

ISSN 0367-0597

Номер 4

Июль - Август 2000



ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

<http://www.maik.rssi.ru>



“НАУКА”

МАИК “НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА”

НИКОЛАЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ: МИРОВОЗЗРЕНИЕ БИОЛОГА

© 2000 г. Н. В. Глотов

Марийский государственный университет
424000 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Поступила в редакцию 20.02.2000 г.

Мировоззрение ученого, прожившего достаточно долгую жизнь и внесшего существенный вклад в развитие определенной области знания, – феномен сложнейший. Кто будет спорить, что в основе мировоззрения – личность исследователя, способность его мозга (в значительной мере генетически детерминированная) к широте охвата и глубине анализа? Кто будет спорить, что на этой основе важны “среда обитания” детства–юношества и образование; личный опыт исследовательской работы; круг общения исследователя, разнообразие и крупность окружающих его людей (не только научных работников и тем более не только исследователей в каких-то близких областях знания) (Dobzhansky, 1976; Lewontin, 1982).

30 лет назад в связи с 70-летием Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского была опубликована статья Н.Н. Воронцова и А.В. Яблокова (1970), в которой впервые в советской научной литературе описан его жизненный и творческий путь. Ученики и сотрудники Николая Владимировича об этой статье тогда много спорили: что-то нравилось, что-то казалось неверным. Расспрашивали и самого юбиляра, как он видит свой путь биолога-исследователя. Он подчеркивал, что его “занятие науками развивалось удивительно логично”. Основная мысль заключалась в том, что проблематика его научной работы определялась естественной (т.е. природной) иерархичностью уровней организации и изучения жизни на Земле. (Следует заметить, что Николай Владимирович много обсуждал и кое-что писал об уровнях изучения жизни. То, что речь идет об объективно существующих уровнях организации жизни, органично вытекало из сказанного.) Однажды, по словам А.Н. Тюрюканова, он сказал: “Я по уровням прошел”. Указания на решающую роль концепции уровней организации и изучения жизни явно прослеживаются и в его воспоминаниях (Тимофеев-Ресовский, 1995).

Рассмотрим с этой точки зрения научное творчество Н.В. Тимофеева-Ресовского. Исторически сложилось так, что русские биологи, только только освоившие менделизм в начале XX в. после переоткрытия законов Г. Менделя (см., на-

пример, фундаментальную книгу Е.А. Богданова, 1914), событиями Первой мировой войны, революции, Гражданской войны оказались на длительное время оторванными от биологических центров Запада, где события развивались стремительно. По сути дела, к началу Первой мировой войны Т.Х. Морганом и его блестящими сотрудниками Б.К. Бриджесом, А. Стёртевантом и Г. Мёллером была сформулирована хромосомная теория наследственности с ее главным разделом – представлением о кроссинговере. К началу 20-х годов эта теория была уже хорошо обоснована и, можно сказать, общепринята. Дрозофила уже стала классическим объектом генетических исследований. Хотя наши биологи об этом что-то слышали и знали, однако подлинным потрясением для них стал приезд в Советскую Россию в 1922 г. Г. Мёллера, который привез с собой культуры дрозофилы. Московские биологи-зоологи, работавшие с Н.К. Кольцовым и С.С. Четвериковым, быстро убедились, насколько далеко ушла генетика на Западе. И как рассказывал Николай Владимирович, и как вспоминали другие кольцовцы-четвериковцы (Б.Л. Астауров, С.М. Гершензон, П.Ф. Рокицкий и др.), сразу же возник вопрос: “Что делать?” Ясно, что полученные результаты надо изучить, но какое направление собственных исследований избрать? Идти западным путем, догонять? Это – явно бесперспективно. В итоге размышлений и дискуссий был выбран собственный путь исследований, опирающийся на традиции русского классического естествознания XIX в. Основные направления его исследований (не только генетических, но шире – общебиологических) соответствовали этой программе и опирались на концепцию уровней организации и изучения жизни.

1. *Клеточный уровень.* Если нет сомнений в существовании дискретных единиц наследственности, генов, и их локализации в хромосомах клеточного ядра, то, естественно, возникает вопрос: что такое ген? Об этом можно попытаться узнать, воздействуя на гены разными внешними факторами и вызывая мутации. Д.Д. Ромашов и Н.В. Тимофеев-Ресовский попытались в начале

20-х годов сделать это с помощью ионизирующих излучений (Тимофеев-Ресовский и др., 1966). У них ничего не получилось. Не получилось потому, что, взяв *Drosophila funebris* из природных популяций, они столкнулись с очень высоким фоновым уровнем мутаций и у них не было точного метода учета вновь возникающих мутаций, предложенного Г.Мёллером для *D. melanogaster* лишь в 1927 г. (Muller, 1927). Они решают прекратить попытки, так как не хватает чего-то существенного – мы в тупике! Любопытен здесь методологический аспект. Николай Владимирович никогда не интересовался изучением “влияния чего-то на что-то”; с его точки зрения, это не научная постановка вопроса. Он думал и поступал по-другому: с помощью воздействия “некоей ноксы” узнать о структуре объекта.

Как только появился метод СВ Г. Мёллера, Николай Владимирович формулирует и реализует программу радиационно-генетических исследований. Вершиной ее стали знаменитая “зеленая тетрадь” (или “зеленый памфлет”) – обширная публикация совместно с физиком-экспериментатором К. Циммером и физиком-теоретиком М. Дельбрюком (Timofeeff-Ressovsky et al., 1935)¹ и монография Н.В. Тимофеева-Ресовского и К. Циммера (Timofeeff-Ressovsky, Zimmer, 1947). Это было существенным продвижением в понимании структуры гена: ген – макромолекула, была получена оценка его величины. Именно поэтому Н.В. Тимофеев-Ресовский – предтеча современной молекулярной генетики. На уровне сегодняшних достижений молекулярной генетики и геномной инженерии результаты, полученные им и его сотрудниками, можно определить как “имеющие историческое значение” на пути изучения структуры генов. Однако в этом есть и другая сторона, сегодня, быть может, не полностью осознаваемая. Этот цикл работ – редкий в биологии пример реализации типичного физико-теоретического подхода.

2. *Онтогенетический уровень.* С переоткрытием законов Г. Менделя стало четко проводиться различие между геном и результатом его действия – признаком. Тогда же возникают и вопросы о пути от гена к признаку на уровне организма, о факторах, влияющих на реализацию гена. Сегодня эта область генетики, пожалуй, наименее разработанная, называется генетикой индивидуального развития, в 20-е годы ее называли феногенетикой. Феногенетике посвящены первые публикации Николая Владимировича, и ему принадлежат здесь основополагающие результаты. В качестве модели, как сказали бы сегодня, он выбрал ген *radius incompletus* у *D. funebris*, прояв-

ление которого зависит от генотипа особи и условий среды, в которой происходит развитие дрозophilы, а в сложном понятии среда выделил “генотипическую среду”, что было подчеркнуто его учителем С.С. Четвериковым (1926). Им же были введены метрики, характеризующие проявление (пенетрантность) и выражение (экспрессивность) гена (Тимофеев-Ресовский, 1925; Timofeeff-Ressovsky, 1927). Общее представление о путях реализации гена (Timofeeff-Ressovsky, 1934a) сохраняет свое значение и сегодня (Иванов, 1996).

3. *Популяционный уровень.* Изучение судьбы генов в популяциях в 20-е годы было областью совершенно пустой. Работой одного из классиков современного математического анализа Г.Г. Харди (Hardy, 1908) стартовала математическая популяционная генетика. Сегодня справедливо говорят о законе Харди–Вайнберга, но по постановке и методу решения задачи она начинается, конечно, с работы Г.Г. Харди. Экспериментальной популяционной генетики вовсе не существовало. Ее возникновение связано с осознанием С.С. Четвериковым явно внутренне противоречивого и противостоительного разрыва между дарвиновой теорией эволюции и бурно развивающейся генетикой (Четвериков, 1926; см. также Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Дедуктивным путем С.С. Четвериков, по сути дела, предсказал генетическую гетерогенность природных популяций и указал метод ее обнаружения (Глотов, 1981). Сбором материалов, подтверждающих идею С.С. Четверикова, сразу же занялся ряд его учеников, но исторически сложилось так, что первой была опубликована работа Е.А. и Н.В. Тимофеевых-Ресовских о популяции *D. melanogaster* из Берлин-Буха. При этом авторы подчеркнули, что их работа (Timofeeff-Ressovsky, Timofeeff-Ressovsky, 1927) является экспериментальным доказательством *теории* С.С. Четверикова.

Для представителей московской школы зоологов (и для Н.К. Кольцова с С.С. Четвериковым, и для следующего поколения исследователей, к числу которых относится Н.В. Тимофеев-Ресовский) популяционная генетика была прежде всего генетикой природных популяций, дающей новые подходы к пониманию феноменологии и механизмов внутривидовой изменчивости в пределах ареала вида; по существу, это было современным продолжением зоогеографии. Не случайно обобщающая популяционно-эволюционная работа Николая Владимировича “Генетика и эволюция” сопровождается подзаголовком “Точка зрения зоолога” (Timofeeff-Ressovsky, 1939). В этом же духе выполнены и обширные исследования по температурным расам дрозофилы (Timofeeff-Ressovsky, 1935), по географической изменчивости божьей коровки *Epilachna chrysomelina* (Timofeeff-Ressovsky, Zarakin, 1932; Zarakin, Timofeeff-Ressovsky, 1932), по видообразованию у чаек

¹ Полная библиография работ приведена в его избранных трудах (Тимофеев-Ресовский, 1996). Поэтому далее приводятся ссылки лишь на основные работы.

(Stresemann, Timofeeff-Ressovsky, 1947). В фундаментальной “The new Systematics” (Timofeeff-Ressovsky, 1940a), с которой начинается синтетическая теория эволюции, он выступает именно как зоолог, пришедший в генетику.

Как зоолог-эволюционист Николай Владимирович воспринимал и проблему внутривидового генетического полиморфизма – гетерозиготного полиморфизма по мутации ebony у *D. melanogaster* (Свирижев, Тимофеев-Ресовский, 1966; Зурабян, Тимофеев-Ресовский, 1967) и адаптационного полиморфизма по окраске элитры у божьей коровки *Adalia bipunctata* (Timofeeff-Ressovsky, 1940b; Свирижев, Тимофеев-Ресовский, 1966; Svirezhev, Timofeeff-Ressovsky, 1967). В последнем случае до сих пор недооцененным остается понимание этой структуры как эколого-генетической, с чем связаны, несомненно, безуспешные попытки воспроизвести “эффект Тимофеева-Ресовского” – сезонные колебания частот черных и красных жуков (см., например, Захаров, 1992).

Николай Владимирович экспериментально показал, что если даже отдельные мутации понижают жизнеспособность особи, то комбинации этих мутаций могут приводить к повышению жизнеспособности (Timofeeff-Ressovsky, 1934b). Этот результат принципиально важен для концепции приспособленности, и он был особо отмечен И.И. Шмальгаузенем (1968).

4. *Биогеоэкологический уровень*. Внешне эта тематика в творчестве Николая Владимировича связана с практическими задачами, возникающими при радиационных загрязнениях. Он справедливо считается создателем нового научного направления – радиационной биогеоэкологии (Тимофеев-Ресовский, 1964). Может быть, это направление оказалось плодотворным и сегодня представляется весьма перспективным именно потому, что оно является важным, но частным случаем развития Н.В. Тимофеевым-Ресовским линии В.В. Докучаева–В.И. Вернадского–В.Н. Сукачева, т.е. представления о биосфере Земли и ее элементарных структурах – биогеоценозах. Со всей очевидностью это следует из фундаментальных работ Н.В. Тимофеева-Ресовского и А.Н. Тюрюканова (1966, 1967).

Таким образом, Николай Владимирович имел все основания говорить: “Я по уровням прошел”. К его собственному исследовательскому опыту жизни необходимо прибавить и другое. Кто-то из журналистов писал, что он никогда не жалеет своего времени и поэтому его не теряет. Это очень верно. Жизнь Николая Владимировича на всем протяжении характеризуется необыкновенным богатством интеллектуальных контактов – с биологами, математиками, физиками, химиками, историками, писателями, художниками, музыкантами...; этот перечень можно продолжать долго и называть десятками, если не сотнями имен (см. “Нико-

лай Владимирович Тимофеев-Ресовский: Очерки...”, 1993; Н.В. “Тимофеев-Ресовский на Урале...”, 1998). По-видимому, в сочетании с “хождением по уровням” это и привело его к крупномасштабным обобщениям, имеющим без преувеличения методологическое значение: принцип конварьянтной редупликации (Тимофеев-Ресовский, 1960), принцип усилителя в биологии (Moglich et al., 1944; Тимофеев-Ресовский, Ромпе, 1959), представление о микро- и макроэволюции (Тимофеев-Ресовский, 1958), проблема “Биосфера и человечество” (Тимофеев-Ресовский, 1968). В последний период жизни Николай Владимирович неоднократно возвращался к этим обобщениям в монографиях, написанных им совместно с учениками (Тимофеев-Ресовский и др., 1968, 1973, 1978, 1981).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов Е.А. Менделизм или теория скрещивания. М.: Книгоизд. студентов Московск. с.-х. ин-та, 1914. 626 с.
- Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. К 70-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. № 5. С. 144–148.
- Глотов Н.В. Очерк развития отечественной популяционной генетики // Исследования по генетике. Вып. 9. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 85–105.
- Захаров И.А. Красное и черное // Природа. 1992. № 5. С. 46–51.
- Зурабян А.С., Тимофеев-Ресовский Н.В. О гетерозиготном полиморфизме в количественно стабилизированных популяциях // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28. № 5. С. 612–617.
- Иванов В.И. Соотношение наследственных и средовых факторов в происхождении неинфекционных болезней человека // Цитология и генетика. 1996. Т. 30. № 1. С. 36–42.
- Н.В. Тимофеев-Ресовский на Урале. Воспоминания. Екатеринбург: Екатеринбург, 1998. 158 с.
- Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: Очерки. Воспоминания. Материалы. М.: Наука, 1993. 395 с.
- Свирижев Ю.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. О равновесии генотипов в модельных популяциях *Drosophila melanogaster* // Проблемы кибернетики. Вып. 16. М., 1966. С. 123–136.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. I. Геновариация *radius incompletus* у *Dr. funebris* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1925. Т. 1. С. 93–142.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса // Бот. журн. 1958. № 3. С. 317–336.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. О механизмах авторепродукции элементарных клеточных структур. I // Цитология. 1960. Т. 2. № 1. С. 45–51.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Некоторые проблемы радиационной биогеоэкологии // Проблемы кибернетики. Вып. 12. М., 1964. С. 201–232.

- Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосфера и человечество // Науч. труды Обнинского отд. Геогр. общ. СССР. 1968. Сб. 1. Ч. 1. С. 3–12.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Воспоминания. М.: Издат. группа "Прогресс", 1995. 382 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Избранные труды. М.: Медицина, 1996. 480 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1978. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И., Глотов Н.В. Некоторые вопросы радиационной генетики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд. МГУ, 1966. С. 412–433.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И., Корогодин В.И. Применение принципа попадания в радиобиологии. М.: Атомиздат, 1968. 228 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Ромпе Р.Р. О статистичности и принципе усилителя в биологии // Проблемы кибернетики. Вып. 2. М., 1959. С. 213–228.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Савич А.В., Шальнов М.И. Введение в молекулярную радиобиологию. М.: Медицина, 1981. 320 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1966. № 1. С. 123–132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Биогеоценология и почвоведение // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1967. № 2. С. 106–117.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 276 с.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Сер. А. Т. 2. № 1. С. 3–54; № 4. С. 237–240 (Англ. перевод: Chetverikov S.S. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics // Proc. Amer. Philos. Soc. 1961. V. 105. № 2. P. 156–195).
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 396 с.
- Dobzhansky T. The myths of genetic predestination and of *tabula rasa* // Perspectives in Biology and Medicine. 1976. V. 19. № 2. P. 156–170 (Русск. перевод: Добжанский Ф. Мифы о генетическом предопределении и о *tabula rasa* // Человек. 2000. № 1. С. 8–20).
- Hardy G.H. Mendelian proportions in a mixed population // Science. 1908. V. 28. P. 49.
- Lewontin R.C. Human diversity. N.Y.–San Francisco: Sci. Amer. Books, 1982 (Русск. перевод: Левонтин Р. Человеческая индивидуальность: наследственность и среда. М.: Издат. группа "Прогресс", 1993. 208 с.).
- Moglich F., Rompe R., Timofeeff-Ressovsky N.W. Energieausbereitungsmechanismen in Physik und Biologie // Forsch. Fortschritt. 1944. № 1–3. S. 6–10.
- Muller H.J. Artificial transmutation of the gene // Science. 1927. V. 66. P. 84–87.
- Stresemann E., Timofeeff-Ressovsky N.W. Artenstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinnans-fuscus* // Biol. Zbl. 1947. Bd. 66. № 3/4. S. 57–76.
- Svirezhev Y.M., Timofeeff-Ressovsky N.W. Some types of polymorphism in populations // Haldane and Modern Biology. Baltimore: J. Hopkins Press, 1967. P. 141–164.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Studies on the phenotype manifestation of hereditary factors. I. On the phenotypic manifestation of the genovariation radius incompletus in *Drosophila funebris* // Genetics. 1927. V. 12. P. 128–198.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Verknüpfung von Gen- und Aussehenmerkmal // Wiss. Woche zu Frankfurt a. M. 1934a. Bd 1. S. 92–115.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom genotypischen und vom ausseren Milieu // Z. ind. Abst. Vererbbl. 1934b. Bd. 66. № 3–4. S. 319–344.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris* F. // Arch. Naturgeschichte, N. F. 1935. Bd. 4. № 2. S. 245–257.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Mutations and geographical variation // The new Systematics. Oxford, 1940a. P. 73–136.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctat* L. // Biol. Zbl. 1940b. Bd. 60. № 5–6. S. 267–275.
- Timofeeff-Ressovsky H.A., Timofeeff-Ressovsky N.W. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* – Population // Roux. Arch. Entw. Mech. Organ. 1927. Bd. 109. № 1. S. 70–109.
- Timofeeff-Ressovsky N.W., Zarapkin S.R., Zur Analyse der Formvariationen. I. Eine graphische Darstellungsmethode der Abhängigkeit zwischen der Variabilität zweier Grossen // Biol. Zbl. 1932. Bd 52. № 3. S. 138–147.
- Timofeeff-Ressovsky N.W., Zimmer K.G. Biophysik. I. Das Trefferprinzip in der Biologie. Leipzig: Hirzel Verlag, 1947. 317 S.
- Timofeeff-Ressovsky N.W., Zimmer K.G., Delbruck M. Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur // Nachr. Gess. Wiss. Gottingen, N.F. 1935. Bd 1. № 13. S. 189–245.
- Zarapkin S.R., Timofeeff-Ressovsky N.W. Zur Analyse der Formvariationen. II. Eine Gesetzmässigkeiten in der Variabilität der Eleckenform bei *Epilachna chrysomelina* // Naturwiss. 1932. Bd 20. S. 382–389.