

THE  
GENETICAL THEORY OF  
NATURAL SELECTION

BY  
R. A. FISHER, Sc.D., F.R.S.

OXFORD  
AT THE CLARENDON PRESS  
1930

Роналд Фишер

# Генетическая теория естественного отбора

Перевод с английского  
Л. С. Ванаг и Е. И. Фукаловой

Под редакцией Н. В. Глотова



Москва ♦ Ижевск

2011

УДК 575.17  
ББК 28.046  
Ф681



Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 09-04-07050

---

Интернет-магазин

**MAFFESIS**

<http://shop.rcd.ru>

- физика
  - математика
  - биология
  - нефтегазовые технологии
- 

### **Фишер Р.**

Генетическая теория естественного отбора. — М.–Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Ижевский институт компьютерных исследований, 2011. — 304 с.

В классической монографии Р. Фишера (Fisher R. A., 1890–1962), одного из создателей современной теоретической популяционной генетики и синтетической теории эволюции, сформулирована концепция приспособленности (впервые дано логически непротиворечивое строгое определение понятия «естественный отбор»), предложена теория эволюции доминантности, рассмотрено соотношение мутационного процесса и отбора в эволюции, дана интерпретация явления мимикрии, рассмотрены популяционно-генетические следствия для динамики популяций человека. Издание включает комментарии и послесловие. Популяционно-генетические и эволюционные работы Р. Фишера ранее на русском языке не издавались.

**ISBN 978-5-93972-906-2**

**ББК 28.046**

© Перевод на русский язык:

Ижевский институт компьютерных исследований, 2011

<http://shop.rcd.ru>

<http://ics.org.ru>

# Комментарии

Авторы комментариев Н. В. Глотов (Н. Г.), Л. А. Животовский (Л. Ж.),  
Н. В. Ившин (Н. И.)

Первое издание *Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930*, оказало огромное влияние на развитие популяционной и эволюционной генетики и стало одной из основ синтетической теории эволюции (СТЭ).

Спустя 28 лет было опубликовано второе издание — *Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Second revised edition. New York: Dover Publ., 1958*. Оно включало исправление опечаток, многочисленные замены отдельных слов (около 100), уточняющие, по мнению Фишера, смысл отдельных фраз и предложений, и несколько обширных дополнений (биометрическая модель генетической детерминации количественных признаков, раздел *The benefit of the species* в главе 2, раздел *Self-sterility Allelomorphs* в главе 4) — всего около 20 страниц.

Спустя 60 лет Беннет опубликовал Полное издание с комментариями — *Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. A Complete Variorum Edition. Edited with a foreword and notes by J. H. Bennett. Oxford: Univ. Press, 1990*: факсимильное первое издание, в сносках — мелкие исправления, дополнения, вставки второго издания, в приложении 1 — более крупные исправления и дополнения, в приложении 2 — примечания Беннета, в приложении 3 — список публикаций Фишера по генетической теории естественного отбора.

Настоящее издание представляет перевод первого, оригинального издания 1930 года. Качество перевода было существенно улучшено благодаря работе, проведенной С. Л. Яковлевой, М. В. Фроловой, А. П. Абросимовым, О. Н. Глотовой, Г. В. Быковой. Очень полезными были замечания Л. А. Животовского, В. Г. Митрофанова, Н. В. Ившина, Г. Ю. Софронова, А. И. Ермолаева. Вывод формул, внимательная выверка всего текста и внесение многочисленных исправлений выполнены А. Б. Трубяновым. Большая работа была проведена корректором О. А. Шемякиной. Исключительно конструктивным на всех этапах было взаимодействие с редакторами издательства

Ю. П. Сухоплюевой и Г. Ф. Муллахметовой. Редактор искренне благодарен всем коллегам, способствовавшим совершенствованию русского перевода, хотя за конечный результат, естественно, несет ответственность он один.

Необходимо сделать два общих замечания о переводе терминов, проходящих через всю книгу.

Для обозначения дискретных элементарных единиц наследственности на смену неопределенным менделевским терминам *здаток*, *фактор*, *элемент* с развитием генетики пришел термин *ген*, а разные формы одного гена стали называть *аллелями* (*аллеломорфами*). У Фишера элементарная наследственная единица, как правило, *фактор*. *Ген* Фишера это, как правило, — *аллель* (gene of a different kind; single pairs of genes, that is single factors; two alternative genes of any factor; pair of alternative genes; alternative gene; two different genes or allelomorphs).

Фишер использует термин *population* и в смысле *популяция* растений и животных, и *народ*, и *население*, и *нация*, когда речь идет о человеке. (Н. Г.)

## ПОСВЯЩЕНИЕ

<sup>1</sup> с. v. *Майор Леонард Дарвин* (1850–1943) — сын Ч. Дарвина, начавший карьеру военным инженером, президент Королевского географического общества (1908–1911), председатель Британского евгенического общества (1911–1928) ([http://en.wikipedia.org/wiki/Leonard\\_Darwin](http://en.wikipedia.org/wiki/Leonard_Darwin)). «Фишер и Леонард Дарвин — которому посвящена *Генетическая теория*, — поддерживали очень тесные связи; с 1915 года они часто встречались и переписывались в течение 20 лет, обмениваясь своими представлениями о естественном отборе, наследственности, евгенике и многом другом. В течение ряда лет Леонард Дарвин пытался побудить Фишера “написать большую работу о математике эволюции”. Он неизменно оказывал Фишеру всевозможную поддержку и вдохновлял его на эту великую попытку. Их оживленная переписка, которая сейчас частично опубликована, создала хорошую основу для осуществления Фишером этого проекта» (*Bennett J. H. Foreword to Complete Variorum Edition, vii*). (Н. Г.)

## ПРЕДИСЛОВИЕ

<sup>2</sup> с. vii. «Natural Selection» и «natural selection», «Evolution» и «evolution», «Man» и «man» и т. п. — Фишер пишет то с заглавной (подчеркивая, вероятно, значимость явления), то со строчной буквы. Эта особенность сохранена при переводе. (Н. Г.)

<sup>3</sup> с. viii. Весьма любопытно, что Фишер называет Менделя «математиком». Вероятно, он так назвал его по стилю мышления и анализу экспериментальных данных, тогда еще совсем необычных в биологии. (Л. Ж.)

<sup>4</sup> с. viii. Работа Менделя была достаточно известна — см. *Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. (Н. Г.)*

<sup>5</sup> с. viii. Имеются в виду работы Ф. Галтона и К. Пирсона — см. *Гайсинович А. Е., комментарий<sup>4</sup>. (Н. Г.)*

<sup>6</sup> с. x. Оценку огромного вклада В. Бэтсона в развитие генетики см. *Гайсинович А. Е., комментарий<sup>4</sup>. (Н. Г.)*

<sup>7</sup> с. x. Современная теория эволюции и популяционной генетики немыслима без математических моделей и методов статистического анализа, огромный вклад в развитие которых внес Роналд Фишер. Современная биоинформатика и анализ геномных данных также зиждутся на развитом математическом аппарате. (Л. Ж.)

## ГЛАВА 1

<sup>8</sup> с. 1. Описание содержания главы у Фишера не всегда дословно совпадает с названием разделов в тексте главы. (Н. Г.)

<sup>9</sup> с. 1. Названия книг и других изданий не переводятся, поскольку у Фишера они имеют смысл ссылок на литературный источник. (Н. Г.)

<sup>9a</sup> с. 2. Опубликовано на русском языке: *Ч. Дарвин Очерк 1842 года / Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Сочинение. Т. 3. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1939. С. 79–112. — Ч. Дарвин Очерк 1844 года / Там же. С. 113–230. (Н. Г.)*

<sup>10</sup> с. 4. Для ситуации, описываемой Фишером, в настоящее время употребляется термин ассортативное скрещивание (положительное или отрицательное). В данном случае Фишер имеет в виду положительное ассортативное скрещивание. (Н. Г.)

<sup>11</sup> с. 4. Отметим, что в рамках теории слитной наследственности вывод о том, что дисперсия признака в следующем поколении уменьшается вдвое, предполагает что величины признака у ВСЕХ потомков данной пары одинаковы и равны  $1/2(x + y)$ . Напротив, в корпускулярной теории наследственности величины признака у потомков различны вследствие сегрегации аллелей, и в среднем по всем возможным парам родителей их дисперсия в точности равна «недостающей» половине дисперсии в родительском поколении, так что ожидаемая дисперсия признака у потомков оказывается в точности равной дисперсии признака в родительском поколении. (Л. Ж.)

<sup>12</sup> с. 5. Напротив, как следствие корпускулярной теории наследственности, почти вся существующая изменчивость имеет древнее происхождение.

ние. (Л. Ж.) Это заключение, далее подробно развиваемое Фишером, имеет принципиальное значение, хотя обычно не обсуждается при обосновании доказательства корпускулярной организации (дискретности) наследственного материала. (Н. Г.)

<sup>13</sup> с. 9. Идею о возможности чисто логического вывода результатов корпускулярной (дискретной) наследственности неоднократно излагал в своих лекциях Н. В. Тимофеев-Ресовский. Он не исключал, что Мендель знал, что получит, приступая к своим экспериментам. В подтверждение этой мысли укажем, что анализ Фишера экспериментальных данных Менделя показал, что отклонения в расщеплениях у Менделя оказались статистически «слишком» близкими к теоретически предсказываемым, см. *Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир, 1995. С. 28–39.* (Н. Г.)

<sup>14</sup> с. 9. Работа Менделя была доложена на заседании Брюнненского общества естествоиспытателей в 1865 году, опубликована в трудах общества в 1866 году — см. *Гайсинович А. Е. Грегор Мендель (биографический очерк) / Грегор Мендель. Опыт над растительными гибридами. М.: Наука, 1965. С. 127.* (Н. Г.)

<sup>15</sup> с. 10. Неизменность частот генов (в современной терминологии — аллелей) устанавливается теоремой Харди–Вайнберга, а вышеуказанные соотношения частот трех генотипов называют соотношениями Харди–Вайнберга. (Л. Ж.)

<sup>16</sup> с. 12. Современные оценки и дискуссии о механизме эволюции по Ламарку, см.: *Бляхер Л. Я. Проблемы наследования приобретенных признаков: История априорных и эмпирических попыток ее решения. М.: Наука, 1971; Серавин Л. Н. Похвальное слово Жану Батисту Ламарку // Вестн. С.-Петербургс. ун-та, 1994. Сер. 3. Вып. 4 (№ 24). С. 3–16; Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. Что если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция. М.: Мир, 2002; Zhivotovsky L. A. A model of the early evolution of somato-germline feedback. *Journal of Theoretical Biology.* 2002. V. 216: 51–57; Шаталкин А. И. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2009. (Н. Г.)*

<sup>17</sup> с. 14. Этот гипотетический принцип Вейсмана перекликается с принципом Ламарка о наследовании изменений, вызванных «внутренним устремлением организма», против которого так выступал сам Вейсман. (Л. Ж.)

<sup>18</sup> с. 18. См. *Иогансен В. О наследовании в популяциях и чистых линиях. М.: Сельхозгиз, 1935.* (Н. Г.)

<sup>19</sup> с. 18. О современных представлениях об организации наследственного материала, см.: *Жимулев И. Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: Сибирское университет. изд., 2007; Иванов В. И. и др. Генетика. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006; Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами*

селекции. СПб.: изд. Н-Л, 2010; *Эпигенетика. Под ред. С. Д. Эллиса, Т. Дже-  
ньюейна, Д. Рейнберга. М.: Техносфера, 2010. (Н. Г.)*

## ГЛАВА 2

<sup>20</sup> с. 22. Методика демографического анализа популяций описана *Пи-  
анка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. (Н. Г.)*

<sup>21</sup> с. 28. Такие «непрямые эффекты» много лет спустя также станут  
объектом изучения, например, в теории эволюции альтруизма и коммуни-  
кации. (Л. Ж.)

<sup>22</sup> с. 31. Биометрические модели генетической детерминации количе-  
ственного признака см. *Фолкнер Д. С. Введение в генетику количествен-  
ных признаков. М.: Агропромиздат, 1985*, а также *Животовский Л. А., Гло-  
тов Н. В. Популяционно-генетическая интерпретация статистического  
анализа количественных признаков // Теория отбора в популяциях расте-  
ний. Новосибирск: Наука. Сибирск. отд., 1976. (Н. Г.)*

<sup>23</sup> с. 33. Фишер, вероятно, намеренно не использует формальный ал-  
гебраический аппарат, приводящий к этой формуле более коротким путем,  
предпочитая точную словесную аргументацию, которую он счел более при-  
емлемой. (Л. Ж.)

<sup>24</sup> с. 35. «...любого признака...», — так у Фишера во всех трех издани-  
ях (of any organism). Очевидно, что под организмом Фишер понимает здесь  
популяцию или вид в целом. (Л. Ж.)

<sup>25</sup> с. 38. Отклонения от фундаментальной теоремы могут быть вы-  
званы сцеплением и рекомбинацией генов, неаддитивными неаллельны-  
ми взаимодействиями (*Ратнер В. А. Математическая популяционная ге-  
нетика. Новосибирск: Наука. Сибирск. отд., 1977*), однако количественно  
они невелики (*Животовский Л. А. О теореме Фишера // Генетика. 1981.  
Т. 17. № 2. С. 324–331*). Подробнее о фундаментальной теореме см. *Сви-  
режев Ю. М., Пасеков В. П. Основы математической генетики. М.: Наука,  
1982. (Л. Ж.)*

<sup>26</sup> с. 43. В формуле во втором издании исправлена опечатка. (Н. Г.)

<sup>27</sup> с. 43. В формуле во втором издании исправлена опечатка. (Н. Г.)

## ГЛАВА 3

<sup>28</sup> с. 51. Исправлено во втором издании (1958), в первом (1930) было —  
24 пары хромосом. (Н. Г.)

<sup>29</sup> с. 52. Представление о важной эволюционной роли полудоминантных мутаций с варьирующим проявлением и выражением развито



С. М. Гершензоном в работах «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2., № 1. С. 84–107; Исследование мутабельности у наездника *Mormoniella vitripennis* Wlk. // Генетика. 1965. Т. 1, № 2. С. 95–101. (Н. Г.)

<sup>30</sup> с. 54. Последние  $b$ ,  $a$  — исправлено во втором издании (Н. Г.)

<sup>31</sup> с. 57. В настоящее время в популяционно-генетических работах общепринято обозначать через  $p$  частоту аллеля дикого типа  $A$  и через  $q = 1 - p$  — частоту мутантного аллеля  $a$ , тогда соотношения частот генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  в равновесной популяции (соотношения Харди – Вайнберга) имеют вид  $p^2 : 2pq : q^2$ . Фишер обозначает через  $p$  относительную частоту мутантного аллеля  $a$  (т. е.  $p$  Фишера соответствует  $q/p$  в современной популяционной генетике). Автор изменяет последовательность генотипов в соотношении Харди – Вайнберга —  $aa$ ,  $Aa$ ,  $AA$ . Отсюда и появляется непривычное  $1 : 2p : p^2$ . Однако в главе 5 Фишер пишет  $p^2 : 2pq : q^2$ . (Н. Г.)

<sup>32</sup> с. 60. Систематика рода *Gossipium* сложна и крайне неоднозначна — Grandtner M. M. Elsevier's Dictionary of Trees. V. 1. Elsevier, Amsterdam e. a. 2005. P. 385–387 (<http://books.google.ru>). В данном контексте важно, что Фишер рассматривает формы Sea Island, Upland и Peruvian в качестве разных видов. Во втором издании Фишер приводит и новые данные о развитии доминантности (pp. 63–67). (Н. Г.)

<sup>33</sup> с. 62. Во втором издании (pp. 68–69) Фишер сообщает о результатах этого эксперимента, подтверждающего его гипотезу. (Н. Г.)

<sup>34</sup> с. 64. Широкое распространение рецессивных летальных мутаций в природных популяциях дрозофилы см. в работе Кайданов Л. З. Генетика популяций. М.: Высшая школа, 1996. (Н. Г.)

<sup>35</sup> с. 68. Современные представления об эволюции доминантности см. Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970; Митрофанов В. Г. Доминантность и рецессивность. М.: Наука, 1994. Высокая скорость отбора генов-модификаторов показана на компьютерной модели — Аренс Х., Беллман К. Кибернетические методы в количественной генетике // Генетика. 1969. Т. 5. № 10. С. 154–168. (Н. Г.)

## ГЛАВА 4

<sup>36</sup> с. 69. Начиная с 30-х годов XX века стало накапливаться все больше данных, указывающих, что правилом, скорее, является наличие в природных популяциях серий множественных аллелей. Очевидным это стало с появлением методов электрофореза белков и ДНК, см.: Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978; Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир, 1995; Крутовский К. В. От популяционной гене-

тики к популяционной геномике лесных древесных видов: интегрированный популяционно-геномный подход // *Генетика*. 2006, Т. 42. № 10. С. 1–15. (Н. Г.)

<sup>37</sup> с. 73. Это — так называемая производящая функция, широко используемая для исследования изменений популяционных параметров в чреде поколений. (Л. Ж.)

<sup>38</sup> с. 96. См. гипотезу в Докинз Р. *Эгоистический ген*. М.: Мир, 1993. (Н. Г.)

<sup>39</sup> с. 97. Исследованием стохастических изменений частот генов Фишер заложил математический фундамент, на котором М. Кимура построил теорию нейтральности молекулярной эволюции, рассмотрев стохастическую частот генов в популяциях ограниченной численности, — Кимура М. *Молекулярная эволюция: теория нейтральности*. М.: Мир, 1985. (Л. Ж.)

## ГЛАВА 5

<sup>40</sup> с. 100. Сейчас это называют ассортативным скрещиванием. (Л. Ж.)

## ГЛАВА 6

<sup>41</sup> с. 123. По-видимому, не существует «абсолютно», 100%-но агамных форм. Обмен генетической информацией между особями одного вида (или микровидов), пусть редко, но имеет место. В качестве примера сошлемся на два достаточно разработанных случая — у протистов (Серавин Л. Н., Гудков А. В. *Возможные формы агамных генетических взаимодействий у протистов и пути становления полового процесса* // *Цитология*. 1984. Т. 26. № 11. С. 1224–1236) и у растений (Глазунова К. П. *О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.)* // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1977. Т. 82. № 5. С. 129–139). (Н. Г.)

<sup>42</sup> с. 124. См. Мэйнард-Смит Дж. *Эволюция полового размножения*. М.: Мир, 1981. (Н. Г.)

## ГЛАВА 7

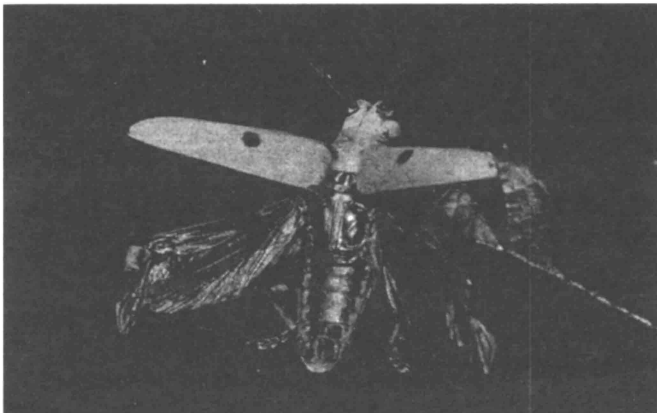
<sup>43</sup> с. 150. О бейтсовской и мюллеровской мимикрии см. Шеннард Ф. М. *Естественный отбор и наследственность*. М.: Просвещение, 1970. (Н. Г.)

<sup>44</sup> с. 165. О генетических механизмах определения пола см. Асланян М. М., Солдатова О. П. *Генетика и происхождение пола*. М.: Авторская академия, 2010. (Н. Г.)

<sup>45</sup> с. 167. О распространении и механизмах внутрипопуляционного генетического полиморфизма см. *Ford E. B. Ecological genetics. London: Methuen, 1964*; Тимофеев-Ресовский Н. В., Свиричев Ю. М. *О генетическом полиморфизме в популяциях. Экспериментально-теоретическое исследование // Генетика. 1967. № 10. С. 152–166*; Сергиевский С. О. *Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций / Труды зоологич. ин-та АН СССР. 1987. Т. 160. С. 41–58. (Н. Г.)*

<sup>46</sup> с. 167. О стабилизирующем отборе см. Шмальгаузен И. И. *Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука. 1968*; Животовский Л. А. *Интеграция полигенных систем в популяциях М.: Наука, 1984. (Н. Г.)*

<sup>47</sup> Илл. 1. Либо Фишер не знал, как летают дровосеки, и написал свои догадки, а не факты, увидев жука в коллекции, либо этот вид дровосеков действительно приобрел признак уровня семейства, т. е. механизм полета без поднятия надкрыльев, характерный для жуков-златок и бронзовок. Среди дровосеков миметическое подражание жалящим перепончатокрылым — осам и наездникам — распространено чрезвычайно широко. Только среди палеарктических видов — это целые рода, такие как *Plagionotus*, *Clytus*, *Certoclytus*, *Chlorophorus*, *Necydalis* (у них редуцированы надкрылья, как у фишеровского примера *Esthesis ferrugineus*, и сходство с наездниками достигается окраской рудиментов, открытым положением крыльев, формой и цветом брюшка и ног), некоторые представители подсемейства *Lepturinae* и некоторые виды *Saperda*. Ни у одного из этих видов нет механизма полета, описанного Фишером. Типичное положение крыльев у жуков-дровосеков при полете — на фото ниже. (Н. И.).



## ГЛАВА 8

<sup>48</sup> с. 171. Как правило, цитируя *Генетическую теорию* Фишера, имеют в виду главы 1–7. Главы 8–12 посвящены общему приложению концепции приспособленности к Человеку (исторические, экономические, социальные и т. п. аспекты), вопросам, активно обсуждавшимся с Леонардом Дарвином. Это — отклик Фишера на идеи позитивной евгеники. Заметим, что Фишер широко, без уточнений использует термин *класс* (*class*), для него это — место группы индивидов в социальной стратификации общества (слой — *stratum*) в разном контексте — по имущественному положению, образованию, продвижению по социальной лестнице и т. п. О развитии идей евгеники см. *Глэд Дж. Будущая эволюция человека. Евгеника XXI века. М.: Захаров, 2005; Бабков В. В. Заря генетики человека. Русское евгеническое движение и начало медицинской генетики. М.: Прогресс-Традиция, 2008.* (Н. Г.)

<sup>49</sup> с. 176. Широкое научно-популярное обсуждение этой проблемы — *Даймонд Дж. Ружья, микробы и сталь. История человеческих сообществ. М.: АСТ, 2009* (есть и другие издания этой книги). (Н. Г.)

<sup>50</sup> с. 179. См. классические обобщения *Тойнби А. Постижение истории М.: Прогресс, 1990; Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. М.: АСТ, 2005* (есть и другие издания этой книги). (Н. Г.)

## ГЛАВА 9

<sup>51</sup> с. 190. За счет чистой случайности (в рамках пуассоновской модели) дисперсия фертильности была бы равна средней величине, т. е. 6,19 в данном случае. (Л. Ж.)

<sup>52</sup> с. 192. Для количественной оценки потенциальной эффективности естественного отбора у человека Джеймс Кроу предложил индекс, учитывающий дифференциальное воспроизводство и дифференциальную смертность (*Crow J. Some possibilities for measuring selection intensities in man // Hum. Biol. 1958. V. 30. P. 1–13.*) (Л. Ж.)

## УКАЗАТЕЛЬ

<sup>53</sup> с. 271. Указатель, составленный Фишером, довольно своеобразен. Он включает указатели имен, латинских названий видов и предметный указатель. В последнем случае Фишер называет лишь некоторые страницы (не все), на которых встречается это слово. Более того, иногда названного слова на данной странице нет, но здесь обсуждается тема, для которой названное слово является ключевым. (Н. Г.)