоть даже до собственно генетической. Мы знаем, что у растений очень часто появляется сразу мутативно, скажем, полиплоидия. А тетраплоид при скрещивании с исходным диплоидом дает стерильные триплоиды, как мы уже с вами говорили. Следовательно, появление полиплоидных растений неизбежно ведет, если они стоящие и не отметаются отбором, к образованию, как выражаются биогеографы, симпатрического, то есть в пределах одного и того же ареала, хорошего нового вида.

Вначале они, конечно, морфофизиологически очень сходны, за исключением тех отличий, о которых мы говорили, некоторый гигантизм и так далее, связаных с полиплоидизацией хромосом. А затем, благодаря биологической изоляции с самого начала, их эволюционная судьба неизбежно пойдет немножко по-разному, они смогут в пределах одной и той же территории приобрести различные адаптации, по-разному расширять свои ареалы и так далее. Вот вам одна крайность.

Другая крайность, давно, со времен Дарвина известная, по-видимому, наиболее часто встречающаяся: аллопатрическое образование видов, то есть начинающееся с географической изоляции у животных. Наиболее географически удаленные формы, во-первых, меньше всего перемешиваются, а во-вторых, обыкновенно находятся в наиболее отличных условиях, в которых по-разному протекает естественный отбор. Если в середине такого ареала возникает какая-либо непреодолимая преграда, будь то экологическая, физиологическая или территориально-механическая, — такие формы могут превратиться в хорошие виды, которые потом вторично могут и

трансгредировать своими ареалами. Это второй крайний случай со всеми возможными промежуточными.

Весьма вероятно, что и у животных первичными формами изоляции часто являются как раз не территориально-механические, а экологические, отчасти физиологические. Во всяком случае в видообразовании конечным этапом всегда является та или иная степень собственно генетической изоляции, то есть даже в тех случаях, когда результаты удачного скрещивания неудачны, то есть гибриды либо обладают пониженной жизнеспособностью, либо пониженной плодовитостью, либо и тем и другим.

И еще раз повторяю, изоляция — опять-таки не направляющий фактор эволюции, а фактор филогенетической дивергенции, то есть фактор, обусловливающий и, во всяком случае, редко усиливающий дифференцировку одной формы на две или несколько. Таким образом, из единой биологической формы возникает несколько разных биологических форм в результате действия тех или иных форм изоляции — территориально-механической, или биологической, или комбинации, по-видимому, чаще всего разных форм этих изоляций.

Естественный отбор

Мы рассмотрели три элементарных эволюционных фактора: мутационный процесс, популяционные волны и изоляцию. И надо сказать, что у всех этих факторов одна общая черта — они не векторизованные, а случайные, они работают статистично. О мутационном процессе мы уже многократно говорили — это дарвиновская «неопределенная изменчивость», случайное статистическое возникновение мутаций. Популяционные волны тоже чисто статистически работающий фактор, это с точки зрения вида совершенно случайные флуктуации какого-то комплекса условий, в результате которых флуктуируют численности; в результате флуктуаций численностей флуктуируют соответственно концентрации мутаций, присутствующих в популяции.

Изоляция — длительно работающий фактор, но в конечном счете механизм опять-таки сводится к статистике. Нарушается та или иная степень панмиксии, в результате чего, если не работает отбор, то совершенно случайно из одной группы особей образуется две или три группы особей, отделенных изоляционным барьером, в которых предыдущие два флуктуирующих фактора — мутационные процессы и популяционные волны — могут, случайно, совершенно независимо сработать. Если это не будет нивелироваться, то совершенно случайно, по статистике, чисто математико-статистически должна произойти дифференцировка одной формы в две, или в три, или сколько там подразделит изоляция. Следовательно, все эти факторы по природе своей работают с помощью случайностных механизмов. Это объединяет все три фактора.

В результате работы этих трех факторов может, однако, возникнуть элементарное эволюционное явление, о котором мы говорили вначале и под которым мы понимаем изменение генотипического состава популяции. В результате мутационного процесса, популяционных волн и изоляции может измениться генотипический состав популяции. Одна популяция может разбиться на две, три или большее число популяций с разным

генотипическим составом. Следовательно, элементарные эволюционные явления, те единицы, из которых, как мы в конце увидим, складывается собственно эволюционный процесс, могут образоваться в результате действия этих первых трех элементарных эволюционных факторов.

Но, как мы говорили в начале этих рассуждений, эволюция — процесс направленный, адаптивный и характеризующийся как филогенетической, так и онтогенетической дифференцировкой, что все вместе создает трудно точно определимый, но, так сказать, качественно вполне понятный так называемый эволюционный прогресс. Так вот, единственным фактором, который направляет эволюционный процесс, создает адаптации и тем самым в результате онтогенетической дифференцировки эволюционный прогресс, является естественный отбор.

Естественный отбор — фактор чрезвычайной важности. Вначале я вам кратко уже говорил об отборе в дарвиновском понимании этого слова. Дарвин очень логично вскрыл в живой природе принцип отбора; в этом, собственно, его основная заслуга и величие. Вскрыв в природе принцип отбора, Дарвин поставил эволюционные идеи на научную основу и создал эволюционную теорию, каковой до него не было. Значит, эта дарвиновская логика — я ее повторю еще раз, это чрезвычайно существенная вещь, нужно совершенно ясно себе ее представлять — сводится к тому, что наблюдение показывает, что у всех живых организмов имеется та или иная степень перепроизводства потомства. Иногда огромная (вспомним мадам белугу с 20 миллионами икринок), иногда сравнительно небольшая, но видов без перепроизводства потомства нет.

Второе наблюдение — это всеобщность наследственной изменчивости. Дарвин называл эту изменчивость «неопределенной изменчивостью» совершенно правильно, иногда «случайной изменчивостью», потому что это действительно лучше всего отражает ее общий характер: ненаправленность, случайность, возможность флуктуаций любых признаков в любых направлениях. В результате перепроизводства потомства неизбежно то, что Дарвин назвал борьбой за существование. Дарвин в свое

время понимал эту борьбу за существование очень точно и тонко. Не так, как ее после Дарвина многие популяризаторы изображали лишь в виде грубых взаимоотношений «хищник – жертва», например.

Борьба за существование сводится, так сказать, к конкуренции за достижение репродуктивного возраста, формы, и механизмы этой конкуренции бесконечно разнообразны. И сам Дарвин представлял их себе ясно и описывал целый ряд случаев такой конкуренции самых разных родов. Причем борьба за существование – это опять-таки не гипотеза, не теория, не выдумка, а результат наблюдения, это просто непосредственное следствие того, о чем мы неоднократно уже говорили: что у видов, статистически находящихся в стабильном состоянии в отношении численности, то есть не вымирающих и резко не увеличивающих свою численность, от поколения к поколению передается по две особи. Каждая пара оставляет после себя пару в среднем, статистически, потому что легко подсчитать, что если это будет немножко больше, вид очень быстро заполонит всю Землю, ему просто места не хватит; если это будет немножко меньше, он столь же быстро вымрет.

Так вот, раз имеется перепроизводство потомства, а в норме большинство видов обладает стабильными численностями, то из этого просто следует неизбежность вот этой самой борьбы за существование в дарвиновском смысле слова. Тут ничего не поделаешь. Мы знаем, что на пару белуг приходится за поколение около 20 миллионов в большинстве своем оплодотворенных икринок, а остается на следующее поколение два экземпляра. Следовательно, огромное число погибает на разных стадиях развития, не достигнув репродукционного возраста.

И вот, из всех этих трех наблюдений – перепроизводство потомства, изменчивость и борьба за существование – Дарвин и вывел принцип отбора. Это уже не наблюдение, а природный принцип, так же как ньютоновские основные принципы механики являются не просто наблюдениями, а принципами, выведенными на основе наблюдений. В таком же смысле дарвиновский

принцип отбора является выведенным из наблюдений общим природным принципом, относящимся к живой природе. Ну и в сущности, это один из очень немногих чисто биологических природных принципов. Мы к этому в конце вернемся, он связан логически и теснейше с основным биологическим принципом, с которого мы начали все наши рассуждения, — с принципом в известной степени изменчивой, но высоко стабильной системы кода наследственной информации, передаваемого от поколения к поколению.

Естественный отбор. Гетерогенность популяций

Теперь нам нужно посмотреть, что представляет собой отбор с генетической точки зрения. Я вам уже говорил: в свое время Дарвин в сущности ничего не знал о наследственности и изменчивости. Так же, как Мендель в свое время ничего не знал о цитологии. Это не помешало им вскрыть правильные закономерности в природе. Но мы сейчас знаем основные свойства и признаки наследственности и изменчивости организмов и поэтому более дифференцированно можем оценивать значение естественного отбора.

Надо сказать, что хотя Дарвину уже удалось принципом отбора объяснить с естественно-исторической точки зрения большинство феноменов макроэволюции, сейчас работу принципа отбора мы представляем себе и более мощной, и значительно более дифференцированной, чем это было возможно во времена Дарвина и вообще в конце XIX, и даже в начале XX века.

На основании того, что мы неоднократно уже обсуждали в связи со свойствами мутаций и мутационного процесса, действительно можно сказать, что при каких-то константных условиях теоретически любой генотип имеет какое-то положительное или отрицательное отборное значение, всегда в какой-то, хотя бы малой степени отличается по своей относительной жизнеспособности в широком смысле слова. То есть вероятности выживания, в дарвиновском смысле слова, — достижения репродуктивного возраста.

У целого ряда объектов из микроорганизмов, растений и животных проводились специальные опыты, о которых я вам частично уже рассказывал, где с достаточной точностью изучалась относительная жизнеспособность отдельных мутаций — в определенном генотипе, в определенной генотипической среде, — и комбинаций мутаций, и мутаций в разной генотипической среде, что экспериментально, практически выражается в отборе

модификаторов жизнеспособности определенной мутации, которая является в опыте индикатором или, собственно, основным предметом опыта.

Можно взять какую-нибудь мутацию, white или yellow, или еще какую-нибудь, или ebony, и вести отбор на ее относительную жизнеспособность, безразлично в гетерозиготном, гомозиготном состоянии — в любом. Иногда в конце XIX, но особенно в начале XX века, когда появились сведения у биологов о менделевских правилах наследственности, понятии гетерозиготности, гомозиготности признаков, высказывалось такое, ну что ли, сомнение в правильности дарвиновских эволюционных взглядов на назначение отбора, которое сводилось примерно к следующему рассуждению.

«Ну ладно, появился какой-нибудь признак в виде мутации, ну, ежели он подлежит отрицательному отбору, то он и исчезнет, а может быть, он был бы интереснее и нужен в связи с какими-то другими признаками, в комбинации с ними». Ведь такие случаи у живых организмов наблюдаются очень часто. Все вы знаете из популярных книжек и учебников о явлениях мимикрии и мимитизма, в этих явлениях очень много любопытного. Например, имеются вот такие перепончатокрылые насекомые — палочники, богомолы и всякие другие. Они имитируют либо зеленый или сухой лист, либо сучок куста или дерева, но вся эта имитация годится при одном условии, что это насекомое, изображая сухой сучок, не будет прыгать, бегать и, понимаете ли, резвиться. Потому что сухие сучки не резвятся, ведь тогда любая птица уж как-нибудь разберет, что это не сухой сучок, а совершенно живое насекомое, которое можно съесть.

Так вот, любопытно, что у насекомых, мимитирующих определенные неподвижные объекты, в комплекс мимитических признаков привносится один существенный физиологический признак — каталепсия, то есть способность при определенных раздражениях извне впадать в каталептическое состояние, так сказать, сопряженное с типом мимитирующей морфологии. Вот, скажем, палочник, изображающий сухой сучок с веточками, впадая в

каталептическое состояние, заднюю часть брюшка прижимает к ветке или к стволу и оказывается неподвижно торчащим, а передние лапки поднимает вперед кверху и действительно становится совершенно похожим на сухой сучок на ветке. То же самое проделывают некоторые богомолы.

Затем, я забыл, как их звать по латыни, есть такие замечательные плоские насекомые, тоже из перепончатокрылых, которые имитируют зеленый лист вроде дубового. Они таким же образом впадают в каталептическое состояние и изображают лист, прикрепленный к сучку.

Следовательно, целый ряд отборных признаков требует более-менее сложной комбинации. Все отдельные, составные части такого отборного комплекса как таковые в качестве признаков морфологически никакого особого значения не имеют. Без похожести на сучок каталепсия без надобности; наоборот, птицам будет еще удобнее и спокойнее поедать этих неподвижных насекомых. Без каталепсии морфологические признаки, имитирующие сучок или лист, вроде, также без надобности.

Так вот, возражение сводилось к следующему. Как же могут отдельные наследственные компоненты такой комбинации дождаться, пока случайно образуется такая комбинация, не будучи устранены отрицательным отбором?

И вот сейчас мы знаем, что доминантность является эволюционно и отборно приобретенным признаком, явившимся результатом того, что вновь возникающие мутации в гомозиготном состоянии, естественно, в большинстве случаев хуже исходного природного типа, из которого они возникли. Поэтому в результате длительного отбора (по-видимому, самого долгосрочного отбора в живой природе) организмы имеют возможность обходиться одним исходным аллеломорфом, то есть в гетерозиготном состоянии. Этим объясняется то, что даже резко отрицательные мутации в гетерозиготном состоянии обычно не снижают жизнеспособность, а иногда даже повышают относительную жизнеспособность. Этим и объясняется то, о чем мы уже говорили, — вот эта изрядная

нашпигованность мутациями природных популяций, мутациями в гетерозиготном состоянии.

Значит, каждая природная популяция является богатейшим резервуаром мутаций в гетерозиготном состоянии. И в гетерозиготном состоянии эти мутации и могут ждать, являясь, так сказать, кандидатами на положительный отбор. Это богатство любой природной популяции гетерозиготными мутациями создает опять-таки вероятностно статистически благоприятную основу для образования любых могущих быть полезными комбинаций из этих мутаций.

Вторая очень важная вещь, которую нужно совершенно ясно себе представлять и которую до сих пор очень многие биологи, особенно зоологи, никак не могут себе ясно представить и к ней привыкнуть: что отбираются всегда генотипы, а признаки — иногда. В результате этого непонимания биологическая литература засоряется всякими дурацкими рассуждениями о том, какое положительное, или отрицательное, или эволюционное значение может иметь хвост длиннее на полтора сантиметра или короче на полтора сантиметра, или какое-то пятно, понимаете ли, на хвосте, или на крыльях, или на животе, или на спине, или еще что-нибудь такое. В большинстве случаев это пустопорожние рассуждения, потому что большинство морфофизиологических признаков как таковые не имеют отборного значения.

Я далее скажу, что это не всегда так, но, как правило, отборное значение имеют генотипы, то есть опять-таки свойство мутации — в определенной генотипической среде, то есть в комбинации со всеми другими генами соответствующего генотипа, в котором эта мутация возникла, — так или иначе влиять на эту относительную жизнеспособность, на вероятность достижения репродуктивного возраста. Так как каждое наследственное изменение, по-видимому, вызывает целый ряд морфологических, физиологических, химических изменений в организме, то обычно даже при крайне точном анализе трудно сказать, с чем связано, скажем, повышение или понижение относительной жизнеспособности.

Нужно всегда себе представлять, что действие отбора идет, так сказать, естественно — от начала к концу, а не от конца к началу. Не признаки отбираются, а генотипы отбираются обычно. Ведь очень часто определенный генотип может отрицательно отбираться в результате повышенной эмбриональной или личиночной смертности, еще задолго до того, как образуется основной морфологический признак, отличающий данную мутацию от других.

Так что долго рассуждать о хвостах и прочих признаках — безразлично, длина ли это хвоста или вес печенки-селезенки (сейчас у многих зоологов увлечение не экстерьером, а интерьером — признаками анатомическими), — это конечно, просто недоразумение. В этом отношении между весом печенки и хвостом никакой особой разницы нет, потому что сам вес печенки является конечной стадией онтогенетического развития. От чего он, этот вес печенки, зависит — это другой вопрос. Зависит он опять-таки от каких-то генотипических признаков, от комбинации соответствующих мутаций. Иногда, конечно, скажем, гиперфункция или гипофункция селезенки или другого органа, так же как и длина или окраска хвоста, может как признак иметь значение.

Вот, после того как я вам сказал, что в основе отбора лежит генотип, нужно столь же ясно себе представлять, что в ряде случаев признак или свойство как таковое может иметь положительное значение. Например, если какая-либо мутация повышает мимикрические свойства организма, ну скажем, так влияет на окраску, что врагам статистически, на столько-то процентов, становится труднее узнавать свою добычу на природном фоне, то этот признак как таковой может иметь положительное отборное значение и соответствующий генотип может положительно отбираться.

Отбор фенотипов, несомненно, есть, но в общей форме нужно всегда исходить из того, что давление отбора начинается, собственно, с образования зиготы и относится к соответствующему генотипу, и даже не к отдельной мутации. В качестве примера я приводил мимитические признаки, но таких признаков сколько угодно,

где, собственно, комбинация генов может оказаться положительно отбираемой, в то время как отдельные генетические компоненты этой комбинации могут оказаться отрицательно отбираемыми.

Эти факты показывают, насколько дифференцированно мы можем сейчас представлять себе действие отбора — значительно более дифференцированно, чем во времена Дарвина. Так как отбор в основном действует на генотипы, то нам сейчас понятна, применяя «вернадское» слово, «всюдность» гетерогенности популяций, то есть то обстоятельство, что все природные популяции всегда являются в более-менее высокой степени гетерогенными.

Дело в том, что гетерогенность популяций, с одной стороны, ведет к тому, о чем мы только что говорили: если в популяции, хотя бы в гетерозиготном состоянии, находится достаточный запас различных мутаций, то тем самым популяция в случае нужды всегда способна к образованию нужных комбинаций. Так сказать, кирпичики, стройматериал есть. Вот если появились мутации, делающие бывшего кузнечика похожим на лист или сучок, и появилась мутация, которая вызывает способность к впадению в каталептическое состояние, то они могут скомбинироваться и получится великолепный случай мимитизма. С другой стороны, известная степень гетерогенности неизбежно повышает общую пластичность популяции. Так как, в сущности, нет двух абсолютно идентичных, с точки зрения жизнеспособности, генотипов, то любая популяция, неизбежно находясь в условиях флуктуирующей среды, флуктуирующих взаимоотношений с другими видами, флуктуирующей численности и так далее, тем резистентнее, чем она более потентна, более плюрипотентна.

Если популяция представляет собой чистую линию, то есть все индивиды генотипически идентичны, то ясно, что для этой популяции имеется какой-то один оптимум и в обе стороны пессимумы существования, и при флуктуациях в сторону пессимумов может быть достигнуто состояние действительно пессимальное для популяции. Если же популяция гетерогенна, то в каких-то разумных пределах, которые определяются физиологическими границами

возможности существования данного вида, популяция, в сущности, почти никогда не попадает в условия пессимума. Что является пессимумом для одних генотипов, то может оказаться оптимумом для других, и так далее.

Значит, гетерогенная популяция находится в более выгодных отношениях со средой, чем популяция генетически гомогенная. Ну, это опять-таки можно показать экспериментально. Недавно в Свердловске была зоологическая конференция, на которой я сделал доклад о полиморфизме у божьих коровок. Вкратце напомню этот пример. Существуют двуточечные божьи коровки — *Adalia bipunktata,* они всем присутствующим здесь известны. Эти божьи коровки бывают двух сортов — с черными точками, а могут быть черными с красными пятнами.

И вот очень любопытно, что практически все популяции этой *Adalia bipunktata* (насколько известно, мне во всяком случае неизвестно гомогенных в отношении окраски популяций) содержат обе формы, только в разных числовых отношениях. И вот в течение примерно 10–11 лет я собирал очень большой материал в месте зимовок этих божьих коровок. Они на зиму забираются в щели стен, древесные щели, под кору деревьев. В щелях каменной стены (в южных стенах это обычно бывает) я нашел очень богатые зимовки этих *Adalia bipunktata* и каждый год собирал изрядное количество, порядка пары тысяч первой весенней популяции, когда перезимовавшие в первые весенние жаркие дни начинают вылезать из зимовки и разлетаться по лугам и полям, и последние осенние популяции, когда в последние теплые осенние дни эти адалии в массовом количестве слетаются на место зимовки, заползают в эти самые щели и остаются там на зиму.

Вот оказалась очень замечательная вещь. Получается такая картина: в первых весенних популяциях всегда больше красных, меньше черных, а в осенних, наоборот, — больше черных, меньше красных. Значит, за летний сезон отношение сдвигается в пользу черных форм, а за зимний сезон — в пользу красных форм — с красными элитрами и черными пятнами. И так без единого исключения в течение всех 11 лет. Несколько раз, не каждый

год, я проделывал счетную проверку: весной, когда все жуки из определенных щелей вылетят, я прутиком выковыривал оттуда всех покойников. Всех, которые не пережили зиму. И соответственно там было больше черных и меньше красных. Картина совершенно ясная: здесь мы имеем удобный и наглядный случай того, о чем я говорил, — балансированного полиморфизма, в данном случае диморфизма. Значит, красные и черные формы подвержены действию противоположных давлений сезонного отбора. Зимой лучше выживают красные, а летом — черные. В результате получается некоторое динамическое равновесие этих двух форм.

Случаи так называемого диморфизма или полиморфизма, наблюдаемые биологами, — это ведь в сущности не что иное, как случаи, когда на удобных альтернативных, внешне легко отличимых признаках можно проверять то, что в общей форме я вам говорил. Разные генотипы всегда отличаются друг от друга в отношении давления на них того или иного отбора при тех или иных условиях. И благодаря этому гетерогенность популяции — не что иное, как полиморфизм.

Полиморфизм есть специальный биологический термин для тех случаев, когда гетерогенность легко видна морфологически на удобных признаках, больше ничего. Полиморфизм есть просто, так сказать, частный случай гетерогенности популяции, морфологически удобный. И на таких удобных случаях можно экспериментально показать это разнонаправленное давление отбора на разные генотипы, входящие в состав популяции.

Кстати, Янус Янусович Лус*, зоолог греческий, в свое время, 30 лет тому назад, генетически исследовал *Adalia bipunktata* и показал, что это все простые менделирующие признаки. Ну, форм-то не две, а на самом деле больше. Имеются разные варианты красных форм и черных форм, но наиболее обычными являются те, о которых я вам говорил. Все эти цветовые формы *Adalia bipunktata* определяются простыми менделирующими мутациями.

*Янис Янович Лус (Лусис).

Назову еще один генетически проанализированный пример, где физиологический признак в некоторых популяциях полиморфичен, а в некоторых делается мономорфным. Мы экспериментально изучали географическую изменчивость *Epilachna chrysomelina*, тоже божьей коровки, но, в отличие от большинства божьих коровок — хищников, подсемейство *Epilachnini* являются фитофагами — растительноядными. Вот эта *Epilachna chrysomelina* поедает различные тыквенные растения: тыквы, дыни, арбузы, огурцы, в некоторых местах является вредителем бахчевых культур. Она очень широко распространена: северная граница проходит по южной Франции, Альпам, северу Балкан. Как почти всегда в таких случаях, где она проходит у нас — неизвестно, потому что наши все энтомологи занимаются чем-то, но точно локализовать насекомых не могут. Но где-то, на самом юге, в Причерноморье, проходит северная граница, по северному Кавказу и по северу средней Азии, затем уходит в Индию, а восточная граница идет по западной Индии, и на юго-запад оттуда, значит, включена вся передняя Азия, Средиземноморье и вся Африка.

Так вот, мы имели живой материал из нескольких десятков популяций из самых разнообразных местностей Африки, Средиземноморья, южной Европы и так далее и разводили в одних и тех же условиях, в одной и той же экспериментальной оранжерее с более-менее константной температурой, со всякой такой штукой. Кормились они на проростках тыквы, на небольших растеньицах тыквы, кормили их великолепно круглый год.

Жуки эти довольно долго живут, с полгода, но сравнительно быстро развиваются — недель пять, так что в год можно получать 6–8 поколений. И вот что мы выяснили: жуки из северных популяций осенью прекращали кладку, а субтропические и тропические популяции клали яйца круглый год. Ну, такая явная наследственная разница. Мы пробовали определить, в чем дело, ни черта у нас не получалось, хороших расщеплений не выходило, первое время — ничего. Пока случайно мы не начали работать (по другому вопросу) на тех же жуках в политермостате, где

было искусственное освещение, которое поздно вечером лаборантка выключала, а рано утром включала. Значит, круглый год в этом политермостате было одинаковое освещение.

И вот оказалась такая штука: в этих политермостатах всякая разница между южанами и северянами исчезла. Когда мы подробнее разобрались, выяснилась очень простая вещь: имеется одна мутация, просто менделирующая, моногибридно расщепляющаяся 3:1, заключающаяся в том, что рецессивная форма обладает свойством есть только на свету. Если темно — она не ест, а доминантная — питается, как говорится, при любой погоде, и днем и ночью. А так как у насекомых кладка зависит от состояния упитанности самок, то эти самые северные расы, которые оказались гомогенными по рецессивной форме, на зиму прекращают кладку, что с точки зрения южно-европейских, северных для этого вида рас, вполне разумно, потому что в Европе зимой — зима, а в тропиках зимой зимы нет, а в общем такое же лето, и они могут столь же благополучно существовать и размножаться. Северянам, конечно, нужно, вроде *Adalia bipunkta*, заползать в какие-нибудь щели, в землю и так далее, впадать в более-менее анабиотическое состояние, потому что жрать им нечего. Откладывать яйца при этих условиях означает губить собственное потомство.

Так вот, северно-африканские и большинство переднеазиатских популяций полиморфны. Они всегда состоят из смеси гомозигот и гетерозигот. Имеются, значит, и питающиеся в темноте, и не питающиеся в темноте. На юге в результате отбора остается одна форма, питающаяся круглые сутки, а на севере — другая, которая ест только на свету.

Следовательно, здесь мы имеем очень красивый случай физиологического признака, просто менделирующего, где у субтропических популяций полиморфизм, который на севере и на юге под давлением отбора превращается в мономорфизм — остается либо та, либо другая из этих двух форм. Совершенно разумно в данном случае.

Вид. Видообразование

В результате отбора могут образовываться и любые формы изоляции. Я вам уже говорил в связи с характеристикой мутаций как элементарного эволюционного материала, что существуют мутации, влияющие на физиологическую изоляцию. У дрозофилы можно очень точно в опытах любой обширности показать, что между различными мутациями, комбинациями, исходным диким типом и так далее могут наблюдаться самые разнообразные отношения в смысле преферентного оплодотворения. Скажем, самцы одних форм предпочитают определенные формы самок, и наоборот.

Признак у *Epilachna*, про который я вам рассказывал, это тоже типичный экологический признак; в результате отбора и гетерогенного состава генотипов в популяции могут образовываться такие таксоны, внутривидовые формы.

Про отбор можно говорить бесконечно долго, мне же на основе тех немногих примеров, которые я разобрал, хочется сказать, что сейчас мы, собственно, не видим границ действия отбора, потому что, еще раз повторяю, при каких-либо условиях любой генотип обладает какими-то положительными или отрицательными отборными признаками. Значит, в условиях одинаковой среды разные генотипы ведут себя по-разному, и соответственно набор разных генотипов соответствует разным оптимумам среды.

В результате в любой природной популяции создается система чрезвычайно тонко действующего отбора, ну и поэтому не удивительно, что все реально существующие в природе формы живых организмов в своем роде являются совершенными с точки зрения адаптации. Они все как-то приспособлены к условиям своего существования. При этом мы с вами, однако, уже говорили на тему о том, что специализированные адаптации не всегда соответствуют эволюционному прогрессу.

Мы с вами разбирали вопрос о том, что в эволюционном отношении часто неспециализированные формы и

в силу своей неспециализации часто количественно угнетенные могут долго существовать в качестве кандидатов на большой расцвет в будущем в результате появления специализированных адаптаций.

В частности, я вам говорил, что и человек является слабо специализированной формой, и в этом его сила. Преимуществом человека перед обезьяной является то, что у обезьяны слишком много рук, больше ровно на одну пару. У обезьяны четыре руки, а у человека только две, а вместо второй пары рук — пара ног, и это выгоднее, это позволило человеку принять вертикальное положение, что, в свою очередь, позволило отбирать мутации, увеличивающие череп, кору больших полушарий и так далее. В результате человек стал морфофизиологически по-прежнему очень слабо специализированным зверем, но очень резко развившим энцефальную адаптацию в смысле больших полушарий. Это очень хорошо и подробно расписал Джулиан Хаксли еще в 36-м году.

Мы можем вернуться «на первое». Разобрав четыре эволюционных фактора, кратко рассмотреть, как же формируются элементарные эволюционные явления, чем они являются и что происходит дальше. Я уже говорил, что биологически длительное изменение генотипического состава популяции может произойти и под воздействием первых трех не направляющих эволюцию эволюционных факторов. Но эти эволюционные явления, то есть популяции, изменившие свой генотипический состав, конечно, еще не являются эволюционным процессом. Эволюционным процессом они начинают становиться тогда, когда между ними происходит уже конкурентная борьба.

Так же, как можно утверждать, что нет двух индивидов с одинаковым генотипом, можно утверждать, что нет двух популяций, абсолютно идентичных по генотипической смеси, по своему генотипическому составу. Все популяции в той или иной мере отличаются друг от друга. Следовательно, в пределах вида мы всегда имеем набор популяций, по определению представляющих собой элементарные эволюционные явления, то есть отличающихся друг от друга по своему генотипическому составу.

И вот между такими популяциями, или элементарными эволюционными явлениями, в свою очередь начинает происходить и постоянно происходит конкуренция. Эта конкуренция ведет к тому, что под влиянием отбора ускоряется образование специализированных адаптаций, адаптаций тех или иных форм к среде обитания. Это уже эволюционный процесс, и эти явления — отборные адаптации, они связываются не только с явлениями онтогенетической дифференцировки, но и с филогенетической дифференцировкой, с обособлением внутри вида тех или иных форм, отличающихся статистически по набору генотипов.

В последнее время систематики, в основном зоологи, треплются относительно того, существуют или не существуют подвиды. Да что такое подвиды? Это такая типичная трепология от недомыслия, я бы сказал. Именно от рассмотрения форм опять-таки с точки зрения длины хвоста и веса печени, а не с генотипической точки зрения. С генотипической точки зрения, конечно, картина совершенно ясна. Внутри каждого вида происходит дифференцировка на формы, статистически друг от друга отличающиеся. Вот этого товарищи биологи никак не могут постичь, никак не могут освоить статистическое мировоззрение. Для них всегда должны быть линейные границы. У одного подвида, понимаете ли, длинный хвост, у другого — короткий. Так как во многих случаях имеются постепенные количественные градиенты, которые совершенно резонно умный человек Хаксли назвал «clines» — клиньями по-русски, то можно «клинировать» все на свете. Хотя между клиньями и любыми другими типами статистического варьирования признаков и комбинаций признаков в пределах ареала никакой принципиальной разницы, конечно, нет. И проблема подвидов, конечно, проблема таксономическая, то есть по-прежнему нужно называть те подвиды, которые можно легко отличать, и не называть те подвиды, которые нельзя легко отличать. Теоретически все очень просто. Это, конечно, не снимает практических трудностей с систематиков. От систематика требуется такт и опыт для определения того, что подлежит

таксономическому классифицированию, то есть наименованию по международным законам с помощью тринарной номенклатуры род — вид — подвид и в конце буква автора, а что такому наименованию не подлежит.

Но теоретически картина ясна: любой ареал представляет собой некую территорию, в пределах которой в динамическом равновесии находятся своего рода пики определенных генотипических смесей, которые на границах расплываются, переходят одни в другие. В этих смесях отдельные признаки могут образовывать клинья, другие давать более ясные, приближающиеся к линейным границы распределения. Теоретически здесь все совершенно ясно.

Микроэволюционное рассмотрение касается начальных стадий эволюции и, в сущности, заканчивается видообразованием. Самый важный и занятный процесс, происходящий на таких видовых территориях, в пределах видовых ареалов сводится к своего рода такому динамическому и конкурентному равновесию между наборами разных генотипов. Сводится к тому, что в этих формах, вычленяющихся в пределах вида в разных частях территории, начинается такая степень изоляции, которая ведет к дальнейшему независимому эволюционному поведению, как мы уже с вами говорили. В этом смысле основным признаком вида является практическая нескрещиваемость в природных условиях с близкими такими же видами, потому что это снимает у данных форм возможности вторичной нивелировки путем скрещивания и перемешивания достигнутых различий.

И вот тут опять часто происходят споры, основанные на недоразумении. Ботаники и зоологи совершенно резонно различают две основные формы видообразования: симпатрическую и аллопатрическую. Это значит следующее. Внутри ареала какого-либо вида образуется изолированная форма видового значения, то есть «патрия» — родина у них едина. Аллопатрическая, или «разнородинное» видообразование, — это те случаи, когда новый вид образуется на другой территории, чем исходный. Эти ареалы могут трансгредировать, или не

трансгредировать, или, в конце концов, в значительной мере перекрываться друг другом уже вторично. Но возникновение вида идет на разных территориях.

Ну, конечно, спорить тут не стоит. Обыкновенно спорят специалисты по разным группам, потому что в одних группах дело, может быть, идет преимущественно так, в других преимущественно эдак, но есть целый ряд групп, где и то и другое происходит, скажем, в ряде отрядов насекомых. И имеются, конечно, и все переходные формы.

Другое дело — вопрос, который мы по другому поводу уже кратко затрагивали: какие формы изоляции являются первичными? Обычно при симпатрическом видообразовании первичными являются биологические формы изоляции. И понятно, когда в пределах того же ареала, той же территории обособляется какая-то новая форма; она может это сделать, только если у нее образуются какие-то экологические, физиологические или собственно генетические формы изоляции. Я вам говорил, что такие случаи очень часты у растений, причем прямо скачкообразны. Образование полиплоидных форм обычно ведет к интерстерильности с исходной диплоидной формой, потому что тетраплоид при скрещивании с диплоидом, из которого он произошел, дает триплоиды, а триплоиды, как правило, стерильны «благодаря» невозможности протекания «хорошего» мейоза, потому что вместо пар хромосом тройки хромосом имеются. Одна хромосома, так сказать, не знает, к какому полюсу ей лучше идти, и в результате происходят механические неурядицы мейоза во время редукции хромосом и практически не образуются жизнеспособные гаметы.

Но, пожалуй, чаще видообразование проходит полуаллопатрически (хотя не берусь этого утверждать, так как полагаю, что с достаточной точностью ни для одной крупной группы живых организмов ни систематики, ни биогеографы не удосужились это выяснить). То есть по такому типу: при образовании обычно временных, с геологической точки зрения, преград нарушается панмиксия между разными частями ареала, и тут постепенно могут накапливаться такие генотипические разницы, которые

автоматически, в той или иной форме, ведут и к биологической изоляции. И при исчезновении преграды или переходе через эту вторичную преграду при начале смешивания виды оказываются настолько хорошо изолированными, что в природе смешивания не происходит. Так сказать, аллопатрическое происхождение с вторичной трансгрессией ареала. Ну а в некоторых случаях мы просто не имеем критериев оценки. Я считаю хорошими видами все те формы, которые абсолютно изолированы в природе в результате сильно разорванного ареала. Среди птиц, например, знаменитые голубые сороки пиренейские и дальневосточные, между которыми более десяти тысяч километров расстояния: хотя большинство зоологов считают их подвидами, это типичные виды.

Пути развития генетики

Вначале я вас предупредил, что это отнюдь не курс генетики, и сейчас еще раз хочу повторить, что в связи с тем, о чем я сегодня, наконец, буду говорить, всем присутствующим биологам настоятельно рекомендую проштудировать какой-либо из сейчас уже имеющихся у нас учебников генетики. Лобашев и Мюнцинг — книжки вполне приличные, и каждому следует их проштудировать. Весьма рекомендую вам проделать дрозофильную практику, и еще раз повторяю, что басурмане проделывают это в школах без особых затрат времени.

Действительно, если соберется группа даже в четыре-пять человек, то на каждого расчетов мух окажется очень немного для того, чтобы в сумме по нужным типам скрещиваний дать статистически вполне достаточный материал, это раз плюнуть проделать. Единственное, что здесь нужно, это план и аккуратность. Без хорошего генетического практикума совершенно недостаточно вызубрить или проштудировать учебник генетики. Нужно посмотреть, как это выглядит в действительности. Так же как бесполезно заниматься только по книжке, скажем, математической статистикой. Если не решать соответствующие задачки и статистически не обрабатывать какой-то экспериментальный материал, то вы, будучи нематематиками, никогда не приобретете нужного понимания математико-статистических закономерностей, лежащих в основе целого ряда биологических явлений. То же самое и с генетикой.

Я старался вам рассказывать из области ряда основных генетических явлений. И в общем, так сказать с историческим подходом, причем преимущественно то и на таком материале, который в учебниках, в частности у Лобашева и Мюнцинга, почти не встречается или очень слабо разработан. Это первое, что мне хотелось подчеркнуть в конце этих рассуждений.

Второй вопрос, который мне задали. Каковы, с моей точки зрения, дальнейшие пути развития генетики? В своих рассуждениях, особенно в их начале, я старался вам

показать действительно необычайно изящную логику развития генетических идей по двум руслам. Руслу развития метода скрещивания от Кельрейтера до Менделя и XX века, с одной стороны, и по руслу развития хромосомной теории наследственности с XVIII до XX века — с другой, и их воссоединения в создании и экспериментальной разработке хромосомной теории наследственности.

Теперь о том, что в предвидимом будущем будет происходить в генетике. Ну, прежде всего, в ближайшем будущем будет бурно протекать то, что уже начало протекать.

Я несколько раз вам говорил, что современная так называемая молекулярная генетика и — более общо — молекулярная биология в целом есть не что иное, как логическое следствие развития хромосомной теории наследственности в генетике. Значит, за последние 10–15 лет на ряде объектов, пока лишь самых примитивных, в основном на вирусах, фагах и некоторых бактериях, бурно развивается молекулярная генетика. То есть изучается появление и проявление мутаций на легко обозримых системах длинных полимеров нуклеиновых кислот у этих наиболее примитивных организмов. Что это происходит, очень хорошо по трем причинам. Во-первых, потому что и эти твари, как говорится, божьи твари и нечего ими пренебрегать. Во-вторых, потому что, как всем вам известно, как раз генетика этих наиболее простых из живых организмов имеет очень большое практическое значение в химии, медицине, промышленности, фармакологии и так далее. Наконец, в-третьих, потому что на этих более простых системах легче понять ряд принципиальных вещей. Как известно, на них уже сейчас хорошо понята работа матричного принципа в биологических системах, что чрезвычайно существенно.

Не следует забывать, что скажем, и развитие современных атомных теорий началось не с того, что стали ковыряться в структуре атома среднего или тяжелого элемента, а с модели атома водорода, наиболее простой, и это совершенно закономерно. Так же в этом смысле закономерно и то, что молекулярная генетика развивается

сначала на этих простейших генетических системах. И вот тут я позволю себе высказать вам свою точку зрения, которую тем из вас, кому придется сталкиваться с генетическими проблемами как биологам, советую обдумать.

Дело в том, что все-таки имеются две каверзные вещи по дороге, так сказать, экстраполяции от вирусов к крокодилам и человекам. Вот эти две каверзных штуки. Во-первых, у всех, скажем в кавычках, «настоящих» клеточных организмов, особенно у многоклеточных и у одноклеточных с нормальным половым клеточным циклом — гаметогенезом, имеются хромосомы. А хромосомы, несомненно, образования более сложные, чем полимеры нуклеиновых кислот вирусов и некоторых бактерий. Весьма вероятно, что основной генетический код и в хромосомах заключен в полимерах ДНК, но мы до сих пор точно не знаем принципа построения хромосомы. Ну, достаточно сказать, что одно время доминировала такая точка зрения, что ДНК в хромосоме располагается поперек, а сейчас точка зрения противоположная — ДНК в нуклеопротеиде хромосомы располагается вдоль. Затем, сейчас мы точно знаем, что хромосомы у настоящих клеточных организмов никогда, ни в одной стадии, за редкими исключениями, не представлены одной простой мицеллой нуклеопротеида, а всегда несколькими. И некоторые малограмотные люди, начитавшись соответствующей ученой литературы, склонны путать это с проблемой двойной спирали ДНК. То, что я сейчас говорю, никакого отношения и к двойной и к недвойной спирали ДНК не имеет. В каждой мицелле хромосомного нуклеопротеида двойные спирали ДНК; это своим чередом. Но, кроме того, элементарных мицелл нуклеопротеидов в хромосоме может быть несколько.

Опять-таки, люди скороспелые, в том числе цитобиохимики и цитофизиологи, уже сейчас с пеной у рта спорят сколько их, этих мицелл. Четыре, или 8, или 16, доходит до 64 — числа всегда кратные двум. Но мне кажется, что сейчас существенно не это, а проблема физико-химической природы хромосом, еще совершенно не разработанная. Мы сейчас на самом деле знаем немногим больше, чем 25 лет тому назад. То есть мы точно знаем, что хромосомы —

это нуклеопротеидные мицеллы, но как они в принципе построены и сколько их на элементарную хромосому, то есть на хроматиду, этого мы не знаем. Можно подозревать, что у разных видов и групп организмов их может быть разное число. И опять-таки мы не знаем, видово специфично, тканево специфично или вовсе не специфично это разное число элементарных нуклеопротеидных мицелл в структуре хромосомы. В этом отношении электронно-микроскопические исследования пока крайне туманны в буквальном смысле этого слова, могут интерпретироваться очень по-разному, ну а других-то, в сущности, и нет. Значит, вот одна очень существенная проблема — проблема, скажем так, перехода от понимания простого нуклеиново-кислотного кода к хромосомному коду.

А вот то обстоятельство, что во всей живой природе, за исключением вирусов, фагов и, может быть, некоторых сине-зеленых и бактерий, у всех настоящих клеточных организмов основными кодами являются хромосомы, которые являются нуклеопротеидами, а отнюдь не голыми нуклеиновыми кислотами, и имеют какую-то сверхмолекулярную, или, как некоторые макромолекулярщики любят сейчас выражаться, третичную молекулярную структуру, не может быть случайностью. Это, конечно, имеет какой-то высший смысл, что в результате эволюционного процесса на нашей планете вот дело стабилизировалось так. Развитие на новом молекулярном уровне хромосомной теории наследственности — это одна из очередных задач наряду с продолжением прогресса молекулярной генетики. В области, так сказать, анализа основных генетических структур — это самое важное.

Во-вторых, на том же уровне очень существенным является развитие проблемы механизма мутаций. Я вам представил итог первого приближения того этапа, который был пройден к 50-м годам нашего столетия. Сейчас накапливается большой новый материал, появляются факты, связанные с молекулярной генетикой простейших организмов — вирусов, фагов, бактерий. Появляются кое-какие новые возможности. И вот эта проблема механизма мутаций должна, мне кажется, решаться двояко.

С одной стороны, за последние примерно 15 лет в радиационной генетике и в химическом мутагенезе совершенно не развивался принцип попадания в классическом виде. Это нужно возродить, потому что без принципа попаданий в радиационной генетике и новый этап накопления материала никогда не будет ясно и количественно подытожен. Это неизбежный путь количественных интерпретаций первичных физических процессов, ведущих к образованию мутаций.

Вторая часть вопроса связана с химической и биохимической природой изменений в основных кодах наследственной информации, наступающих после образования первичного физического пускового механизма, определяющего мутацию. Мы очень мало об этом знаем. Потому что, сколь ни странно, биохимики до сих пор знают лишь в общих чертах строение нуклеиново-кислотных полимеров и в общих чертах — основной скелет строения нуклеотидов. В простейших случаях у вирусов, например у вируса табачной мозаики, код которого заключен, несомненно, в простом длинном полимере рибонуклеиновой кислоты, мы, на основании экспериментальных данных, с большой вероятностью можем утверждать, что целый ряд мутаций заключается в заменах одних нуклеотидов другими.

Сейчас накапливается все больше данных в пользу того, что и в нуклеиновых кислотах большую роль играют, ну, скажем так, в кавычках, «микроэлементы», что, по-видимому, имеются структурные примеси отдельных атомов, преимущественно металлов, которые, весьма вероятно, создают целый ряд специфических свойств этих гигантских биологически активных молекул. Не следует забывать, что с этим связаны специфические свойства всех ферментов. Эти активные группы есть то, что и отличает фермент от целого ряда совершенно аналогично химически построенных структур, биологически абсолютно не интересных, не обладающих никакой биологической активностью.

Все ли мутации представляют собой замену нуклеотидов, одного нуклеотида другим с последующими последствиями из этого уже чисто репродуктивно-механического

свойства, или возможны очень, так сказать, субтильные перестройки внутри молекул нуклеотидов — скажем, изменение микроэлементного состава нуклеотидов, — этого мы пока не знаем. Этот путь успешно начат экспериментально опять-таки на простейших системах — на вирусах, фагах и некоторых бактериях.

Надо найти способы и экспериментальные методы анализа этих явлений в пути от гена к гену, точного анализа у настоящих клеточных организмов. Сначала хотя бы у одноклеточных, но настоящих ядерных клеточных организмов с ясным всеобщим для всей высшей жизни на земле половым циклом, гаметогенезом. Это, во-первых, поведет к бурному развитию каузальной, а не феноменологической феногенетики, то есть к пониманию причинной обусловленности, начиная с первичного кода и до конечного развития признака, онтогенеза, целого ряда отдельных свойств и признаков организмов любой сложности.

Ну и совершенно ясно, что например, в области медицинской генетики человека и патологических наследственных признаков человека это позволит не эмпирически, фрагментарно и грубо «чинить» людей, наследственно поврежденных, а действительно подвергать каузальной и этиологически обоснованной терапии наследственные заболевания человека. Это повысит возможности феногенетического использования целого ряда культивируемых животных и растений, причем успех этого направления — об этом я дальше буду говорить — так же, как и всей современной биологии, по моему глубокому убеждению, зависит от здравой и правильной генетической точки зрения. Конечно, это должно вестись не в наивном средневековом плане, а на серьезном уровне действительно точных знаний. Вот это дальнейшая генетическая проблема.

Что касается проблем менее грандиозных и глубоких, я бы сказал, что совершенно необходимо продолжение обычного генетического анализа максимального числа пригодных для этого видов животных, растений и микроорганизмов — для накопления сравнительно-генетического

материала. Не следует забывать, что в комплексных науках о природе, к каковым относится и биология по причине крайнего разнообразия подлежащего анализу материала, сравнительный метод до сих пор является и будет являться во всем предвидимом будущем одним из самых мощных методов в биологии. И потому необходимо всяческое развитие сравнительной генетики.

Для этого «a good thing», хорошим делом, является монографический, генетический анализ любого нового объекта, конечно, не цитрусовых и не слонов, с продолжительностью поколения 25–30 лет. Я вам уже рассказывал, что хитрый ученик Георгия Дмитриевича Карпеченко, аспирант, попробовал избрать себе темой кандидатской диссертации генетику цитрусовых, окончание работы по которой он мог спокойно завещать своим внукам, а сам, значит, разъезжать по Кавказу и Закавказью и покуривать трубку. Он любил курить трубку, но это было проявлением его лени, а не атрибутом точного мышления физика. Многие физики, в том числе и теоретики, любят курить трубку, но в совершенно другом контексте.

Также мне кажется, что очень важным является развитие двух генетических дисциплин: феноменологической феногенетики, то есть изучения опять-таки сравнительными методами, по возможности на разных признаках и разных объектах, феноменологии варьирования фенотипического проявления генов. Это особенно важно для развития медицинской генетики, прикладной генетики домашних животных и культурных растений и популяционной генетики в связи с динамикой популяций. К сожалению, в области популяционной генетики пока еще очень мало динамического материала. Но опять-таки в сравнительном плане важно изучение генотипического состава любых популяций, любых видов живых организмов, растений и животных для накопления сравнительного материала. Особенно важным является изучение популяционной генетики, генотипического состава популяций в связи с динамикой соответствующих популяций — с одной стороны. И, с другой стороны, то, что пока совершенно не сделано — это изучение популяционной генетики в более

усложненном варианте с переходом к популяционно-генетическому поведению в условиях биоценозов, то есть сообществ разных видов живых организмов в условиях стабильных систем из разных видов (систем, которые реально окружают нас в живой природе, в биосфере).

Мы с вами уже кратко говорили, что характерной особенностью жизни и эволюции на нашей планете является формирование стабильных биоценозов. Сейчас одной из интересных кибернетических проблем является установление механизмов, управляющих этими равновесными состояниями. Почему луг, к примеру, на долгие-долгие века остается лугом, лес — лесом, болото — болотом, а не меняется из года в год? Это, конечно, одна из занимательнейших проблем анализа вообще биосферы нашей планеты, и только понимание этих механизмов позволит человеку действительно управлять природой, а не коверкать природу под «фирмой» ее переделки, как мы это часто проделываем. Сперва накричимся на тему того, что переделываем природу, а потом оказывается, где что-то было, росло и жило, там больше ничего не растет и не живет в переделке. Так вот, чтобы этого не происходило, а человек действительно мог повышать, так сказать, оборачиваемость «оборотных» средств в биосфере, ускорять биологические круговороты и повышать тем самым продуктивность биосферы на единицу земной площади и общую биомассу биосферы, нужно понимание этих замечательных процессов стабилизации биоценозов. И весьма вероятно, что частично это будет лежать в анализе популяционно-генетических вещей в пределах не изолированной популяции, а с учетом вот такого стабильного биоценоза.

Начинать нужно, как всегда, с простых моделей, а для этого необходимо научиться их делать — простые стабильные биогеоценотические модели, чем, в частности, я собираюсь в ближайшие годы заниматься. Вот это, пожалуй, основные направления развития генетики в узком смысле слова.

Значение современных концепций и методологий в естествознании. Значение биологии для человечества

Остался заключительный треп. В конце мне в несколько уже специализированной форме хочется вернуться к тому вопросу, который я как-то уже на нашем «коллоквии» докладывал под титлом «о значении привыкания к новым концепциям». Мне хочется сегодня остановиться на вопросе о значении новых концепций в биологии. Мне кажется, сегодня это действительно очень существенная проблема для всей мировой биологии и для нашей биологии в особенности. То, о чем я буду сейчас говорить, в биологии уже происходит, но, правда, обычно бессознательно, и мне кажется очень существенным, чтобы это начало происходить сознательно.

Я должен опять, как и в том своем докладе, начать с напоминания о развитии современной физики. Физика — наука точная, и с одной стороны, физика — наука счастливая в том отношении, что гетерогенная комплексность подлежащего ее исследованию материала значительно меньше, чем в биологии, и даже, пожалуй, меньше, чем в химии. С другой стороны, физика в основном имеет дело и опирается на универсальные законы природы, то есть на такие законы природы и такие принципы, которые имеют действительно универсальное значение — многие универсально-космические и все универсально-земные. Ну, действительно, принцип всемирного тяготения распространяется и на нас с вами, и на любой живой организм. Мы падаем с потолка на пол, а не с пола на потолок. Да и по знаменитому историческому анекдоту Ньютон на биологическом материале — на яблоке — изучал всемирное тяготение. Так что большинство, да, собственно, все принципы и законы физики распространимы на все явления природы, включая, конечно, и биологические.

Значит, к биологическим объектам и к их естественно-научному изучению приложимы все принципы

физики. Мне приходилось уже давно, а затем сравнительно недавно печатно выражаться по этому поводу в методологическом плане. Как раз развитие современной физики научило нас ряду важных методологических принципов, просто открыло целый ряд новых методологических принципов современной микрофизики. И вот мне кажется, что прежде всего биологам нужно считаться с этими методологическими принципами современной физики.

Так как и по-русски напечатаны рассуждения на эту тему в моей с физиком Ромпе статье в «Проблемах кибернетики» сравнительно недавно, в 59-м году, то я на них долго останавливаться не буду. Напомню только, что в самой физике XX века быстрое и успешное освоение тогдашней (в начале века) «физической» талантливой молодежью новых развивавшихся или только намечавшихся тогда физических концепций повлекло к необычайно бурному, быстрому и плодотворному развитию современной физики. В результате в целом ряде классических областей физики, сто с лишним лет фигурирующих в качестве глав в любом учебнике физики — от элементарного до самого толстого немецкого хандбуха, таких как механика, оптика, акустика, учение об электричестве и так далее, эти новые физические концепции произвели соответствующий переворот. И целый ряд разделов этих классических глав физики подняли на совершенно новый уровень, открыв и в этих областях совершенно новые перспективы. И конечно, сейчас немыслим физик, стоящий теоретически на уровне физики двухсотлетней давности, скажем, конца XVIII века. Работать такому физику было бы сейчас очень трудно, и работа его была бы малоплодотворной. Да ему просто было бы трудно найти область приложения своей работы, стоя на позициях конца XVIII века.

Надо сказать, что в биологии дело обстоит совершенно иначе. Должен заметить, что и в физике, и в математике, и в любой точной дисциплине время от времени появляются — и не бездарные — ретрограды, которые либо смеха ради, чтобы пооригинальничать, либо

всерьез становятся на какие-нибудь совершенно устарелые позиции. В точных дисциплинах это ведет либо к очень быстрому разоблачению, либо к тому, что иногда такое возрождение древней точки зрения может оказаться полезным. Затем она поступает в обработку, конечно, уже не с древних, а с современных позиций. Иногда ретроградство может иметь поисковое значение, но обыкновенно все же является оригинальничанием, которое быстро разоблачается.

Вот в биологии ситуация совершенно другая. Большинство самых нормальных не ретроградных, а просто хороших биологов в смысле общих своих концепций и методологических естественно-исторических установок до сих пор работают с точек зрения примерно двухсотлетней давности. Есть, конечно, и передовые биологи, и таковых много и среди молодежи.

С одной стороны, надо постоянно помнить — биологам в особенности — и иметь перед глазами этот пример развития современной физики. С другой стороны, дело не только в усвоении и проведении в жизнь научной работы новых концепций, но и в том, о чем я говорил в своем докладе: что в естествознании новые концепции никогда не бывают буквально революционными, то есть просто отметающими что-то старое. Хорошие старые концепции, установки и теории вечны, они не изменяются, но новые концепции ясно показывают границы их приложения. Старые концепции на поверку обычно оказываются частным случаем этих новых концепций, то есть поле их действия меньше поля действия новых концепций. Ньютоновская механика сейчас столь же точна и так же хорошо работает, как и во времена ее создания, только сегодня мы знаем границы применения макромеханики и то, какие явления природы, так сказать, не могут быть без остатка объяснены с точки зрения законов макромеханики. И дальнейшее развитие физики и математики будет идти естественно-исторически, конечно, тем же путем. А вот в биологии сознательной методологической работы в этом смысле до сих пор не производится. Хотя в биологии в XX веке

произошло нечто аналогичное физике — не даром и не только потому, что создание основ для развития современной молекулярной биологии и молекулярной генетики, как я пытался вам показать, происходило на путях создания хромосомной теории наследственности и развития биофизической части радиационной генетики; и не только потому, что в радиационной генетике употреблялся по тогдашним временам весьма современный фактор ионизирующих излучений. Это лежало много глубже, а именно, заключалось в том, что как генетики 20–30-х годов, так и тогдашние передовые биофизики, с одной стороны, а умные физики-теоретики, с другой стороны, увидели и поняли, что методологически здесь имеется много параллельного и взаимоинтересного. С самого начала образовался тесный контакт с физиками-теоретиками, приверженцами новых концепций физики. Ведь развитие хромосомной теории наследственности и дальнейшее ее превращение в молекулярную биологию означало примерно то же, что в физике означало экспериментальное, а не умозрительное открытие микромира физического.

На путях развития хромосомной теории наследственности и молекулярной биологии был открыт своего рода биологический микромир, открыт некий уровень явлений, происходящих в биологических объектах, позволяющий рассматривать вещи до известной степени, можно так выразиться, «с начала причинных цепей». Так же, как многие физические явления сейчас могут теоретически трактоваться до известной степени с начала классических причинных цепей, с базиса статистической причинности, так же многие биологические явления могут трактоваться сегодня с точки зрения вот этого биологического микромира — с точки зрения основных, исходных управляющих матриц, управляющих систем, с которых, так сказать, начинается биологическое рассуждение.

Проводя аналогии с физикой, нельзя забывать одного важного «недостатка» биологии. Я ведь начал с того, что физика испокон веков занимается установлением

всеобщих, универсальных законов и принципов, наличествующих в окружающей нас природе. Вот биология этим не занималась, а благодаря невероятной комплексности биологических явлений не имела возможности с достаточной четкостью устанавливать даже универсальные биологические макропринципы. Таковых очень немного, и, пожалуй, единственным специфически биологическим является дарвиновский принцип отбора. Я, во всяком случае, другого не знаю. Потому что другой принцип — всеобщий биологический принцип конвариантной редупликации, или идентичного воспроизведения, конечно, — подлежит физическому объяснению. Это глубиннейшее биологическое явление, конечно, протекает по чисто физическим законам. Мы еще не знаем как, но можем быть совершенно уверены, что оно протекает по физическим законам. Из того обстоятельства, что конвариантная редупликация, протекающая по определенным физическим законам, все-таки наличествует — во всяком случае на нашей планете, а по-видимому, и в космическом масштабе — лишь в связи с жизнью, ведет к тому, что логически вытекающий из принципа конвариантной редупликации принцип естественного отбора является действительно единственным всеобщим биологическим принципом.

Естественного отбора в неживой природе мы не знаем и пока даже умозрительно не представляем себе, возможен ли он принципиально в неживых системах, потому что действительно он возможен только как следствие из принципов конвариантной редупликации и изменчивости редуплицируемых структур. Только в таком смысле он возможен, и это, по-видимому, наиболее общая формулировка, так сказать, в космическом масштабе понятия жизни.

***

Так вот, я бы сказал, что новой концепцией в биологии является та сумма знаний, представлений и вычлененных общих принципов, которые связаны с развитием хромосомной теории наследственности и, повторяю, вытекающей из нее молекулярной биологии, то есть

современных представлений о начале биологических причинных цепей.

Я опять поясню это некоторым дурацким примером. В то время как над псевдофилософами в крыловском смысле, в смысле басен, часто издевались, говоря, что вот, эти господа занимаются длинными рассуждениями на тему о том, что от чего происходит — курица от яйца или яйцо от курицы. Эта старинная издевка над философствованием сейчас в биологии теряет смысл, потому что действительно что-то биологическое происходит всегда из основной управляющей системы. Так сказать, не курица из яйца и не яйцо из курицы, а то и другое происходит из той управляющей системы, которая делает курицу с куриными яйцами, а не, как уже говорили, крокодила, дуб или человека. Это вскрытие исходных мест биологических причинных цепей и является, как мне кажется, основным достижением современной биологической концепции.

Я высказывал вам свою точку зрения на то, чем в ближайшее время, по-видимому, стоит заниматься в этой области в узком смысле дальнейшего изучения этих управляющих систем. Но в общем плане развития биологии необходимо, чтобы развитие по возможности большинства, если не всех разделов биологии перешло на эти новые концепции.

Совершенно ясно, что зоогеографам или сравнительным морфологам вовсе не обязательно заниматься кодами ДНК, да и плох тот зоогеограф или сравнительный анатом, который будет соваться в эти самые нуклеиново-кислотные дела. Совершенно это, как говорится, не по его кафедре, да и без надобности ему. Но из этого не следует, что современные биологические концепции, а таковыми являются генетико-молекулярные, не имели бы значения в этих дисциплинах. В любой биологической дисциплине это имеет значение для правильной постановки работы и, главное, для правильной оценки результатов любой работы.

Можно, скажем, эволюционные проблемы рассматривать с точки зрения хоботов, хвостов, крокодильих

зубов и так далее. То есть с точки зрения каких-то макробиологических структур. В известном смысле это и должно делать. Но биологи до сих пор почти всегда забывают, что как только дело переходит к теоретической трактовке и эволюционному обоснованию результатов любой такой работы, будь то зоогеографическая, сравнительно анатомическая, биохимическая, физиологическая, какая угодно, как только дело переходит к существу, то неизбежно возникают две и только две кардинальные проблемы. Как во времени протекает онтогенез, как из нуклеиново-кислотного кода получается слон или крокодил? Индивид, слон № 17 или крокодил № 35, — это проблема онтогенеза. Она опять-таки неизбежно упирается в исходную точку причинной биологической цепи, то есть в основную исходную управляющую систему.

Как эволюционируют биологические системы во времени? Когда-то, в прошлом веке, жил крокодил № 17, а в этом веке живет крокодил № 187, уже совершенно другой крокодил, и что осталось? Остался «крокодилизм». Вот то, о чем говорил Платон: что дураки очень хорошо понимают, что такое лошадь, но «лошадности» они не понимают.

Так вот, остался «крокодилизм», а что это такое? Это вовсе не зубы, и не хвосты, и даже не ареал распространения, а это некий тип исходных управляющих систем. Во времени «крокодилизм» существует в форме определенных кодов наследственной информации. Так же как определенные коды наследственной информации есть то, что реализуется в любой форме в онтогенезе, так же эти коды наследственной информации являются единственным, что течет в биологическом времени и переходит от поколения к поколению. И совершенно естественно, что эволюционное значение имеет не то, что изменилось у крокодила № 17, например, а то, что изменилось в «крокодилизме». Проблему нужно поставить с головы на ноги.

Кстати, напомню из замечательного писателя Лескова, что бывает полезным и наоборот. Вспомните, в «Печерских антиках» доктор Николаврa изобрел

замечательное зубное средство, но столь ядовитое, что его можно капать только на нижние зубы. И Бибикову тещу он вылечил с помощью военного полковника, который применил военный метод. Куском шпагата завязал Бибиковой теще юбку ниже колен, а потом поставил ее на голову, и тогда верхние зубы стали нижними, и доктор Николаврa смог их пользовать своим средством.

Тут, однако, система однозначна. Для современных теоретических биологических рассуждений необходимо начинать с начала, а не от конца. Все поставить с головы на ноги. Не с крокодильего хвоста, а с того, что во времени поддерживает существование крокодильих хвостов, — соответствующих кодов информации, которые определяют специфическую совокупность признаков. И вот это является основой той современной концепции, которая совершенно необходима для правильного, действенного и бурного развития биологии в ближайшем будущем.

Таковое и произойдет по двум причинам: во-первых, как всегда в порядке ползучего эмпиризма, то есть более-менее бессознательно. Биологов — как собак нерезаных — до черта на свете. Армия биологов сейчас почти неисчислима, их неприлично много. Скоро, например, этих самых — по старой терминологии — мужиков, а по современной — работников колхоза будет много меньше, чем биологов. Это прогресс науки и регресс питания, потому что один колхозник может прокормить ограниченное количество биологов, а не бесконечное. Так вот, среди этой огромной армии биологов есть много людей, бессознательно идущих правильным путем — это всегда бывает. Хотя по теории вероятности большинство бессознательно идет всегда неправильными путями, но определенный процент идет бессознательно правильным путем.

Это во-первых; а во-вторых, в мире все-таки имеется достаточное число «затравочных», действительно умных биологов, которые совершенно сознательно идут правильным путем и совершенно сознательно направляют развитие или стараются направить развитие

современной биологии в пределах своих возможностей в правильном направлении.

Так как здесь не все генетики, а разные биологи, хочу подчеркнуть, что только вот те биологи, которые исходят из современной концепции, чем бы они ни занимались, самой вонючей биохимией, кибернетикой или популяционными делами на человеке, на животных, на растениях, на чем угодно, делают действительно принципиально новые вещи и открывают новые биологические горизонты. В конечном счете — из хромосомной теории наследственности с вытекающей из нее матричной системой молекулярной биологии.

Я уже, кажется, говорил, что это доказывается очень любопытным фактом из последних двадцати лет. В результате моды и увлечения биохимией в нашей стране в 30-е годы у нас было и есть очень много хороших биохимиков. И вот любопытная вещь: в современной биохимии роль их ничтожна, несмотря на то, что много хороших и армия биохимиков у нас огромна. Они занимаются латанием дыр, пустячками, частными делами, а все новые горизонты современной биохимии были созданы басурманскими биохимиками, которые не лучше, а в среднем хуже наших, но которые стояли на правильных теоретических концепциях. Они развивали современную биохимию, исходя из генетики, то есть исходя из правильной методологической концепции, которую можно иначе назвать «гляди в корень», или «начинай с начала». В XX веке генетика создала основы нового подхода к решению биологических проблем. И биохимикам удалось прыжком поднять проблематику современной биохимии на совершенно новый уровень, в то время как у нас до сих путаются и никак не могут распутаться, что такое физиологическая химия, что такое современная биохимия, а что вообще органический анализ. Определение крахмала в картошке, понимаете ли. А вот в современной проблематике путаются по периферии и в пустяках. А все действительно большие проблемы в современной биохимии выросли из правильных теоретических концепций, правильных теоретических установок.

То же самое можно сказать и о современных эволюционных представлениях. Об этом мы уже с вами специально говорили, рассматривая эволюцию. Опять-таки не зоологи, не ботаники, по старинке занимавшиеся эволюционными спорами на основании изучения одуванчиков, создали современные представления в области эволюционного учения, а генетики и математики, которые постарались, дали себе труд посмотреть, что же должно делаться вот с этими кодами в популяциях, в биоценозах во времени и пространстве, исходя из известного о том, что определяет судьбу этих кодов. Исходя из известного обо всех этих давлениях изоляции, мутационного процесса, популяционных волн, естественного отбора, о которых мы с вами говорили. Постарались посмотреть с этой точки зрения, и родился совершенно новый уровень эволюционного учения, на фоне которого ковыряние до сих пор многих зоологов и ботаников, очень хорошо знающих определенную локальную фауну и флору, разделы физиологии таких-то животных или сяких-то растений, представляется наивным, устарелым и совершенно для нашего брата, современного биолога, необязательным. Ведь с этими концепциями никто из умных-то людей сейчас уже не спорит, и спорить бесполезно. Ковыряешься? Пожалуйста! Как говорится, в слоновых хоботах ковыряться можно.

При этом, если это ковыряние незаносчивое, усидчивое и точное, то какой-то полезный материал накапливается всегда. Но эти теоретические концепции, конечно, настолько ретроградны, неинтересны и никому сейчас не нужны, что на них просто не обращают внимания.

Вместе с тем не только в биохимии, биофизике и всяких таких «био-что-то», но в самых классических биологических проблемах вплоть до биогеографической проблематики, систематики, фаунистики, флористики и сравнительной морфофизиологии попытка планировать работу, интерпретировать результаты и делать теоретические обобщения с точки зрения современных биологических концепций неизбежно приводит к плодотворнейшим результатам. Где это только не происходит, иногда

даже в смешных и, с моей точки зрения, неинтересных, но крайне модных разделах так называемой бионики. Ну, под бионикой сейчас понимают очень много всяких вещей — есть интересные, есть крайне неинтересные и наивные, но все они более-менее интересны благодаря именно тому, что проводятся с точки зрения новых концепций.

Сейчас такое практическое увлечение бионикой. Думают, что любой слесарь может подражать какому-нибудь скоту — это, по-моему, конечно, не так. Хотя совершенно правильна точка зрения, что все-таки наиболее интересные модели управляющих систем заложены, конечно, в живой природе, в живых организмах и комплексах живых организмов — в популяциях и биоценозах. Но занятие биоценологическими проблемами опять-таки должно исходить из современных концепций, должно отыскивать исходный элементарный материал, подлежащий изучению, считаться с наличием каких-то своих, на этом уровне существующих элементарных действующих факторов и не забывать об основной проблеме — управляющих равновесием системах. А без этого все сводится к таким бесчисленным описаниям, никому не нужным и бесплодным спорам школ о терминах. Все это ведет к тому, что нам, людям смежных дисциплин, которым приходится использовать биоценологический материал, скажем, геоботаников, лесоведов, подчас легче самим что-то изучить, чем разобраться в писаниях соответствующих ученых. Потому что трудно найти двух дяденек, которые бы одно и то же обозначали бы одним и тем же словом или под одним и тем же словом понимали бы действительно одно и то же, а не совершенно различные вещи. И пока во всем этом разберешься, действительно проще самому изучить.

Я бы сказал, что это достойно сожаления, потому что современную биологию характеризует огромное количество производимой работы. Никогда в истории науки не производилась такая огромная биологическая работа,

* Н.В. Глотов.

как сейчас. За последнюю пару десятилетий она выросла во всем мире, но особенно у нас. Армия биологов громадна. Биологическая проблематика крайне важна, но 90% биологической работы именно из-за теоретической непродуманности и не использования современных естественно-научных, и в частности общих биологических концепций, идет почти впустую. Это нечто аналогичное тому, о чем в каком-то из своих докладов или выступлений Коля* говорил в отношении знаменитой математической статистики.

Из-за отсутствия у биологов, особенно у прикладных, серьезного понимания методологии и методики применения математической статистики огромное количество опытов неправильно планируется с самого начала в смысле расчета объема опытов и затрат сил. Неправильно обрабатываются результаты, и тем самым — «благодаря» неправильному планированию с самого начала и порочной обработке результатов по сравнению с теоретически возможной — объем получаемой информации обычно снижается в несколько раз. В переводе, так сказать, на экономический язык это означает крайне низкий КПД (коэффициент полезного действия).

В частных случаях это происходит из-за неграмотного и неправильного применения математики или математической статистики, а в общей форме то же самое происходит в результате того, что большинство биологов исходят из неправильных, несовременных общих концепций. Потому что прежде всего правильные современные общие биологические концепции могут и должны определять выбор и характер материала, подлежащего обработке.

Вот, например, полевой зоолог. Мало ли чем полевой зоолог может заниматься! Нужно, значит, выбрать себе такую проблему, которая при разумной затрате времени и сил даст максимум информации для решения какого-то общего вопроса или общей проблемы. Для того чтобы определить, какой общий вопрос или общую проблему решать, нужно быть современным, то есть исходить не из нужд времен Карлуши Дарвина, а из

сегодняшних нужд. А для того, чтобы правильно выбрать материал и характер работы, нужно опять-таки исходить из правильных общих концепций, потому что с точки зрения одних концепций можно делать так-то и то-то, а с точки зрения других концепций лучше так-то и то-то.

Так вот, сейчас нужно делать науку с точки зрения современных научных нужд, определяемых современными научными концепциями, а не взглядами наших предков. Наши предки при тогдашних взглядах сделали удивительно много. Классики естествознания, в том числе и биологи, были замечательные люди, может быть, потому что тогда был жестокий отбор пути в науку. Но ведь поражаешься! Хотя бы вот зоологи должны это знать. Ведь до сих пор эмбриологам приходится обращаться не только к работам Бэра более чем столетней давности, но и к эмбриологическим работам Вольфа более полуторастолетней давности — последней трети XVIII века. Эти люди описывали материал настолько классически точно и были настолько трезвы и скупы в обобщениях и теоретизации, что дай Бог каждому сейчас!

А если кому-либо приходилось заглядывать в классические палеонтологические работы Кювье, так просто диву даешься, как этот человек (которого у нас так называемые философы считали ретроградом, забывая, что всякие споры с Жоффруа Сент-Илером для того времени были прогрессивными, потому что происходило все это задолго до Дарвина; эволюционной теории не существовало вообще), так вот этот человек был исключительно грамотным естественником своего времени и в соответствии с точными физическими концепциями разработал свой метод воссоздания по деталям целого, исходя из знания корреляционных систем. Это же классические вещи на высоком теоретическом уровне! И надо сказать, что в такой классической описательной зоологии и ботанике за последнее столетие средний уровень работы крайне низко упал. Прежде всего поражает ничтожный КПД. За государственный счет или за счет каких-нибудь там за границей ученых обществ проделывается огромная работа, результаты которой имеют чисто временное

значение, через пять лет они уже никого не интересуют, а теоретически из этого вообще ничего не следует. И это связано с неправильными общими естественноисторическими концепциями.

В биологии, повторяю, большого расцвета и развития большой проблематики не происходит вне точной естественно-исторической методологии, а в XX веке — вне новых научных концепций. Все современные действительно интересные разделы биологии связаны с этими новыми научными концепциями. Иногда у нас многие не осознают этого по незнанию данных концепций, например целого ряда интереснейших вещей, сделанных в области физиологии, фармакологии, даже практических. Все они построены на этих новых научных биологических концепциях. А вне их море, колыхающееся море большой производимой работы без ясно сформулированной цели и постановок вопроса, работы, дающей малый теоретический выход, то есть имеющий очень короткое время жизни; а ведь совершенно ясно, что нет смысла работать, скажем, пять лет, наработать что-то, что будет для кого-то представлять интерес в течение трех лет. Это нерентабельно. Получить данные трехлетней продолжительности жизни в результате трехмесячной работы стоит, беда невелика. Но пять лет работать с тем, чтобы результаты через три года после конца работы, а часто еще быстрее, безнадежно устарели и перестали кого бы то ни было интересовать, — это конечно, бессмысленное занятие. Это толочь воду в ступе. Лучше заниматься выращиванием кукурузы или поросят или вертеть втулки для грузовиков. Это много более полезное дело, чем такого рода наука.

Для того чтобы избегать этого малого КПД и краткой продолжительности жизни результатов научной работы, нужна правильная естественно-историческая методологическая установка и нужно исходить из современных общих научных концепций. В биологии это произошло позднее, чем в физике. Физика очень быстро перестроилась на физику XX века, а биология до сих пор не может раскачаться и все еще является смесью биологии XVIII и XIX веков.

Этим объясняется то, о чем у нас постоянно стонут и на что жалуются биологи: что вот, мол, мы где-то на задворках, вот физикам и деньги идут, и то и се, химиков заваливают приборами, а нам гроша не дают, и прочее, и прочее, и прочее. Сами виноваты! Я биолог, но совершенно искренне считаю, что на биологию у нас тратится примерно в 10 раз больше государственных средств, чем нужно, потому что 9/10 этих средств идут впустую, вот на эти ничтожные КПД и ничтожные продолжительности жизни результатов.

Огромная армия биологов работает, работает, работает, зарплату получает, по командировкам ездят, полевые, экспедиционные получают, ковыряются, ковыряются, ковыряются, а попробуйте оценить в рубликах теоретический выход. Это получится примерно порядок процента затраченных средств. А в целом ряде областей часто и проще, и дешевле перевести какую-нибудь заграничную монографию.

Чтобы закончить с этими неприятными разговорами, я должен сказать, что, с другой стороны, сейчас, особенно в нашем отечестве, биология переживает и серьезные опасности вверху, в частности в de science академии. И вот какого рода. Ни для кого не секрет, что передовые разделы советской биологии вытащили из болота и из запрета не биологи, а в основном математики и физики, и некоторые химики вроде Семенова и Кнуньянца. Не биологи, а математики, физики и отчасти химики в то время когда множество биологов, в том числе и академических, либо оробели до последней степени, либо отстали до последней степени и сами не знали, что, в сущности, нужно делать для того, чтобы биологию из болота вытащить хоть за волосы, — эти люди, во-первых, не испугались. Ну, надо сказать, они и рисковали меньше многих, всегда легче воевать за другого, чем за самого себя, это давно известно. Они рисковали меньше, но биологию они вытащили.

Кнуньянц и Тамм, скажем, имеют самые большие заслуги в том, что они «продавили» печатание сводок и самых интересных работ из западноевропейской и

американской литературы в переводах. Те же Тамм, Кнуньянц, Семенов, отчасти Капица и целый ряд других физиков и математиков (Ляпунов, Гнеденко и прочие) имеют огромное значение как пропагандисты современной биологии. Но тут сказывается практическая диалектика или попросту результаты старой поговорки: нет худа без добра и наоборот, — добра без худа. В результате сейчас в Советском Союзе, в так называемых руководящих инстанциях, в частности академических, сложилась неправильная оценка биологии.

Все эти очень достойные физики, химики и математики искренне уверены, что молекулярная биология, изучение цепочек ДНК, РНК и как в них закодирован белок — очень важная вещь. Допустимо еще химически чем-нибудь помаячить, вот какая-нибудь биохимия, если даже только называется биохимия, а на самом деле физиологическая химия или какая-нибудь органическая аналитика. Но вот если человек, будучи биологом, поинтересуется, какие звери водятся на Урале или в Якутии, то на него напущают все инстанции, от районного до республиканского масштаба. Над ним начинают издеваться в газетах, прорабатывать на производственных, профсоюзных, партийных, комсомольских и прочих собраниях, и эти почтенные академики денег на проведение таких работ не дают, и так далее. Это ужасная вещь, и в этом виноваты сами биологи.

Сейчас у нас одна из реальных опасностей для биологии заключается в этом «сверху» — сверху не в смысле политических инстанций, в этом смысле у нас сейчас почти сплошной бонжур, занимайся чем хочешь, — но с точки зрения верхов, организующих и финансирующих науку, того же президиума de science академии. У нас совершенно наивное и неправильное, я бы сказал прямо, кривое зеркало вместо биологии перед этими инстанциями находится. И полное непонимание задач современной биологии. Так же как химия не могла бы развиваться, если бы люди не узнали, какие элементы и химические соединения водятся на нашей планете. Никакой бы периодической системы, никакой разумной

химии бы не было. Даже Ньютону должно было упасть на голову яблоко, для того чтобы он заинтересовался принципом всемирного тяготения; так и биологам в первую очередь надо знать материал, подлежащий изучению. А по этой части в нашей стране дело обстоит совершенно катастрофически.

Мы так долго трепались о всяких переделках природы и всюду на плакатах цитировали Мичурина, как-то «милости», что-то там... перелопачивали, сажали гнездовым способом дубки в Архангельской губернии, одним словом, переделывали. А *что* переделывать, не говоря уже о том, *как,* за всем этим трепом не успели поинтересоваться. И биологическая изученность нашего обширного отечества сейчас находится (в мировом масштабе) на уровне даже не конца XIX века. Какое-нибудь Конго изучено флористически, фаунистически много лучше Советского Союза! Это совершенно реальная вещь. На это деньги не дают, и на деньги не «сгибаются», хотя это первейшая и важнейшая проблема, подлежащая изучению биологами. С одной стороны, значит, на биологов неправильное давление и прочее, а с другой стороны, опять-таки правильно. Потому что биологи приучили все инстанции, от районного до всесоюзного масштаба, к своему детски наивному псевдоутилитаризму.

В нашем здешнем зоологическом кругу я выяснил, что необходимость изучения мышевидных грызунов объясняется тем, что они выступают в качестве питания для ямальских песцов. А без этого нельзя заниматься зоологией — вот в этом-то, конечно, и вина биологов.

Потому что биологам пора перестать заниматься устаревшей детской «музыкой» и на любом перекрестке кричать о необходимости интенсивнейшего развития в нашей стране всей биологии, начиная от классической зоологии и ботаники на современном уровне и с точки зрения современных позиций. Для чего? Не для прокорма пеструшками песцов на Ямайке, что действительно никого не интересует, ведь песцы перестают интересовать даже дам, потому что сейчас имеются нейлоновые или какие-то иные песцы, которые дешевле и лучше.

Сила совершенно не в этом, а в том, что человечеству, пребывающему в огромной численности, предстоит в предвидимом будущем решать проблему повышения средней скорости биологического круговорота биосферы, перестройки биогеоценозов в биосфере Земли таким образом, чтобы на пару порядков величин повысить подлежащую изъятию биомассу из биосферы и замедлить процессы биологического исчезновения биосферной продукции, то есть перехода в осадочные горные породы — минерализации. Замедлить превращение в значительно менее ценное для человека вещество отмирающей части биомассы биосферы. Для этого нужно комплексное, всестороннее развитие биологии, для этого нужно изучать и песцов, и пеструшек, и крачек, и трясогузок. Но все это нужно на современном уровне, и с тематикой и целеустремленностью современной, а не архаической. Потому что действительно иной раз поражаешься дикости и глупости руководящих инстанций районного и областного масштаба, до сих пор клюющих на всякие «песцовые» удочки. Будь я на их месте, я бы давным-давно к чертовой бабке послал бы зоологов с этой дурью. Занимайтесь путным делом и не втирайте очки. Потому что, как там ни рассчитывайте, и с помощью Владимира Степановича*, все равно численность песцов будет зависеть от того, какой спустят план промышленникам. Спустят план — они выбьют всех песцов безотносительно к возрастной пирамиде их населения. Так же, как и рыбку вылавливают. Слава тебе, Господи, рыбьи пирамиды известны уже со времен Хайнеке и Шмидта; еще с 90-х годов XIX века научные основы рыбопромышленности, рыболовства и рыбоводства в первом приближении прекрасно известны, достаточном для любых практически мероприятий. А рыбку-то уничтожают, и для этого никакой — ни хорошей, ни плохой, ни средненькой науки не надо. Уничтожат и без вас и песцов, и рыбу. Значит, именно в этом проблематика. И станут уничтожать до тех пор, пока биологи будут

* В.С. Смирнов.

практически оправдывать биологию столь глупыми способами и пока не вдолбят населению — не биологическому и не естественно-историческому, — что перед человечеством стоят грандиозные биосферные проблемы, решение которых невозможно без всестороннего развития биологии, а без этого существование и человека как вида, и многих других живых организмов на Земле будет под угрозой.

Персоналии

Астауров Борис Львович *(1904–1974),* российский генетик, окончил естественное отделение физико-математического факультета Московского университета (1927), ученик Н.К. Кольцова. Академик АН СССР (1966). До 1930 г. работал в Институте экспериментальной биологии Наркомздрава СССР, с 1930 г. — в Среднеазиатском институте шелководства (Ташкент). По возвращении в Москву (1935) работал в научных институтах биологического профиля. В 1967 г. по его инициативе был организован Институт биологии развития, который он возглавлял до конца жизни. Основные исследования посвящены теоретическим и практическим вопросам развития и наследственности тутового шелкопряда, на примере которого им впервые была решена проблема регуляции пола у животных. Автор работ по фундаментальным проблемам современной биологии (экспериментальная полиплоидия у животных, взаимоотношения ядра и цитоплазмы в наследственности и индивидуальном развитии). Был одним из организаторов и первым президентом (1966–1972) Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, основателем и главным редактором (с 1970) журнала «Онтогенез».

Балкашина Елизавета Ивановна *(1899–1981),* русский биолог, генетик. Коллега Тимофеева-Ресовского по кольцовско-четвериковской группе «Дрозсоор» в Московском университете, по биостанциям в Звенигороде и Аниково. Первооткрыватель одной из мутаций (aristopedia), регулирующей развитие органов дрозофилы. Основное направление научных исследований — популяционная генетика. После ссылки в 1935 г. в казахстанские степи, осталась жить в Усть-Каменогорске.

Бейтсон (Bateson) Уильям *(1861–1926),* английский биолог, один из основателей генетики, само название которой было предложено им в 1907 г. Энергично отстаивал ненаследование приобретенных признаков, прерывистый характер изменчивости, учение о чистоте гамет. В 1905 г. выдвинул теорию «присутствия — отсутствия», стремясь объяснить возникновение новых признаков у организмов выпадением тормозящих факторов. В 1910 г. основал английский генетический журнал «Journal of Genetics».

Белар Карл (Belar Karl) *(1895–1931),* цитогенетик, работал в Институте биологии кайзера Вильгельма в Берлине (Далем),

затем в Калифорнийском технологическом институте под руководством Т. Моргана.

Беляев Владимир Иванович *(1855–1911),* русский ботаник-морфолог. Основные труды по сравнительно-морфологическому изучению развития и строения мужских заростков у разноспоровых плауновых (1885), у водяных папоротников (1890) и пыльцевой трубки у хвойных (1891, 1893). Описал морфологию и механизм митоза и мейоза у растений.

Беляев Николай Константинович *(1899–1937),* русский биолог. В 1925 г. окончил биологическое отделение Московского университета, в том же году начал работать в лаборатории С.С. Четверикова. Занимался кариосистематикой: определил хромосомные числа у 38 видов бабочек из 16 семейств. Установил, что в эволюции бабочек главную роль играют не кариотипические изменения, а точковые мутации. В 1928 г. начал работать в отделе генетики и селекции Среднеазиатского института шелководства. Провел генетический анализ неполно-доминантного признака меланистической окраски бабочек шелкопряда, показав его полимерное наследование. В начале работы с шелкопрядом посвятил много сил изучению инбридинга и связанной с этим инбредной депрессии. Разработанные им методы (1932) до сих пор используются в промышленном шелководстве. Установил различия между прямыми и обратными комбинациями гибридов, выявил закономерности наследования гибридами формы коконов. Изучал корреляцию ряда признаков у шелкопряда и ее важную роль при искусственном или естественном отборе, сделав вывод о невозможности успешного отбора по всем хозяйственно важным признакам. Расстрелян в 1937 г.

Бовери (Boveri) Теодор *(1862–1915),* немецкий цитолог и эмбриолог, профессор Вюрцбургского университета. Исследовал (с 1887) изменения внутриклеточных структур в процессах деления клетки, созревания половых клеток, оплодотворения и раннего развития зародыша. Совместно с К. Раблем выдвинул теорию индивидуальности хромосом, использованную позже для обоснования хромосомной теории наследственности. Установил роль центросомы как кинетического центра клетки. Заложил основы учения о так называемых органо-образующих веществах. Нашел различие между хроматином половых и остальных (соматических) клеток. Открыл выделительную систему у ланцетника.

Бриджес (Bridges) Кэлвин *(1889–1938),* американский биолог, член Национальной АН США. Окончил Колумбийский университет (1912). В 1910–1915 гг. работал там же, в 1915–1938 гг. — в институте Карнеги в Вашингтоне. Основные научные исследования посвящены разработке хромосомной теории наследственности. Участвовал в классических работах, проведенных в 1912–1923 гг. под руководством Т.Х. Моргана, заложившего основы этой теории. Изучал хромосомные механизмы определения пола. Сформулировал теорию генетического баланса, с которой связано определение пола животных, установил (1916) группы сцепления у дрозофилы и связь этих групп с определенными хромосомами. Исследовал строение политенных хромосом насекомых.

Бэр Карл Максимович (Карл Эрнст) (Baer Karl Ernst) *(1792–1876),* естествоиспытатель, основатель современной эмбриологии. Окончил медицинский факультет Дерптского университета (ныне Тарту, Эстония), где в 1815 г. получил степень доктора медицины. В 1814–1817 гг. изучал сравнительную анатомию в Вюрцбурге. В 1817 г. получил должность прозектора в Кенигсбергском университете (ныне Калининград, Россия), в 1819-м стал профессором зоологии в том же университете и возглавил организованный им Зоологический музей. В 1827 г. был избран членом-корреспондентом, а в 1828-м — ординарным академиком Российской Академии наук. В 1834-м переехал в Санкт-Петербург, где занимался анатомией и зоологией, был директором Академической библиотеки. В 1841–1852 гг. — профессор Медико-хирургической академии в Санкт-Петербурге. Находясь в России, совершил ряд путешествий: посетил с экспедицией Новую Землю, побывал на Каспии, Чудском озере.

Основные труды посвящены вопросам эмбриогенеза. Наибольшую известность получили его исследования по эмбриологии позвоночных. Он впервые описал яйцеклетку и хорду у млекопитающих (в том числе у человека). Изучая развитие зародышей птиц, пресмыкающихся, земноводных, рыб и млекопитающих, он предложил теорию зародышевых листков и сформулировал основные закономерности развития организма. Выделил у зародыша два основных, первичных слоя — эктодерму и энтодерму. Установил, что в ходе эмбриогенеза сначала появляются самые общие признаки типа, к которому относится животное, затем последовательно развиваются признаки класса, отряда, семейства, рода и т. д. Эти труды окончательно развенчали концепцию, согласно которой животное в сформированном виде

незримо присутствует уже в сперматозоиде. Один из основателей Русского географического общества (1845). Среди его наград — медаль Копли Лондонского королевского общества (1867).

Винге Оджвинд (Winge Øjvind) *(1886–1961),* датский генетик, наибольшую известность получили его работы в области генетики дрожжей.

Витчи Эмиль (Witschi Emil) *(1890–1971),* швейцарский и американский зоолог. Основные работы в области половой дифференциации организмов. Автор более двухсот научных работ. Профессор зоологии в Университете Айовы, США (1927–1958), почетный доктор медицины университета Базеля (Швейцария).

Вольф (Wolff) Каспар Фридрих *(1734–1794),* немецкий естествоиспытатель, один из основоположников учения об индивидуальном развитии организмов. В 1759-м опубликовал диссертацию «Теория зарождения», в которой на основе изучения развития цыпленка и роста растений подверг критике идею преформации. В 1766 г. принял приглашение Петербургской АН и в 1768-м покинул Германию. В том же году он представил труд «Об образовании кишечника у цыпленка», в котором окончательно установил принцип эмбрионального развития органов из листовидных слоев, заложив таким образом первые основы учения о зародышевых листках. Другие работы посвящены анатомическим исследованиям мышц сердца, клетчатки и др.

Герасимов Иван Иванович *(1867–ок. 1920),* русский ботаник-цитолог, один из пионеров цитофизиологических и цитогенетических исследований. Обнаружил влияние увеличенной ядерной массы на рост и размеры клетки, установил соотношения между массой протоплазмы, хроматофоров и ядра.

Гертвиг Хертвиг (Hertwig) Оскар *(1849–1922),* немецкий биолог, основатель и директор анатомического института Берлинского университета (1888–1921). Основные труды в области морфологии беспозвоночных, цитологии и эмбриологии. Исследовал развитие половых клеток и явление оплодотворения. Совместно с братом Рихардом изучил происхождение и судьбу среднего зародышевого листка в эмбриональном развитии и выдвинул теорию происхождения целома — вторичной полости тела. Один из пионеров применения экспериментального метода в эмбриологии.

Гертвиг Хертвиг (Hertwig) Рихард *(1850–1937),* немецкий биолог, профессор Мюнхенского университета (1885–1924). Первые работы выполнял совместно с братом Оскаром. Позже, изучив деление простейших, сформулировал закономерности объемных соотношений ядра и протоплазмы, нарушение которых, как он считал, приводит к клеточному делению. Автор монографий, посвященных лучевикам, солнечникам и инфузориям, а также учебника по зоологии и эмбриологии.

Гершензон Сергей Михайлович *(1906–1998),* российский и украинский генетик, академик АН Украинской ССР (1976). В 1923–1927 гг. — студент биологического отделения физико-математического факультета Московского госуниверситета им. М. В. Ломоносова, в 1927–1930 гг. — аспирант кафедры экспериментальной зоологии МГУ. В 1931–1935 гг. — старший научный сотрудник и ученый секретарь НИИ зоологии МГУ, а также (по совместительству) доцент кафедры генетики МГУ, где читал и вел практические занятия по курсу генетики. Кроме того, в 1931–1935 гг. работал старшим научным сотрудником Биологического института им. К.А. Тимирязева в Москве, в 1935–1937 гг. — научным специалистом Института генетики АН СССР. В этот период им выполнены исследования по изучению гетерохроматических районов Х-хромосомы дрозофилы. Определяющим его как ученого явилось то, что его первые шаги в науке совпали с «золотым веком» отечественной генетики. Его учителями были Н.К. Кольцов, А.С. Серебровский, С.С. Четвериков, Н.И. Вавилов, Г.Дж. Меллер.

Большое внимание уделял разработке проблем видообразования. В 1942 г. защитил докторскую диссертацию по специальности «генетика» на тему: «Начальные этапы внутривидовой дифференциации у животных». Первым установил важный факт мутагенного действия ДНК (1939), получивший полное признание лишь спустя четверть века вследствие господства в указанный период лысенковского произвола в биологии. В 1948 г. после августовской сессии ВАСХНИЛ был заклеймен как «антимичуринец» и «менделист-морганист», уволен из КГУ, а отдел генетики, которым он заведовал в Институте зоологии АН Украинской ССР, был ликвидирован. Его исследования в области генетики были возобновлены через 15 лет, когда упомянутый отдел вновь открылся. В 1976–1985 гг. — главный редактор журнала «Цитология и генетика». Автор свыше 300 научных и научно-популярных работ, в том числе монографий: «Мутации», «Многообразное значение мейоза для проблем общей биологии»

и др., а также автобиографической книги «Тропою генетики». Результаты указанных исследований сделали его выдающейся фигурой в мировой науке, классиком генетики. В 1995 г. он был удостоен премии им. В.С. Кирпичникова за цикл работ, содержащих важные положения современной теории эволюции.

Глотов Николай Васильевич *(1939),* русский ученый, доктор биологических наук (1984), профессор (1992). Окончил лечебный факультет Свердловского государственного медицинского института (1963) по специальности «Лечебное дело». В 1964–1967 гг. обучался в аспирантуре Института медицинской радиологии АМН СССР, научный руководитель — д-р биологических наук, профессор Н.В. Тимофеев-Ресовский. Область научных интересов: генетика, популяционная биология, экология, биометрия, история биологии.

Гнеденко Борис Владимирович *(1912–1995),* русский математик, специалист по теории вероятностей, математической статистике, вероятностным и статистическим методам, член-корреспондент (1945) и академик (1948) АН УССР. Автор учебника «Курс теории вероятностей».

Гольдшмидт Рихард (Goldschmidt) *(1878–1958),* немецкий биолог. Работал в Мюнхене, Берлине, Токио и Калифорнии. Его ранние работы посвящены изучению простейших, а также ряду цитологических и гистологических вопросов. В области генетики исследовал (главным образом на непарном шелкопряде) наследование признаков пола и генетику географических вариаций, что привело его к постановке вопросов, пограничных между генетикой и эволюционным учением. Автор ряда монографий.

Дарвин (Darwin) Чарлз Роберт *(1809–1882),* английский естествоиспытатель, основоположник эволюционного учения о происхождении видов животных и растений путем естественного отбора. По окончании Кембриджского университета (1831) совершил как натуралист кругосветное путешествие на корабле «Бигл» (1831–1836), во время которого сделал огромное количество наблюдений по зоологии, ботанике, геологии, палеонтологии, антропологии и этнографии. После путешествия опубликовал «Дневник изысканий» (1839; 2 изд., расш., 1845), где впервые описал многих южноамериканских и островных животных, в особенности грызунов, хищных птиц, галапагосских ящериц, черепах, вьюрков и др. Опубликовал три крупные работы по геологии: «Строение и распределение коралловых

рифов» (1842), «Геологические наблюдения над вулканическими островами» (1844) и «Геологические наблюдения над Южной Америкой» (1846). Особое значение имели разработанная им теория происхождения коралловых рифов и подготовленный под его редакцией труд «Зоология» (т. 1–5, 1839–43). Позднее вышла монография «Усоногие раки» (т. 1–2, 1851–1954). Основной труд — «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» — вышел в свет в 1859-м (первый набросок теории эволюции сделан в 1842-м, первое сообщение в печати — в 1858-м). В этом труде показал, что виды растений и животных не постоянны, а изменчивы, что существующие ныне виды произошли естественным путем от других видов, существовавших ранее; наблюдаемая в живой природе целесообразность создавалась и создается путем естественного отбора полезных для организма ненаправленных изменений. В 1868 г. опубликовал второй капитальный труд — «Изменение домашних животных и культурных растений» (в 2 т.), который явился дополнением к основному труду и куда, помимо сведений о выведении полезных для человека животных и растений посредством искусственного отбора, вошла масса фактических доказательств эволюции органических форм, почерпнутых из многовековой практики человека. В 1871 г. опубликовал третий большой труд по теории эволюции — «Происхождение человека и половой отбор», где рассмотрел многочисленные доказательства животного происхождения человека. Дополнением к нему явилась книга «Выражение эмоций у человека и животных» (1872).

Дарлингтон Сирил Дин (Darlington Cyril Dean) *(1903–1981)*, английский генетик, в 1939–1953 гг. работал в Институте садовых культур в Мертоне, в 1953–1971 гг. в Оксфордском университете. Основные научные работы посвящены изучению мейоза, структуры хромосом, вопросам генетики и селекции растений и животных, генетики человека, эволюции генетических систем. Награжден медалью им. Ч. Дарвина. Совместно с Р. Фишером основал журнал «Heredity: An International Journal of Genetics» (1947).

Де Фрис (De Vries) Хуго *(1848–1935),* голландский ботаник. Один из ученых, вторично открывших законы Менделя; один из основателей учения об изменчивости и эволюции (1900). Наблюдая изменчивость энотеры, пришел к выводу, что вид может внезапно распасться на большое число разных видов. Это явление

Де Фриз назвал мутациями и считал, что биологические виды периодически вступают в фазу мутирования.

Дженнингс Герберт (Herbert Spencer Jennings) *(1868–1947),* американский зоолог, один из первых исследователей генетики одноклеточных микроорганизмов. Иностранный член-корреспондент АН СССР (1925), иностранный член-корреспондент РАН (1924). Труды по генетике популяций и экологии животных.

Добржанский (Добжанский) Феодосий Григорьевич (Dobzhansky Theodosius) *(1900–1975),* русский и американский генетик. Показал, что преимущества разных рас дрозофилы проявляются при разных условиях, определяемых, например, высотой над уровнем моря, температурой окружающей среды, характером доступной пищи, временем года. Совместно с Дж. М. Смитом определял скорость естественного отбора в природных и экспериментальных популяциях. Его исследования создали предпосылки для объяснения механизма формирования новых рас и видов. Один из основоположников синтетической теории эволюции. Широко известны труды: «Генетика и происхождение видов» (Genetics and the Origin of Species, 1937); «Эволюция, генетика и человек» (Evolution, Genetics and Man, 1955); «Биологические основы человеческой свободы» (The Biological Basis of Human Freedom, 1956). Был членом Лондонского королевского общества, Германской Академии естествоиспытателей «Леопольдина», Шведской Академии наук, Датского королевского общества. Награжден медалью Эллиота Национальной Академии наук США.

Долло (Dollo) Луи *(1857–1931),* бельгийский палеонтолог, профессор Брюссельского университета и хранитель Естественно-исторического музея. В исследованиях главным образом ископаемых позвоночных дал анализ явлений приспособления животных к определенным условиям жизни, чем положил начало этологическому изучению палеонтологических объектов. Свой метод описал в монографии «Этологическая палеонтология» (1909), посвященной памяти В.О. Ковалевского, которого считал своим учителем. В 1893-м сформулировал закон о необратимости эволюции.

Дубинин Николай Петрович *(1907–1998),* русский генетик, академик РАН (1991), академик АН СССР (1966), Герой Социали-

стического Труда (1990). Открыл (совместно с А.С. Серебровским) делимость гена. Исследовал эффект положения гена, вопросы генетики популяций. Труды по эволюционной, радиационной и космической генетике, истории советской генетики. Книга воспоминаний «Вечное движение». Лауреат Ленинской премии (1966).

Живаго Петр Иванович *(1883–1948),* русский цитолог, с 1943 г. зав. лабораторией кариологии Института цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР. Основные научные работы посвящены изучению тонкого строения клеточного ядра. Детально исследовал строение интерфазных ядер. С помощью метода контрастирующей микрофотографии опроверг представление о бесструктурности интерфазного ядра. Изучал механизм расхождения хромосом во время митоза.

Жоффруа Сент-Илер (Geoffroy Saint-Hilaire) Этьенн *(1772–1844),* французский зоолог, эволюционист, один из предшественников Ч. Дарвина, член Парижской АН (1807). В 1793-м возглавил кафедру зоологии позвоночных при Национальном музее естественной истории. В 1798—1801 гг. — участник экспедиции в Египет, где собрал коллекции выдающегося научного значения. Основные научные исследования посвящены разработке эволюционной теории. На основе сравнительно-анатомических доказательств единства строения организмов внутри отдельных классов позвоночных предпринял поиски морфологического единства животных разных классов, использовав метод сравнительного изучения зародышей, который впоследствии лег в основу эмбриологических доказательств эволюции и биогенетического закона.

Капица Петр Леонидович *(1894–1984),* русский физик и инженер, член Лондонского Королевского общества (1929), академик АН СССР (1939), Герой Социалистического Труда (1945; 1974). Окончил Петроградский политехнический институт (1918) и остался работать на кафедре у А.Ф. Иоффе. В 1921 г. был направлен в научную командировку в Англию, где работал в Кавендишской лаборатории. В 1924–1932 гг. был заместителем директора Кавендишской лаборатории, в 1930–1934 гг. — директором лаборатории Монда при Королевском обществе и профессором. После возвращения в СССР организовал в Москве Институт физических проблем, директором которого был в 1935–1946 гг. и с 1955 г. В 1939–1946 гг. профессор Московского университета, с 1947 г. — Московского физико-технического института. Труды по

физике магнитных явлений, физике и технике низких температур, квантовой физике конденсированного состояния, электронике и физике плазмы. В 1922–1924 гг. разработал импульсный метод создания сверхсильных магнитных полей. В 1934 г. изобрел и построил машину для адиабатического охлаждения гелия. В 1937 г. открыл сверхтекучесть жидкого гелия. В 1939 г. новый метод ожижения воздуха с помощью цикла низкого давления и высокоэффективного турбодетандера. Лауреат Нобелевской премии (1978), Государственных премий СССР (1941; 1943). Награжден Золотой медалью им. Ломоносова АН СССР (1959), медалью Фарадея (Англия, 1943), Франклина (США, 1944), Нильса Бора (Дания, 1965), Резерфорда (Англия, 1966), Камерлинг-Оннеса (Нидерланды, 1968).

Карпеченко Георгий Дмитриевич *(1899–1942),* русский цитогенетик, профессор (1938). Окончил Московскую сельскохозяйственную академию (1922). Заведующий лабораторией генетики Всесоюзного института растениеводства (1925–1941), заведующий кафедрой генетики растений ЛГУ (1932–1941). Один из ближайших сотрудников Н.И. Вавилова. Основные труды по отдаленной гибридизации растений. Получив плодовитый межродовой редечно-капустный гибрид (Raphanobrassica), экспериментально доказал возможность преодоления бесплодия у отдаленных гибридов растений посредством удвоения числа хромосом. Разработал основы теории отдаленной гибридизации у растений, обратив особое внимание на ее формообразовательное значение; предложил классификацию отдаленных гибридов в связи с генетической близостью их родителей. Автор работ по экспериментальной полиплоидии.

Кельрейтер (Kölreuter) Йозеф Готлиб *(1733–1806),* немецкий ботаник. 1756–1761 гг. работал в Петербургской АН, с 1766 г. ее почетный член. Директор Ботанического сада в Карлсруэ (1763–1769). Экспериментально доказал наличие пола у растений, установив скрещиваемость разновидностей одного вида и получив (1760) первый межвидовой гибрид (у табака). Ввел в селекционную практику метод реципрокных (взаимных) скрещиваний, открыл явления гетерозиса и самостерильности. Изучая биологию цветка, впервые описал опыление с помощью насекомых.

Кено Люсьен Клод (Cuenot L. C.) *(1866–1951),* французский генетик.

Кнуньянц Иван Людвигович *(1906–1990),* русский химик-органик, основатель научной школы фтор-органиков, академик АН СССР (1953), Герой Социалистического Труда, генерал-майор-инженер (1949). На военной службе с 1932. Окончил МВТУ (1928), в 1939–1942 гг. прошел путь от преподавателя до начальника кафедры органической химии и боевых химических веществ (1942–1976) Военной академии химической защиты, 1976–1987 гг. — консультант академии. Одновременно с работой в Академии заведовал лабораторией Института органической химии АН СССР (1938–1954), а также был главным редактором «Журнала Всесоюзного химического общества им. Д.И. Менделеева». Все исследования — в области фтор-органических и гетероциклических соединений. Разработал промышленные методы синтеза новых мономеров, термостойких полимеров и лекарственных препаратов. В 1942–1943 гг. создал антидот-противоядие от отравления синильной кислотой и цианидами. В эти годы им создан капрон, нейлон — ткани, которые нашли широкое применение в военном деле. В области фармакологии наряду с акрихином в 1958 г. создал новые эффективные препараты против некоторых форм рака. Автор более 900 научных работ и около 200 изобретений, многие из которых нашли применение в промышленности, в том числе оборонной. Лауреат Ленинской премии (1972) и Государственных премий СССР (1943, 1948, 1950). Награжден орденами Ленина, Октябрьской Революции, Красного Знамени, Трудового Красного Знамени, Красной Звезды, медалями, а также иностранными орденами и медалями.

Колли Александр Андреевич *(1840–1916),* русский химик-органик. В 1876–1903 гг. — профессор Московского высшего технического училища. В 1869–1870 гг. впервые установил строение глюкозы. В 1879-м первым осуществил синтез дисахаридов из моносахаридов.

Колмогоров Андрей Николаевич *(1903–1987),* русский математик, академик АН СССР (1939). Широта его научных интересов беспрецедентна: от метеорологии (Колмогоров был почетным членом Американского метеорологического общества) до теории стиха (вышел сборник его стиховедческих работ под редакцией Д.С. Лихачева). Однако основной сферой его деятельности была математика. Перечень лишь некоторых областей математики, где он оставил глубокий след, включает теорию функций, теорию множеств, топологию, теорию информации, теорию алгоритмов, теорию вероятностей — фундаментальные

работы в этой области получили всемирное признание. Автор школьных учебников и многочисленных научно-популярных статей, инициатор издания физико-математического журнала для юношества «Квант». Ему же принадлежит идея создания знаменитого интерната при МГУ для одаренных в физике и математике иногородних школьников.

Кольцов Николай Константинович *(1872–1940),* русский биолог, основоположник экспериментальной биологии в России и СССР, член-корреспондент Петербургской АН (1915), академик ВАСХНИЛ (1929). Выполнив несколько фундаментальных исследований по сравнительной анатомии позвоночных, в дальнейшем работал в основном в области экспериментальной цитологии, физико-химической биологии и генетики. Первым (1928) разработал гипотезу молекулярного строения и матричной репродукции хромосом («наследственные молекулы»), предвосхитившую главнейшие принципиальные положения современной молекулярной биологии и генетики. Положил начало московским школам экспериментальной зоологии, цитологии, генетики.

Корренс (Correns) Карл Эрих *(1864–1933),* немецкий ботаник. Основная его заслуга — вторичное открытие и подтверждение (одновременно с Х. Де Фризом и Э. Чермаком) законов наследственности, установленных Г. Менделем. Труды посвящены дальнейшему изучению явлений наследственности у растений: определению пола, пестролистности и плазматической наследственности.

Кювье (Cuvier) Жорж *(1769–1832),* французский зоолог, один из реформаторов сравнительной анатомии, палеонтологии, систематики животных, один из первых историков естественных наук, член Парижской АН (1795) и непременный ее секретарь (1803); член Французской академии (1818). Окончил Каролинскую академию в Штутгарте (1788). Занимал ряд государственных должностей при Наполеоне I, а также в периоды Реставрации и Июльской монархии. С 1820 г. — барон, с 1831 г. — пэр Франции. Создал факультет естественных наук в Парижском университете, организовал ряд университетов и лицеев в городах Франции и присоединенных к ней итальянских и голландских городах, ввел преподавание естественных наук в средней школе. Основываясь на принципах «корреляции органов» и «функциональной корреляции», разработал метод реконструкции ископаемых форм по немногим сохранившимся фрагментам скелета. В своих ис-

следованиях успешно использовал и развивал сравнительно-анатомический метод.

Лаццаро Спаланцани (Lazzaro Spallanzani) *(1729–1799),* итальянский ученый, один из основателей микробиологии, а также вулканологии и метеорологии. Впервые нашел и описал сперматозоиды и яйцеклетки. Впервые провел искусственное осеменение (у собак). Исследовал и описал регенерацию тканей у низших позвоночных.

Лебедев Владимир Николаевич *(1882–1951),* русский биолог. С 1908 г. работал на Московских высших женских курсах, реорганизованных позже во 2-й Московский университет, с 1920 г. — в Институте экспериментальной биологии и с 1949 г. — в Институте морфологии животных АН СССР. Научные работы посвящены вопросам строения простейших организмов. Особенно известны его труды в области научной кинематографии. Соединив кинокамеру с микроскопом, разработал метод микрокиносъемки, а позднее и технику замедленной микрокиносъемки. В 1912-м, применив свой метод, впервые создал фильм об инфузории, положив начало производству отечественных научно-популярных картин по естествознанию.

Левенгук (Leeuwenhoek) Антони ван *(1632–1723),* голландский натуралист, основоположник научной микроскопии, член Лондонского королевского общества (с 1680). Занимался торговлей мануфактурой и галантереей. Используя свой досуг для шлифования оптических стекол, достиг в этом большого совершенства. Изготовленные им линзы, которые он вставлял в металлические держатели с прикрепленной к ним иглой для насаживания объекта наблюдения, давали 150–300-кратное увеличение. При помощи таких «микроскопов» Левенгук впервые наблюдал и зарисовал сперматозоиды (1677), бактерии (1683), эритроциты, а также простейших, отдельные растительные и животные клетки, яйца и зародыши, мышечную ткань и многие другие части и органы более чем 200 видов растений и животных.

Левитский Григорий Андреевич *(1878–1942),* русский ботаник и цитолог, член-корреспондент АН СССР (1932). В 1925–1941 гг. руководил лабораторией цитологии Всесоюзного института растениеводства в Ленинграде. Профессор Пушкинского сельскохозяйственного института (1930–1932; 1938–1941) и ЛГУ (1933–1941). Основные работы по изучению строения и развития

хондриосом в растительных клетках, морфологии хромосом и их эволюционных изменений, по кариосистематике растений и применению цитологического метода в селекции. Награжден орденом Трудового Красного Знамени. Репрессирован; реабилитирован посмертно.

Лепехин Иван Иванович *(1740–1802),* русский путешественник и натуралист, академик Петербургской АН (1771). В 1760–1762 гг. учился в университете при АН; в 1762–1767-м — в Страсбургском университете, получил степень доктора медицины. В 1768–1772-м руководил одной из академических экспедиций, которая исследовала Поволжье, Урал и Север Европейской части России; в 1773-м совершил поездку по Прибалтике и Белоруссии. С 1783 г. — непременный секретарь Российской академии наук. Лепехину принадлежат работы по ботанике и зоологии, русской словесности и др. Высказал прогрессивные идеи о постоянных изменениях земной поверхности, о причинах образования пещер, об изменении свойств растений и животных под воздействием внешней среды и др. Основной труд — описание экспедиции 1768–1772 гг. («Дневные записки путешествия... по разным провинциям Российского государства», т. 1–3, 1771–1780; т. 4, 1805), содержит большой фактический материал по географии и этнографии России.

Лепешкин Владимир Васильевич *(1876– ?),* русский ботаник, окончил курс Санкт-Петербургского технологического института по химическому отделению. Изучал физиологию растений и микробиологию. Состоял преподавателем Санкт-Петербургского технологического института и приват-доцентом Санкт-Петербургского университета; профессором Казанского университета. Главнейшие труды: «Die Bedeutung der Wasser absordernden Organe für die Pflanzen» (1902); «Исследование над выделением водных растворов растениями» (1904; магистерская диссертация); «Исследования над осмотическими свойствами и тургором растительных клеток» (1907; докторская диссертация); «К вопросу о механизме вариационных движений» («Известия Академии наук» 1908); «Zur Kenntniss d. Plasmomembran» (Berichte bot. Ges., 1910); «О живом и мертвом» (1910); «Zur Kenntniss d. Todesursache» (1912); «Zur Kenntniss der Einwirkung supramaximalen Temperaturen» (1912); «Курс физиологии растений» (1912–1914).

Линней (Linné, Linnaeus) Карл *(1707–1778),* шведский естествоиспытатель, член Парижской АН (1762). В 1732 г. совершил путешествие по Лапландии, результатом которого явился труд

«Флора Лапландии» (1732, полное изд. 1737). В 1735 г. переехал в г. Хартекамп (Голландия), где заведовал ботаническим садом; защитил докторскую диссертацию «Новая гипотеза перемежающихся лихорадок». В том же году опубликовал свой главный труд — книгу «Система природы» («Systema naturae»; вышла при его жизни в 12 изданиях). С 1738 г. занимался в Стокгольме врачебной практикой; в 1739 г. возглавил морской госпиталь, добился права вскрывать трупы с целью определения причины смерти. Участвовал в создании шведской АН и стал ее первым президентом (1739). С 1741 г. руководитель кафедры в Упсальском университете, в котором преподавал медицину и естествознание, способствовал широкому введению естественных наук в систему университетского образования. Получил мировую известность благодаря созданной им системе растительного и животного мира. Одна из его главных заслуг состоит в том, что в «Системе природы» он применил и ввел в употребление так называемую бинарную номенклатуру, согласно которой каждый вид обозначается двумя латинскими названиями — родовым и видовым. Библиотеки, рукописи и коллекции Линнея были проданы его вдовой английскому ботанику Смиту, который в 1788 г. основал в Лондоне «Линнеевское общество», существующее и ныне как один из крупнейших научных центров.

Лобашев Михаил Ефимович *(1907–1971),* русский генетик. Исследовал проблемы экспериментального мутагенеза. Одним из первых показал дифференциальную чувствительность разных стадий гаметогенеза к действию мутагенов. Автор учебников «Генетика» (1-е изд. 1963) и «Генетика с основами селекции» (1979, с соавт.).

Лус (Лусис) Янис Янович *(1897–1979),* видный биолог, генетик, энтомолог, выпускник Петроградского университета, сотрудник Бюро по евгенике (в 1930 г. было реорганизовано в Лабораторию генетики АН СССР, а в 1933 г. — в Институт генетики АН СССР). В 1930 г. организовал лабораторию сравнительной генетики животных, как группу в составе Лаборатории генетики АН СССР. Профессор Ленинградского университета, с 1949 г. после разгрома генетики преподавал на биологическом факультете Латвийского гос. университета, член-корреспондент Академии наук Латвийской ССР (1958).

Лучник Николай Викторович *(1922–1993),* радиобиолог, генетик, биофизик. Сотрудник и ученик Н.В. Тимофеева-Ресовского, доктор биологических наук.

Львов (Lwoff) Андре Мишель *(1902–1994),* французский микробиолог, сын иммигрантов из России. Окончил медицинский факультет Парижского университета; работал в Пастеровском институте в Париже (1921–1958), с 1959 г. профессор Парижского университета, с 1969 г. директор Национального института исследований рака. Президент международной ассоциации микробиологических обществ (1962–1970). Основные исследования по ростовым факторам микробов, физиологии вирусов, индукции и репрессии ферментов. Доказал (совместно с А. Гутман) наследственную природу лизогении, связав ее с существованием в лизогенных бактериях неинфекционной формы вируса (профага); открыл способность ультрафиолетовых лучей индуцировать развитие профага (1950, совместно с другими). Член ряда зарубежных АН, иностранный член АМН СССР (1967). Лауреат Нобелевской премии за исследования по регуляции синтеза белка у бактерий (1965; совместно с Ф. Жакобом и Ж. Моно).

Ляпунов Алексей Андреевич *(1911–1973),* русский математик, член-корреспондент АН СССР (с 1964), один из основоположников кибернетики. Окончил Московский университет (1933). В 1934–1962 гг. работал в Математическом институте АН СССР, в 1953–1962 гг. — одновременно в Московском университете, в 1962–1973 гг. — в Институте теоретической кибернетики и Институте математики СО АН СССР. Основные направления исследований — математическая логика, математическая статистика, ЭВМ, приближенные и численные методы, программирование, кибернетика. Ряд работ относится к дескриптивной теории множеств, теории функций, математической лингвистике, математической биологии. Важные результаты получил в дескриптивной теории множеств. Показал, что R-операция может быть обобщена на произвольные теоретико-множественные операции применительно к произвольному пространству индексов со счетной глубиной цепей (1963); определил трансфинитные индексы этих операций. Развил общую теорию операций. Разработал одну из алгоритмических систем, ориентированную на практические применения. Сделал фундаментальный вклад в построение алгебры программ. Сформулировал метод описания программ с помощью операторной схемы, который был положен в основу развития идей советской школы программирования.

Майр (Mayr) Эрнст *(1904–2005),* американский зоолог-систематик и эволюционист, член Национальной АН США (1954). С 1926 г., по окончании Грейфсвальдского университета,

ассистент зоологического музея Берлинского университета (ныне университет Гумбольдта). В 1928–1929 гг. провел орнитологические исследования на Новой Гвинее. С 1931 г. в США: сотрудник естественно-исторического музея в Нью-Йорке (1931–1953); профессор Гарвардского университета (с 1953), там же директор музея сравнительной зоологии (1961–1970). Основные труды по орнитологии, зоогеографии, теории систематики, методам систематических исследований и главным образом по проблемам структуры вида, видообразованию и другим проблемам эволюции. Сторонник принципа аллопатрического видообразования. Автор работ по истории и философии биологии. Член ряда иностранных АН, почетный доктор многих университетов.

Мак-Кланг (McClung) Кларенс *(1870–1946),* американский зоолог и цитогенетик. Окончил Канзасский университет (1892). В 1901–1912 гг. работал там же (с 1906 г. — профессор), в 1912–1940 гг. — профессор Пенсильванского университета (с 1940 г. — почетный профессор). Основное направление научных работ — изучение хромосомных механизмов определения пола у животных. Изучая особенности формирования гамет у насекомых, первым указал (1902) на возможность участия Х-хромосом в определении пола, высказал в связи с этим идею о сингамном механизме определения пола. Крупнейший специалист по микроскопической технике и методам окраски биологических препаратов. Редактор международных журналов по зоологии, цитологии и морфологии.

Мак-Клинток Барбара (McClintock Barbara) *(1902–1992),* американский генетик, удостоенная в 1983 г. Нобелевской премии по физиологии и медицине за открытие в 1940-х годах мобильных генетических элементов. В течение ряда лет вела преподавательскую работу в Корнеллском (1927–1931; 1934–1936) и Миссурийском (1936–1941) университетах, в 1941 г. перешла в лабораторию генетики института Карнеги в Колд-Спринг-Харборе (шт. Нью-Йорк). Самым крупным ее достижением стало открытие мобильных генетических элементов («прыгающих» генов).

Марков Андрей Андреевич *(1856–1922),* выдающийся русский математик, внесший большой вклад в теорию вероятностей и математический анализ. С 1886 г. — адъюнкт физико-математического отделения (чистая математика), с 1890 г. — экстраординарный академик, с 1896 г. — ординарный академик Императорской Санкт-Петербургской Академии наук. Его именем названы цепи Маркова и неравенство Маркова.

Мендель Грегор Иоганн (Mendel Gregor Johann) (1822–1884), австрийский биолог, основоположник генетики. Родился 22 июля 1822 г. в Хейнцендорфе (Австро-Венгрия, ныне Гинчице, Чехия). Учился в школах Хейнцендорфа и Липника, затем в окружной гимназии в Троппау. В 1843 г. окончил философские классы при университете в Ольмюце и постригся в монахи Августинского монастыря св. Фомы в Брюнне (Австрия, ныне Брно, Чехия). Служил помощником пастора, преподавал естественную историю и физику в школе. В 1851–1853 гг. был вольнослушателем в Венском университете, где изучал физику, химию, математику, зоологию, ботанику и палеонтологию. По возвращении в Брюнн работал помощником учителя в средней школе до 1868 г., когда стал настоятелем монастыря. В 1856 г. Мендель начал свои эксперименты по скрещиванию разных сортов гороха, различающихся по единичным, строго определенным признакам (например, по форме и окраске семян). Точный количественный учет всех типов гибридов и статистическая обработка результатов опытов, которые он проводил в течение 10 лет, позволили ему сформулировать основные закономерности наследственности — расщепление и комбинирование наследственных «факторов». Мендель показал, что эти факторы разделены и при скрещивании не сливаются и не исчезают. Хотя при скрещивании двух организмов с контрастирующими признаками (например, семена желтые или зеленые) в ближайшем поколении гибридов проявляется лишь один из них (Мендель назвал его «доминирующим»), «исчезнувший» («рецессивный») признак вновь возникает в следующих поколениях (сегодня наследственные «факторы» Менделя называются генами).

Мензбир Михаил Александрович *(1855–1935),* русский зоолог, член-корреспондент Императорской Санкт-Петербургской АН (1896), академик АН СССР (1929) и почетный член (1926). Ректор Московского университета (1917–1919). Основные труды по орнитологии, зоогеографии и сравнительной анатомии. Труды «Птицы России» (т. 1–2, 1893–1895) и «Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа» (т. 1–2, с атласом, 1900–1902) — первые полные сводки по систематике и биологии птиц России. Магистерская диссертация «Орнитологическая география Европейской России» (1882) — классическое исследование по теоретической зоогеографии. Разработал деление Палеарктики на 6 зоогеографических зон (тундра, тайга, островные леса, степи, побережья и острова, пустыни). Еще в 1882-м выступил со статьей о задачах и состоянии эволюционного учения; в 1925–1929 гг.

редактор Полного собрания сочинений Ч. Дарвина (т. 1–4); в 1927 г. опубликовал книгу «За Дарвина». Президент Московского общества испытателей природы (1915–1935). Основатель московской школы орнитологов, зоогеографов и анатомов.

Михаэлис Питер (Michaelis Peter) *(19??–?),* немецкий генетик. Исследования в области цитоплазматической наследственности у растений. Основные работы выполнены в Институте исследований разведения растений Макса Планка (Max Planck Institute for Plant Breeding Research) в Кельне в период с 1940-х по начало 1970-х гг.

Мюллер (Müller) Фриц *(1821–1897),* немецкий зоолог. Окончил Берлинский (1844) и Грейфсвальдский (1849) университеты. В 1852 переехал в Бразилию, где с 1856 состоял профессором ряда учебных заведений, работал в Национальном музее в Рио-де-Жанейро (1876–1891). Основные работы по эмбриологии и экологии беспозвоночных, в частности по мимикрии. Развил многие положения дарвинизма. В работе «За Дарвина» (1864) обосновал существование явления рекапитуляции и показал, что онтогенез изменяется в процессе эволюции путем преобразования различных этапов развития особи (эта идея получила развитие в учении А.Н. Северцова о филэмбриогенезе). Наряду с Э. Геккелем — автор биогенетического закона.

Мюнтцинг Арне (Muntzing Arne) *(1903– ?),* шведский генетик, член Королевской шведской АН. Директор Института генетики Университета г. Лунда (Швеция). Президент Менделевского общества Лунда. Автор классического учебника «Генетические исследования».

Навашин Сергей Гаврилович *(1857–1930),* русский ботаник и цитолог, академик РАН (1918), член-корреспондент (1901) и академик АН УССР (1924). Фундаментальное значение имело открытие им у покрытосеменных растений двойного оплодотворения, объяснившего природу их триплоидного эндосперма, а также природу ксений. Заложил основы учения о морфологии хромосом и ее таксономическом значении. Создал русскую цитоэмбриологическую школу.

Найт (Knight) Томас Эндрю *(1759–1838),* английский ботаник, растениевод. Ввел понятие «элементарных наследственных признаков», создал ряд сортов плодовых деревьев и овощных

культур, известен опытами по тропности растений. Почетный член МОИП (1819).

Нильсон-Эле Герман *(1873–1947),* шведский генетик. Окончил Лундский университет (1894). В 1900–1915 гг. работал в Шведской ассоциации семеноводства, в 1915–1925 гг. — в Институте генетики и селекции в Лунде, в 1925–1939 гг. — в Институте селекции растений в Свалефе. Основное направление научных работ — изучение генетики количественных признаков у сельскохозяйственных растений. Провел фундаментальные исследования полиплоидии и экспериментального мутагенеза, генетики лесных и плодовых растений, триплоидии у яблонь. Установил (1910) полимерное наследование у большинства сельскохозяйственных культур. Одним из первых использовал генетические методы в селекции озимой пшеницы, ячменя, овса. Иностранный член-корреспондент АН СССР (1932).

Ноден (Naudin) Шарль *(1815–1899),* французский ботаник, обнаруживший основные закономерности наследственности и предвосхитивший идеи искусственного и естественного отбора; член Парижской АН (1863).

Пеннет (Паннет) Реджиналд (Punnett R. C.) *(1875–1967),* английский генетик.

Промтов Александр Николаевич *(1898–1948),* русский генетик, орнитолог. Популяризатор науки. В 1921–1925 гг. — сотрудник Аниковской (Звенигородской) генетической станции Народного комиссариата земледелия, в 1928–1935 гг. — сотрудник Института экспериментальной биологии, с 1929 г. доцент Второго Московского медицинского института, с 1940 г. сотрудник Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности АН СССР (ныне Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН). Основные работы: «Птицы в природе. Руководство для определения и изучения птиц в полевых условиях» (1937), «Сезонные миграции птиц» (1941).

Пуркинье (Purkyně) Ян Эвангелиста *(1787–1869),* чешский биолог и общественный деятель. Основал первый в мире Физиологический институт в Бреславле (1839) и аналогичный институт в Праге (1851). Оказал большое влияние; на развитие физиологии, цитологии, анатомии, эмбриологии. Открыл ядро яйцевой клетки (1825), ввел понятие «протоплазма» (1839); усовершенствовал микроскопическую технику.

Райт Сивалл Грин (Wright Sewall Green) *(1889–1988),* американский генетик, основные работы в области популяционной генетики и теории эволюции.

Реш Бернгард (Rensch Bernhard) *(1900–1990),* немецкий эволюционист, орнитолог и этолог, автор работ в области биогеографии и видообразования. Основные труды: «Das Prinzip Geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung» (1929), «Evolution Above the Species Level» (1947). Активно работал в области создания и популяризации синтетической теории эволюции.

Ромашов Дмитрий Дмитриевич *(1899–1963),* русский генетик. Окончил Московский университет (1921). В 1921–1942 гг. работал в институте экспериментальной биологии (с 1938 г. Институт цитологии, гистологии и эмбриологии) АН СССР, в 1942–1946 гг. — во Всесоюзном научно-исследовательском институте прудового рыбного хозяйства, в 1946–1948 гг. — в Институте цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР, в 1953–1955 гг. — в Институте леса АН СССР, в 1955–1963 гг. — в Институте биофизики АН СССР. Основное направление научных исследований — популяционная генетика. Проводил генетический анализ природных популяций дрозофилы. Изучал исследование и роль элемента случайности в изменении генетической структуры популяции. Принимал участие (1932, совместно с Н. Дубининым) в разработке теории генетико-автоматических процессов в популяции. Основоположник нового направления исследований по естественному и экспериментальному гиногенезу у рыб. Исследовал влияние радиации на рыб.

Ромпе Роберт Вильгельм Герман (Rompe Robert Wilhelm Hermann) *(1905–1993),* немецкий физик, член АН ГДР (1953). Окончил Технический университет в Берлине. В 1930–1945 гг. работал в фирме «Осрам». В 1946 г. стал профессором университета им. А. Гумбольдта (Берлин) и директором второго Физического института этого университета, в 1950 г. — директором Института источников АН ГДР, в 1958 г. — Физико-технического института. С 1969 г. — директор Центрального института электронной физики АН ГДР. Основные работы относятся к электрическим разрядам в газах, физике плазмы и физике твердого тела. Исследовал физические принципы действия источников света, термическую плазму, источники света с высоким давлением и импульсные источники, люминесценцию и преобразование световой энергии в твердых

телах, физику электрической дуги и электрический пробой, плазмоподобные явления в полупроводниках. Лауреат национальной премии (1951). Один из основателей журнала «Наука и прогресс» и физического общества ГДР, был его председателем.

Сажрэ Огюстен *(1763–1851),* французский ботаник, растениевод. Широко используя гибридизацию, получил множество сортов фруктовых деревьев. Единственная его публикация, посвященная проблемам генетики, — «Соображения об образовании гибридов, вариант и разновидностей» (1825). Показал, что признаки, присущие родителям, при гибридизации не смешиваются, а сочетаются, оставаясь неделимыми.

Самнер Фрэнсис (Sumner Francis Bertody) *(1874–1945),* американский зоолог, степень доктора философии получил в Колумбийском университете (1901), где работал под руководством Э. Уилсона. Директор биологической лаборатории американского Бюро рыболовства в Вудз Хоул (1903–1911). Проводил широкомасштабные зоогеографические исследования (1913–1930), одним из основных объектов которых были мышевидные грызуны рода Peromyscus. Член Национальной академии наук США, Американского философского общества, и Филадельфийской академии наук.

Семенов Николай Николаевич *(1896–1986),* русский химик-физик. В 1913 г. окончил Самарское реальное училище, поступил на физический факультет Петербургского университета. С 1914-го начал заниматься научной работой под руководством А.Ф. Иоффе. В 1917 г. окончил университет, в 1918–1920 гг. работал ассистентом в Томском университете и Томском технологическом институте, в 1920 г. по приглашению Государственного физико-технического и рентгенологического института переехал в Петроград. В 1920–1931 гг. — заведующий лабораторией, в 1921–1928 гг. — заместитель директора Ленинградского физико-технического института. В 1931 г. возглавил Институт химической физики, организованный на базе его лаборатории, и оставался его директором до конца жизни. Член многих иностранных академий и обществ, почетный доктор ряда зарубежных университетов. Сформулировал теорию так называемых цепных химических реакций, а в последующие годы — общую теорию разветвленных, вырожденно-разветвленных и неразветвленных цепных реакций. В ее основе лежало представление о том, что активная частица (атом, радикал, возбужденная молекула) реакционной

смеси может вступать в реакцию, продуктами которой являются уже две активные частицы, и так далее по цепочке. За эти работы был удостоен в 1956 г. Нобелевской премии по химии (совместно с английским химиком С. Хиншельвудом).

Смирнов Владимир Степанович *(1921),* русский биолог. В 1948 г. окончил Пермский госуниверситет, затем аспирантуру Института биологии (1951–1954) по специальности «зоология позвоночных». Тема докторской диссертации: «Математико-статистическая оценка методов учета численности млекопитающих» (1965). В Институте экологии растений и животных (до 1964 г. — Институт биологии Уральского филиала АН СССР) работает с 1951 г. Основные работы в области популяционной экологии. Разработал методы определения возраста и возрастной структуры популяций, методы прогноза численности животных, сформулировал теоретические основы оптимизации промысла млекопитающих.

Стертевант (Sturtevant) Алфред Генри *(1891–1970),* американский генетик, член Национальной АН США. Окончил Колумбийский университет (1912). Профессор Калифорнийского технологического института (1928–1962). С 1911 г. сотрудник лаборатории Т. Х. Моргана. Внес значительный вклад в разработку хромосомной теории наследственности. Первым обосновал теорию линейного расположения генов в хромосомах, предложив их картирование в соответствии с частотой протекания кроссинговера между ними (1913). Открыл явление супрессии (1920) и эффект положения гена (1925). Обнаружил инверсии частей хромосомы и исследовал их влияние на кроссинговер (1926). Работы по систематике и сравнительной цитогенетике видов рода *Drosophila*. Лауреат Кимберовской премии по генетике (1957).

Стивенс Нетти Мария (Stevens Nettie Maria) *(1861–1912),* американский биолог и генетик. Одна из первых женщин, сделавших себе имя в мировой науке. До поступления в Стэнфордский университет в 1896 г. работала библиотекарем. В 1900 г. получает степень магистра, в 1903 г. — ученую степень. В разное время работала под руководством Эдмунда Уилсона и Томаса Моргана. Одной из первых обнаружила половые хромосомы. Основоположник хромосомной теории определения пола. Всего лишь за девять лет научной деятельности опубликовала свыше 40 работ. «У меня не было более способных и независимых в своих исследованиях аспирантов, чем мисс Стивенс…» — писал о ней Т. Морган.

Страсбургер (Strasburger) Эдвард *(1844–1912),* немецкий ботаник, по происхождению поляк, член Польской АН в Кракове (1888). Основные труды в области цитологии, анатомии и эмбриологии растений. Исследовал митоз. Описал мейоз у высших растений, объяснил биологическое значение редукции числа хромосом. Изучал процесс оплодотворения, явления партеногенеза и апогамии. Его работы имели большое значение для подготовки хромосомной теории наследственности и развития представлений о генетическом единстве высших растений.

Стэнли (Stanley) Уэнделл Мередит *(1904–1971),* американский вирусолог и биохимик. Член Национальной АН США (1941) и Нью-Йоркской АН (1963). В 1926 г. окончил Эрлемский колледж в Ричмонде (штат Индиана). С 1929 г. работал в Иллинойсском университете, с 1930 г. в Мюнхенском университете. В 1931-м вернулся в США, в Рокфеллеровский институт медицинских исследований (Нью-Йорк), с 1932 г. — в Рокфеллеровском институте в Принстоне. С 1948 г. профессор Калифорнийского университета в Беркли. Основные работы посвящены химическому составу вирусов, их биохимии, репродукции, мутациям, проблеме рака. В 1935 г. впервые очистил и выделил в кристаллическом виде вирус мозаики табака, открыв путь для получения чистых препаратов вирусов и их изучения. В 1955 г. выделил вирус полиомиелита. Лауреат Нобелевской премии по химии (1946, совместно с Дж. Самнером и Дж. Нортропом).

Тамм Игорь Евгеньевич *(1895–1971),* русский физик, удостоенный в 1958 г. Нобелевской премии по физике (совместно с И.М. Франком и П.А. Черенковым) за объяснение эффекта Черенкова. В 1913 г. окончил Елизаветградскую гимназию и в том же году поступил на факультет точных наук Эдинбургского университета (Шотландия), а с началом Первой мировой войны перевелся на физико-математический факультет Московского университета. По его окончании в 1918 г. был оставлен при университете для подготовки к профессорскому званию. В 1919 г. начал преподавать физику — сначала в Крымском университете (1919–1920), затем в Одесском политехническом институте (1921–1922). В 1922 г. вернулся в Москву, работал в Коммунистическом университете им. Свердлова. В 1924–1941 и в 1954–1957 гг. работал в МГУ (с 1930 — профессор, заведующий кафедрой теоретической физики), с 1934 — руководитель теоретического отдела Физического института АН СССР. В 1945 г. организовал Московский инженерно-физический институт, несколько лет

возглавлял в нем кафедру теоретической физики. Работы Тамма посвящены классической электродинамике, квантовой механике, теории твердого тела, физической оптике, ядерной физике, теории элементарных частиц, проблемам термоядерного синтеза. Создал школу физиков-теоретиков. Среди его учеников — В.Л. Гинзбург, М.А. Марков, Д.И. Блохинцев, Л.В. Келдыш.

Тимофеева-Ресовская (Фидлер) Елена Александровна *(1898–1973),* русский генетик, эволюционист, гидробиолог, радиобиолог. Жена Н.В. Тимофеева-Ресовского, его бессменный сотрудник, ангел-хранитель и помощник. Автор более 60 научных работ, большинство в соавторстве с Н.В. Тимофеевым-Ресовским.

Уилсон (Wilson) (Вильсон) Эдмунд Бичер *(1856–1939),* американский цитолог, один из основоположников цитогенетики, президент Нью-Йоркской АН (с 1904). На примере насекомых выяснил (1905–1912) хромосомный механизм определения пола. Внес значительный вклад в изучение строения и физиологии клетки, предложил (1925) коллоидную теорию протоплазмы. Фундаментальная монография по цитологии (в русском переводе «Клетка и ее роль в развитии и наследственности», т. 1–2, 1936–1940).

Филипченко Юрий Александрович *(1882–1930),* русский биолог. Окончил естественное отделение физико-математического факультета Петербургского университета (1905) и был оставлен в университете для подготовки к профессорской деятельности. В 1911 г. был командирован в Мюнхен в лабораторию Гертвига и на биологическую станцию в Неаполе. В 1913 г. утвержден в должности приват-доцента и начал читать первый в России курс генетики. В 1917 г. опубликовал учебник «Наследственность», переиздававшийся в 1924, 1926 и 1929 гг. В 1919 г. организовал первую в России кафедру генетики и экспериментальной зоологии, а в 1921 г. — Бюро по евгенике при Российской Академии наук, которое в 1930 г. было реорганизовано в Лабораторию генетики АН СССР, преобразованную в 1933 г. в Институт генетики АН СССР. Опубликовал несколько учебников и учебных пособий, среди которых «Общедоступная биология» (выдержала 12 изданий при жизни автора), «Изменчивость и методы ее изучения» (5 изданий), «Генетика», «Экспериментальная зоология» и др. Основное направление научных исследований — частная генетика животных и растений. Автор работ о роли ядра и цитоплазмы в развитии признаков организмов различных таксономических групп.

Фишер (Fisher) Рональд *(1890–1962),* английский ученый. Более всего известен своими трудами в области математической статистики. Внес большой вклад в развитие эволюционной генетики. Его первая книга «The genetic theory of natural selection» («Генетическая теория и естественный отбор»,1930) посвящена синтезу дарвиновской теории отбора и генетики. Внес большой теоретический и практический вклад в генетику. Выдвинул концепцию прогрессивного отбора и инбридинга, попытался унифицировать учение об эволюции.

Форд Эдмунд (Edmund Brisco Ford) *(1901–1988),* английский зоолог и генетик, член Лондонского королевского общества. Окончил Оксфордский университет (1924), работал там же. Основные направления научных исследований — экологическая генетика, эволюция явления доминантности, генетические механизмы контроля роста. Совместно с Ф. Добржанским и Дж. М. Смитом получил новые данные в скорости естественного отбора в естественных и экспериментальных популяциях. Один из авторов синтетической теории эволюции. Лауреат многих премий. Награжден медалью им. Ч. Дарвина Лондонского королевского общества (1954).

Харди Годфри Гарольд (Hardy Godfrey Harold) *(1877–1947),* английский математик, член Лондонского королевского общества. Основные работы в области теории чисел и математического анализа. Популяризатор науки, эссе «A Mathematician's Apology» (1940).

Хаксли Джулиан (Huxley Julian) *(1887–1975),* английский биолог. Внук Томаса Хаксли (Гексли), старший сын историка Л. Хаксли и брат писателя О. Хаксли. Получил образование в Итоне и Бейллиол-колледже Оксфордского университета. Член Лондонского королевского общества (1938). Был удостоен рыцарского звания в 1958 г. Основные работы посвящены общим вопросам зоологии, эволюции, экспериментальной эмбриологии, этологии, этике. Один из создателей синтетической теории эволюции.

Хартман (Гартман) Макс (Hartmann Max) *(1876–1962),* немецкий биолог, эмбриолог, генетик, специалист по биологии размножения и механизмам определения пола у животных и растений, профессор, автор научных трудов, монографий и учебников по общей биологии и биологии пола.

Хогбен Ланселот Томас (Hogben Lancelot Thomas) *(1895–1975),* английский биолог и популяризатор науки. Окончил Кембриджский университет (1915). Член королевского общества (1936). Совместно с Джулианом Хаксли в 1930 г. основал «Журнал экспериментальной биологии» (Journal of Experimental Biology). Основные работы в области физиологии, генетики, медицинской статистики.

Холден (Холдейн) Джон Бердон Сандерсон (Haldane Burdon Sanderson) *(1892–1964),* английский биолог, член Лондонского королевского общества (1932). Окончил Оксфордский университет (1914). В 1922–1932 гг. преподавал в Кембриджском университете; в 1933–1957 гг. заведовал кафедрой генетики и биометрии колледжа Лондонского университета. В 1957 г. переехал в Индию, где до 1961 г. возглавлял в Калькутте лабораторию генетики и биометрии, а в 1961–1964 гг. — аналогичную лабораторию в Бхубанешваре. Основные труды по генетике, биохимии, биометрии и математической статистике, подводной физиологии. Разработал математическую теорию моделирования гена и сцепления наследственных факторов, участвовал в становлении математической, молекулярной и биохимической генетики. Математически обосновал теорию кинетики ферментативного катализа («Энзимы»; 1930, русск. пер. 1934). Исследовал количественную сторону (темп) естественного и искусственного отбора, показав, что элементарная единица эволюции — не особь, а популяция («Факторы эволюции», 1932; русск. пер. 1935). Определил частоту мутирования генов у человека (1935), ввел понятие «генетического груза» (1937), вычислил вероятность возникновения мутаций в человеческих популяциях вследствие взрыва атомной бомбы (1947). Автор работ по философским вопросам естествознания. В 1977 г. на юге Индии, восточнее Тируванантапурама, учрежден Международный мемориальный научно-исследовательский центр имени Холдейна.

Черняев Василий Матвеевич *(1796–1871),* русский ученый, исследователь флоры Украины и южной России. Окончил курс на медицинском факультете Харьковского университета, где в последствии состоял потом профессором ботаники. Основные направления научных работ — флористика и микология.

Чермак-Зейзенег (Tschermak-Seysenegg) Эрих *(1871–1962),* австрийский генетик, иностранный член-корреспондент АН СССР (1932). Основное направление научных исследований — генетика

растений. Одновременно с Х. Де Фризом и К. Корренсом вторично открыл и подтвердил законы Менделя.

Четвериков Сергей Сергеевич *(1880–1959)* русский биолог-эволюционист, энтомолог, генетик, один из основоположников эволюционной и популяционной генетики. Одним из первых связал закономерности отбора в популяциях с динамикой эволюционного процесса. Труды по зоогеографии и энтомологии. Организатор первой в России лаборатории генетики в созданном в 1917 г. Кольцовым Институте экспериментальной биологии. Создал московскую школу эволюционной генетики, из которой вышла плеяда известных ученых (Б.Л. Астауров, Е.Н. Балкашина, С.М. Гершензон, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Д.Д. Ромашов, Н.Ф. Рокицкий). В 1929 г. по доносу был арестован и сослан в Свердловск, откуда через два года перебрался во Владимир. В августе 1948 г., после разгромившей генетику в СССР сессии ВАСХНИЛ, был уволен с работы в числе других 300 биологов, доцентов и профессоров вузов. Его фундаментальный вклад в биологию составляют, прежде всего, исследования в области теории эволюций и генетики популяций. В 1905 г. он, еще будучи студентом, ввел в популяционную биологию концепцию «волн жизни», описывающую внезапное массовое появление, а затем уменьшение численности определенных видов. Эти колебания численности меняют границы ареалов видов, концентрацию различных мутаций и генотипов в популяции. Волны жизни считаются одним из элементарных эволюционных факторов. В работе «Основной фактор эволюции насекомых» (1915) он приходит к выводу, что хитин (как эволюционное новшество) и образованный на его основе наружный скелет позволили насекомым пойти по пути миниатюризации размеров и занять все возможные ниши на Земле. В 1926 г. публикует основополагающую статью «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения генетики», которая наряду с работами Р. Э. Фишера и Дж. Б. С. Холдейна (Великобритания) и С. Райта (США), положила начало новой дисциплине — генетике. В этой статье показал совместимость принципов генетики с теорией естественного отбора, заложил основы эволюционной генетики. Его идеи и предсказания блестяще подтвердили его ученики С.М. Гершензон, Д.Д. Ромашов, Е.И. Балкашина и Н.В. Тимофеев-Ресовский.

Шванн (Schwann) Теодор *(1810–1882),* немецкий физиолог и гистолог, создатель клеточной теории. Познакомившись с работами немецкого ботаника М. Шлейдена о роли ядра в клетке

растений (к тому времени уже относительно изученной) и сопоставляя его данные с собственными, пришел к выводу о едином принципе развития и строения растений и животных из клеток. В 1838 г. он опубликовал три предварительных сообщения, а в 1839 г. — классическое сочинение, в самом заглавии которого отражена сущность клеточной теории: «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений».

Шлейден (Schleiden) Маттиас Якоб *(1804–1881),* немецкий ботаник и общественный деятель. Реформатор современной ему ботаники; на основе индуктивного метода подверг в «Основах научной ботаники» (1842–1943) резкой критике господствовавшие в то время натурфилософские и узкосистематические направления. Основные труды по анатомии и эмбриологии растений. Обосновал онтогенетический подход к изучению морфологии растений. Сыграл важную роль в создании клеточной теории.

Шмидт Петр Юльевич *(1872–1949),* русский зоолог. В 1895 г. окончил Петербургский университет. В 1906–1930 гг. — профессор сельскохозяйственного института в Петербурге (Ленинграде); одновременно читал курс ихтиологии в университете и работал (1914–1931) в Зоологическом музее АН СССР; в 1930–1949 гг. — ученый секретарь Тихоокеанского комитета АН СССР. С 1900 г. начал заниматься ихтиологией, в частности исследованием ихтиофауны Тихого океана. Участвовал в ряде крупных экспедиций, во время которых собрал богатые коллекции рыб. Первым дал очерк ихтиофауны русских территориальных вод на Дальнем Востоке, в котором высказал ряд теоретических соображений о ее распределении и происхождении; ему принадлежат первая крупная работа по морским промыслам Южного Сахалина и ряд обзоров по многим группам рыб Тихого океана. Труды по общей биологии («Анабиоз», 1948; «Миграция рыб», 1936, и др.); под его руководством издана «Малая биологическая энциклопедия» (1924).

Штерн Курт (Stern Curt) *(1902–1981),* американский зоолог и генетик, член Национальной АН США. Окончил Берлинский университет (1923). В 1928–1933 гг. работал там же. В 1933 г. эмигрировал в США и до 1947 г. работал в Рочестерском университете (с 1941 г. — профессор), в 1947–1970 гг. — в Калифорнийском университете в Беркли. Основные научные работы посвящены изучению мутации генов и кроссинговера у дрозофилы. Получил прямые генетические доказательства происходящего при крос-

синговере обмена физическими участками хромосомы вместе с локализованными в них генами. Установил возможность кроссинговера не только при развитии половых клеток, в фазе мейоза, но в некоторых случаях и в соматических клетках.

Штреземанн Эрвин (Stresemann Erwin) *(1889–1972),* немецкий орнитолог. На протяжении многих лет — бессменный редактор журнала «Journal für Ornithologie». Основные труды: «Aves» (1927–1934) и фундаментальный обзор развития орнитологии со времен Аристотеля «Entwicklung der Ornithologie» (1951).

Источники, использованные при подготовке издания

1. Бабий Т.П., Коханова Л.Л., Костюк Г.Г. и др. Биологи: Биографический справочник. — Киев: Наукова думка, 1984.

2. Электронная версия Большой советской энциклопедии (БСЭ), издания 1970–1977 гг. — Научное издательство «Большая Российская энциклопедия», 2003.

3. Биографический банк данных «Личности» http://www.persons-info.com/

4. Биографическая энциклопедия «Биография.ру» http://www.biografija.ru/

5. Википедия: http://ru.wikipedia.org/, http://en.wikipedia.org, http://de.wikipedia.org

6. Энциклопедия «Кругосвет» http://www.krugosvet.ru/

Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович

Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании

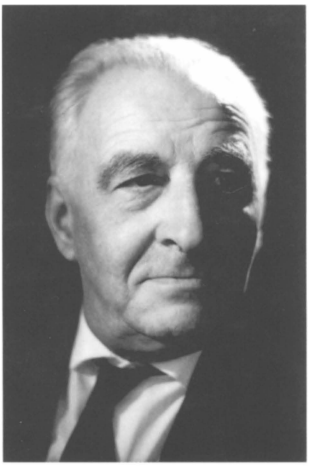
Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году

Ответственный редактор	Д.Е. Рыбников
Редакторы	М.Г. Тюлькина, Т.М. Ерошова
Научный редактор	В.Л. Вершинин
Расшифровка аудиозаписи	М.А. Мальцева
Дизайн и верстка	А.А Шигенина
Корректор	Л.И. Сушкова

ООО «Токмас-Пресс», 620146, г. Екатеринбург,
ул. Академика Постовского, 15,
тел. (343) 267-60-35, e-mail: tokmas@denascorp.ru

Отпечатано в ОАО «ИПП «Уральский рабочий»
620041, ГСП-148, г. Екатеринбург, ул. Тургенева, 13,
тел. (343) 350-00-83

Печать офсетная, формат 80x108. Печ. листов 7,5.
Гарнитура Times New Roman, FreeSetC.
Подписано в печать 28.02.2009 г. Тираж 2000 экз.



«Гриша же Мендель был, как известно, мних. Ему было, как говорится, наплевать на всю Западную Европу. Никакие практические проблемы его не интересовали, поэтому он так здорово двинул науку. Что и всем нам надлежит всегда помнить: науки продвигаются тем быстрее, точнее и лучше, чем меньше они имеют дело с практикой...»

«Так как Лепехин был знаменитым академиком (а людям свойственно унаследованное от обезьяньих предков подражание, и по лености отсутствует выраженное желание заниматься чем-то своим), то в течение вот уже двухсот лет подражатели стали говорить: "Ах, вот Лепехин открыл этих хомяков". И каждый, значит, дурак, который попадал в соответствующие места, считал своим долгом интересоваться меланистическими хомяками...»

«Биологов — как собак нерезаных — до черта на свете. Армия биологов сейчас почти неисчислима, их неприлично много. Скоро, например, этих самых — по старой терминологии — мужиков, а по современной — работников колхоза будет много меньше, чем биологов. Это прогресс науки и регресс питания, потому что один колхозник может прокормить ограниченное количество биологов, а не бесконечное...»

ТОКМАС-ПРЕСС