

ВАЛЕНТИН СЕРГЕЕВИЧ КИРПИЧНИКОВ: К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ (1908–1991)

Валентин Сергеевич Кирпичников – выдающийся российский биолог, генетик и эволюционист. В его творчестве гармонично сочетались неизменный интерес к теории эволюции с многолетними успешными исследованиями по генетике и селекции рыб. В 1987 г. В.С. Кирпичников выпустил фундаментальную сводку «Генетика и селекция рыб», которая была сразу переведена на английский, немецкий и японский языки и остается самым полным руководством в этой области. Авторитет В.С. Кирпичникова был подтвержден избранием его в Международную ассоциацию аквакультуры и экспертом ведущей международной организации по продовольствию и сельскому хозяйству (ФАО) при ООН. В трудные годы истории советской биологии Валентин Сергеевич проявлял такое мужество и принципиальность в защите научной биологии и противостоянии лысенковскому обскурантизму, что его справедливо называли «рыцарем науки». Манера речи Валентина Сергеевича на семинарах и дискуссиях была неспешной, спокойной и достойной. Однако в особо важных местах его баритон приобретал твердые металлические модуляции, за которыми скрывались страстность и убежденность в отстаиваемой истине.

В.С. Кирпичников родился 14 августа 1908 г. в старинном городке Кинешма, который расположен на правом берегу Волги в Костромской губернии. Его отец был инженером и экономистом. Мать преподавала биологию в школе. Она была очень музыкально одаренной, получила в юности музыкальное образование, что позволило ей в старости зарабатывать уроками музыки. Любовь к музыке мать передала своему сыну. Валентин Сергеевич хорошо играл на пианино, особенно любимые сонаты Бетховена.

В.С. Кирпичников решил стать биологом, но две его попытки поступить в Московский университет не удались из-за анкетных данных. Тогда он стал вольнослушателем и в 1928 г.

успешно сдал экзамены за первый курс. Но тут власти отменили права вольнослушателей. Кирпичников не сдался. Собрал подписи в защиту свою и друзей, он отправился напрямик к министру просвещения и добился зачисления на второй курс. Валентин Сергеевич отмечает парадокс, что в те годы, несмотря на явно выраженный тоталитаризм системы, попасть на прием к министру было во много раз легче, чем теперь. Вариант прямого «ходака наверх» Кирпичников затем использовал во многих трудных обстоятельствах, включая отважную попытку в конце 1930-х годов напрямую передать антилысенковское письмо Сталину. Как признавался Валентин Сергеевич, он в те годы еще разделял всеобщую веру в добрые намерения большевистского диктатора. Впрочем и здесь были свои парадоксы. Письмо Николая Константиновича Кольцова, переданное Сталину в 1932 г. напрямую через М. Горького, спасло в те годы его институт от погрома.

В.С. Кирпичникову удалось прослушать блестящий курс по генетике профессора С.С. Четверикова, который в 1929 г. по нелепому доносу был арестован и выслан из Москвы. Профессор Н.К. Кольцов читал лекции по зоологии и руководил знаменитым двухлетним практикумом, который успешно пройти было нелегко. После окончания университета в 1932 г. Кирпичникову, по его словам, посчастливилось девять лет работать в кольцовском институте экспериментальной биологии. По воспоминаниям В.С. Кирпичникова, именно Кольцов предложил ему возглавить первую в СССР (и во всем мире) лабораторию по генетике и селекции рыб во вновь организованном институте прудового хозяйства. Кирпичникову было тогда всего 25 лет! Кирпичников одновременно вел исследования в двух институтах. Он активно участвовал в организованном Кольцовым межинститутском семинаре по проблемам эволюции. После ареста С.С. Четверикова семинар вел Д.Д. Ромашов. В



его работе участвовали эволюционные генетики московской школы, среди них: Е.И. Балкашина, Н.П. Дубинин, А.А. Малиновский, А.Н. Промптов, А.С. Серебровский. Затем возникла «эволюционная бригада», а в ее рамках до 1940 г. работал дарвиновский семинар (около 100 заседаний), специально занимавшийся проблемами видообразования.

Все годы войны, начиная с 1941 г., В.С. Кирпичников провел на фронте. Сначала радистом, а затем врачом-эпидемиологом. В конце войны его часть была послана в Манчжурию. В звании капитана ему с трудом удалось мобилизоваться лишь в конце 1946 г. Среди многих военных наград В.С. Кирпичникова есть и весьма экзотическая «За освобождение Кореи».

После смерти в 1940 г. Н.К. Кольцова и лысенковских гонений на его сотрудников В.С. Кирпичников, вернувшись с войны, переехал работать в Ленинград в Институт озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), одновременно проводя исследования в Зоологическом институте АН. Постепенно он становится экспертом и куратором селекционно-генетических исследований в области рыбоводства во всей стране. С начала 1970-х гг. и до конца жизни В.С. Кирпичников заведует лабораторией в Институте цитологии АН СССР. Здесь в центре работ В.С. Кирпичникова стали биохимический поли-

морфизм, его распространение и эволюционная роль на примере озерных популяций лососевых рыб Камчатки. Новый метод анализа изоферментов позволил напрямую следить за изменениями во времени и пространстве генофонда природных популяций рыб. В ежегодных экспедициях 1973–1985 гг. В.С. Кирпичников изучал генетическую структуру популяций тихоокеанских лососей. Не разделяя концепцию нейтрализма, он старался выявить связь географической изменчивости с популяционным полиморфизмом и селективностью аллелей, кодирующих изоферменты с разным температурным оптимумом активности.

В целом изыскания Кирпичникова условно можно разделить на три группы: 1) частная и популяционная генетика рыб; 2) теория и практика селекции рыб; и 3) проблемы эволюционной генетики, в особенности роль модификаций.

В 1930-е гг. В.С. Кирпичников вместе со своими коллегами и последователями изучал у карповых рыб классический случай сложного взаимодействия двух доминантных генов, S и N, определяющих расположение и форму чешуи на теле. Ген N обладает рецессивным летальным действием, гомозиготы по нему не выживают. Но будучи в гетерозиготе, этот ген вызывает появление линейных карпов в генотипах SS Nn и Ss Nn и рыб без чешуи в генотипах ss Nn. Двойные рецесивы ss nn – это зеркальные карпы. Было найдено, что данные гены имеют идентичное действие у трех географических подвидов карпа и серебристого карася.

Одна из ранних работ В.С. Кирпичникова посвящена генетике окрасок у аквариумной рыбки гуппи из семейства пецилиевых. Этот американский тропический вид, любимец аквариумистов всего мира, поражает воображение причудливым сочетанием окрасок и необычными трансформациями фенотипа плавников. Для генетиков гуппи тоже представляют немалый интерес. Во-первых, сходным с человеком XX–XY механизмом определения пола, причем даже число хромосом гуппи такое же, как у человека – 23 пары. Во-вторых, большинство из генов окраски гуппи локализовано в половых хромосомах и собрано в блоки. Этот факт и заинтересовал В.С. Кирпичникова с позиций эволюционной генетики. Он установил, что у гуппи, в отличие от человека, между X- и Y-хро-

мосомами регулярно идет перекрест. У гуппи удивительна легкость гормонального переопределения пола и жизнеспособность самцов YY, получающихся от скрещиваний с переопределенными самками XY. Обсуждая эти данные, В.С. Кирпичников в своей сводке анализирует эволюцию половых хромосом и многообразные механизмы определения пола у рыб.

В селекции рыб основной целью Кирпичникова было создание зимостойкой породы ропшинского карпа, способного выживать в прудах на широте Ленинграда. С этой целью Кирпичников использовал гибридизацию между зимостойким амурским сазаном и галицийским карпом. Работы увенчались успехом. При хорошем кормлении ропшинский карп уже на третий год весит 700–1000 г, а отдельные рыбы – до 1,5 кг. Под руководством В.С. Кирпичникова созданы три породные группы карпа.

В области теории эволюции В.С. Кирпичников был одним из первых, кто одновременно с харьковским эволюционистом И.Е. Лукиным анализировал роль модификационных изменений и выдвинул идею об их наследственной фиксации в ходе косвенного отбора. Эта идея была сродни концепции органического или совпадающего отбора, выдвинутой в «догенетический период» американским психологом Джеймсом Болдуином. Однако под влиянием четких исследований В. Иогансена в 1910-е гг. о ненаследовании модификаций в чистых линиях, а также в связи с успехами хромосомной теории наследственности изучение модификаций и морфозов ушло на время в тень.

Интерес к модификациям вновь стал возрождаться под влиянием экспериментальных работ растительного эколога Г. Турессона и известного генетика животных Р. Гольдшмита, показавшего сходство в проявлении морфозов и менделевских мутаций. Факты параллелизма ненаследственной изменчивости и мутаций привели В.С. Кирпичникова и И.Е. Лукина к сходным концептам, согласно которым на резкие изменения среды организмы отвечают массовым появлением адаптивных модификаций. Последние у географических рас, живущих в соответствующих средах, закрепляются генетически. Постулировалось, что адаптивные модификации не наследуются напрямую, но в условиях постоянно действующего отбора

могут закрепляться путем косвенного отбора генотипов со сходной нормой реакции. Кирпичников вспоминает, что Н.К. Кольцов поначалу не разделял его увлечений и взглядов о роли модификаций в эволюции. Однако не только не мешал его теоретическим изысканиям, но и активно способствовал публикациям его теоретических статей в биологических журналах.

Динамика событий в системе: факторы среды – модификации – отбор – наследование является ныне одной из самых актуальных и дискуссионных проблем в эволюционной генетике. Открытия последних десятилетий в области организации и функции генома, роли факультативных элементов генома в наследственной изменчивости, разных динамических способов кодирования, хранения и передачи наследственной информации показали многообразие наследственных изменений, далеко выходящее за рамки классических представлений хромосомной теории. Стали очевидны непредсказуемые ранее возможности переходов между ненаследственными и наследственными изменениями и нередкая зыбкость границы между ними. Ход мыслей Кирпичникова получает неожиданные подтверждения, и следует вкратце коснуться некоторых современных трактовок его эволюционной идеи.

На уровне структуры генома наследственная система клетки включает не только облигатные наследственные элементы (гены хромосом), но и множество факультативных ДНК- и РНК-носителей, количество и топография которых широко варьируют в разных клетках организма и у разных особей одного вида. При этом изменения в числе и топографии факультативных элементов (вариации) могут быть массовыми, относительно упорядоченными и отличаться по характеру наследования от моргановских мутаций.

К примеру, жесткий отбор в средах с цитостатиками приводит к ампликации сегментов хромосом с генами устойчивости, с многообразием вариантов их организации и клеточной топографии и неменделевским, нечетким наследованием. При постоянстве отбора происходит хромосомная фиксация возникших ампликонов, их устойчивое наследование, и возникает наследуемая устойчивость к селектируемому фактору.

Принцип факультивности свойственен не только структуре генома, но и функции трех универсальных матричных процессов – репликации, транскрипции и трансляции. Репликация ДНК в блоках повторов и семействах мобильных элементов часто «незаконна», на уровне транскрипции распространен альтернативный сплайсинг, а трансляция нуклеинового кода на уровень полипептидной цепи неоднозначна и вариативна. Обнаружено, например, что под действием неблагоприятных селективных факторов среды могут происходить переосмысление нонсенс-кодонов и появление в клетке новых адаптивных белков. Этот феномен получил название фенотипической супрессии, она не наследуема. Однако преодоление стоп-сигналов способно возникать и под влиянием супрессорных мутаций и быть наследуемым. С помощью вариативной трансляции могут активироваться разные молчащие дубликатные копии генов («спящие гены»), составляющие резерв наследственной изменчивости. Эти варианты сначала апробируются отбором, а затем способны закрепляться генотипически. Подобные сценарии, как справедливо отмечают современные исследователи (Ю.А. Лабас, В.В. Хлебович, С.Г. Инге-Вечтомов), вполне соответствуют гипотезе В.С. Кирпичникова о том, что модификации фенотипа служат своеобразной проверкой нормы реакции организма. В случае удачных адаптивных находок в игру вступает мутационный процесс, закрепляющий новшество.

Еще большие возможности «вариаций на тему нормы реакции» возникают в рамках динамической, или эпигенетической, наследственности. Единицы этой наследственности, эпигены, устроены как связанные между собой обратными связями циклические элементы, способные принимать как минимум два режима функционирования, причем выбор зависит от условий среды. Если наследственная система включает всего 10 не связанных между собой эпигенов, то возможен выбор из 1024 потенциальных режимов функционирования на основе одной и той же структуры ДНК! Несомненно, здесь также велики возможности закрепления в генотипе первоначально обратимых модификаций.

Известный эволюционный генетик Р.Л. Берг (линии ее судьбы с Кирпичниковым пересек-

лись в начале 1940-х гг., и в последующем браке родились две дочери) подчеркнула, что концепция стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена включает и гипотезу косвенного отбора, и другие сходные идеи – совпадающий, органический отбор, генетическая ассимиляция и т. д. как естественные частные сценарии. При этом закрепление модификаций с помощью отбора мутаций возникает не как прямое следствие отбора по данному закрепляемому признаку, а как побочный эффект общей стабилизации признаков (известные опыты М.М. Камшилова) и широких адаптаций регуляторного типа. Повышение роли внутренних факторов морфогенеза по сравнению с внешними и возникновение регуляций в процессе стабилизирующего отбора «представляет фундаментальную закономерность эволюции». Иными словами, В.С. Кирпичников оказался прав в направлении своих эволюционных поисков.

В.С. Кирпичников был по натуре боец, неизменно выступая за справедливость и в защиту науки. Когда начались гонения на Н.К. Кольцова и его институт, В.С. Кирпичников вместе со своим другом замечательным эволюционным биологом А.А. Малиновским всегда активно поддерживали своего учителя Кольцова на всех обсуждениях и всех уровнях. Кирпичников активно отстаивал генетику на известной дискуссии 1939 г. В итоге, когда директором института после смерти Н.К. Кольцова в 1940 г. стал Т.Д. Лысенко, В.С. Кирпичников, будучи в экспедиции, получил телеграмму об увольнении «по сокращению штатов». Однако он не сдался и по суду добился восстановления.

Интересна оценка Кирпичниковым личности Лысенко и его роли в гибели генетиков. Он признавал правомерность обвинений Лысенко в обмане, хитрости, несправедливости, нечестности, карьеризме, но отмечал, что все это сочеталось еще и с болезненным параноидальным мироощущением, желанием оправдать себя. Хотя в доносах на Н.И. Вавилова нет имени Т.Д. Лысенко, однако он неоднократно публично называл Н.И. Вавилова среди тех, кто мешает ему внедрять научные результаты в практику социалистического строительства и является по существу вредителем. Будучи председателем Совета Союза, Лысенко свои обвинения произносил в присутствии Сталина, что сле-

дует, как полагал В.С. Кирпичников, оценить как прямой донос. Кроме того, ближайшие сотрудники Лысенко писали доносы на Н.И. Вавилова о его вредительской деятельности. Обо всем этом Лысенко не только прекрасно знал, но и сам назначил экспертную комиссию по делу Вавилова

После сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Кирпичников претерпел два судилища. Он был сразу уволен из Зоологического института. Однако ему удалось удержаться в ГосНИОРХе при условии категорического запрета заниматься генетикой. Пришлось целиком перейти на селекцию и прикладные рыбоводческие работы. Начиная с 1954 г. Кирпичников регулярно обращался с письмами о положении генетики к Н.С. Хрущеву, в президиум Академии наук, к ее тогдашнему президенту Несмеянову и даже к писателю М.А. Шолохову, прося его помочь организовать встречу с селекционерами-генетиками. Все было безрезультатно.

Тогда В.С. Кирпичников нашел путь обратиться непосредственно к общественности. В 1962 г. начинает ходить в самиздате смелая научно-публицистическая книга биолога Ж. Медведева «Биологическая наука и культ личности». В ней документально прослежена история восхождения Т.Д. Лысенко, поддержанного сначала И.В. Сталиным и затем Н.С. Хрущевым, рассказано о фальсификациях, убытках сельского хозяйства, о гонениях на биологов, несогласных с лысенкоизмом. Ж. Медведев послал рукопись в ЦК партии, в АН СССР с просьбой о содействии публикации. В ответ партком Тимирязевской академии, где тогда работал Ж. Медведев, 30 июля 1962 г. признал его книгу «клеветнической, антисоветской и вредной». После этого убийственного определения о публикации книги не могло быть и речи.

Тогда Ж. Медведев обратился к В.С. Кирпичникову, и они вместе подготовили статью под названием «Перспективы советской генетики». У жены В.С. Кирпичникова, филолога и лингвиста Л.М. Алексинной, возникла мысль прибегнуть к помощи своего шефа А.И. Хватова, который в то время был заведующим кафедрой в Институте культуры и членом редколлегии журнала «Нева». Удалось получить согласие на публикацию у главного редактора журнала поэта С.А. Воронина. Статья вышла в

№ 3 журнала «Нева» за 1963 г. В ней все было названо своими именами и понятно даже для читателя-небиолога. Уже в самом начале, вопреки партустановкам, говорилось об абсурдности деления науки на буржуазную и небуржуазную, о том, что есть одна научная генетика, в основе которой лежит концепция генов и хромосом. Рассказывалось об успехах мировой генетики и важных исследованиях отечественных биологов, которые были прерваны и запрещены.

Эффект статьи был потрясающий. В лысенковском стане и у идеологов-надсмотрщиков возник большой переполох. В события вмешался лично Н.С. Хрущев. Как водится, в редакции журнала «Нева» были произведены перестановки и замены, а журнал затем признал публикацию «грубой ошибкой». «Надзиратели» из обкома партии стали готовить судилище над Кирпичниковым. 14 апреля 1964 г. состоялось памятное заседание ученого совета ГосНИОРХА с приглашением штатных идеологов и предполагаемым суровым осуждением автора статьи. К сожалению, по разным причинам ряд уважаемых биологов и генетиков выступили не лучшим образом, если сказать мягко. Однако время сплошной боязни и компромиссов с совестью кончалось. Видный генетик Ю.М. Оленов из Института цитологии АН СССР, будучи членом партии, решительно встал на защиту В.С. Кирпичникова. Точно так же выступал профессор В.Я. Александров. Он отметил в своих воспоминаниях, что достойное и разумное поведение Кирпичникова в значительной мере определило благополучное решение ученого совета. Не было сделано никаких оргвыводов, а был лишь упрек В.С. Кирпичникову в «объективистском» подходе к зарубежным работам в области биологии и генетики. Все голосовали за эту оценку, кроме самого Валентина Сергеевича – он не пошел и на этот компромисс. Через полгода сам Н.С. Хрущев был смещен, и ему в вину среди прочего ставилась поддержка Т.Д. Лысенко. Все, о чем говорилось по отношению к Лысенко и генетике в статье Кирпичникова и Медведева, стало тиражироваться в широкой прессе. Таковы причуды и парадоксы тоталитарных режимов, в одночасье меняющих минус на плюс.

Однако пришлось ждать еще почти четверть века, пока в конце 1980-х гг. с провозглашением



горбачевской «гласности» можно было сказать полную правду о судьбе Н.И. Вавилова и его последователей, а также о масштабах гонений на науку. В.С. Кирпичников в полной мере использует предоставленную временем возможность высказать накопившиеся за многие годы слова правды и помянуть гонимых и погибших учителей и коллег. Вот отрывок из письма В.С. Кирпичникова к своей дочери Елизавете Кирпичниковой-Берг в 1987 г. накануне 80-летия ученого:

«Сейчас в Саратове, Москве и Ленинграде прошли юбилейные Вавиловские чтения. В Саратове (3 дня) я доклада не делал, но выступал с воспоминаниями трижды и открывал памятную доску на здании, где в 1917–21 г. работал Вавилов. Он и умер в Саратове, в тюрьме, в 1943 г. (теперь все подробности опубликованы) – а жена и сын его в это время были там же в эвакуации, и до 1956 года ничего о нем не знали! В Москве было торжественное заседание двух академий и Общества Генетиков (ВОГиС им. Вавилова), а затем 5-й Всесоюзн. Генетический съезд (5 дней). На нем я выступал с вечерней лекцией о Н.К. Кольцове (удачно) и с двумя (!) докладами о гетерозисе (тоже

прилично). А потом в Ленинграде (4 дня) снова торжественные заседания с докладами и воспоминаниями. И опять мой доклад – о селекции на устойчивость к заболеваниям! Всего 4 доклада за 9 дней, и это было трудно – все на разную тему, и ко всем надо готовиться. После Ленинградского доклада (в последний день, 3-го декабря) я вымотался так, что еле добрал до дома. Но я рад, что наконец-то Вавилову отдали должное, назвали нескольких доносчиков, дали оценку всей обстановке того времени. Его могли бы спасти, если бы не война, если бы его не забыли там, в Саратове; было уже постановление о его использовании в “шарашке” – и его не выполнили! А я – опять воюю. Плохо у нас с генетикой, нет крупных людей (и очень мало их и в других науках – спад явный; а в генетике – хуже всего). Послал записку в ЦК о положении в генетике, о тяжелом провале с кадрами. Воевать приходится с новым президентом – это недалекий чиновник и он окружил себя референтами-держимордами. Моя записка – и пара других – попала ему в руки, но, боюсь, толку от этого будет мало».

«А я опять воюю», – характерные слова для рыцарской позиции В.С. Кирпичникова, которая выходила за рамки генетики. Когда в 1975 г. над его другом, известным правозащитником биологом С. Ковалевым устроили суд в Вильнюсе, то А.Д. Сахаров и В.С. Кирпичников приехали туда для поддержки Ковалева.

В 1990 г. В.С. Кирпичников вместе с группой генетиков его поколения был удостоен высшего в то время звания «Герой Социалистического Труда» и вызван для награждения в Кремль. В предоставленные ему для благодарственного выступления 3–4 мин В.С. Кирпичников с присущим ему достоинством отметил, что награда «является признанием заслуг генетиков в борьбе против мракобесия в науке, против безумной и тяжелейшей по своим последствиям лысенковщины. Радость от присуждения мне высшей награды страны омрачена, однако, горечью сознания, что в нашей науке, генетике, а также в селекции, родной сестре генетики, далеко не все благополучно. И позвольте мне посвятить несколько минут не благодарностям, а бедствиям генетики и селекции в СССР... .. Прошу простить меня за горькие слова, но необходимо было их сказать,

несмотря на торжественную обстановку награждения. Нельзя одной рукой награждать ученых за их научную деятельность, а другой уничтожать фундамент, на котором стоит современная наука».

После смерти В.С. Кирпичникова Всероссийское общество генетиков и селекционеров учредило в 1993 г. премию его имени за выдающиеся работы в области эволюционной генетики. Этой премии в разные годы были удостоены Ю.И. Полянский, И.А. Захаров (2000 г.), В.А. Ратнер и Л.А. Васильева (2002 г.), П.М. Бородин (2004 г.).

Чтобы избежать «хрестоматийного глянца», следует упомянуть об одной важной стороне личности В.С. Кирпичникова – без этого образ был бы неполным. Е.В. Кирпичникова, его дочь, пишет: «Отец был крайне увлекающимся человеком. Он был со страстью влюблен – постоянно. Во-первых, в науку, в свои исследования, а во-вторых, в прекрасный пол – женщины в его жизни играли важнейшую роль. Он никогда не жил один – без женщин, всегда возле него находилась Та, которая его обожала и ухаживала за ним с беззаветной любовью и преданностью. Сам он тоже отлично умел обольщать, ухаживать и заботиться, но это обычно случалось в начале романа. А дальше – очень быстро оказывалось, что какая-то другая женщина стремилась его завоевать. Рожденный 14 августа, под астрологическим знаком «Льва», отец обладал темпераментом огненной природы, вовлекая в безумную стихию огня своей страсти множество слетевшихся на свет мотыльков. Официально он был женат четыре раза, и в каждом браке имел детей – один старший сын и пять дочерей. Разлукой с детьми он, конечно же, очень тяготился, и ему приходилось невероятно много работать, чтобы всем оставленным женам и детям помогать материально...».

Наряду с юбилеем В.С. Кирпичникова в 2008 г. может быть отмечен и другой своеобразный юбилей – 100-летие, когда в год рождения В.С. Кирпичникова российский биолог И.И. Мечников (вслед за И.П. Павловым в 1904 г.) получил Нобелевскую премию. И с тех пор эта награда обходит биологов России. Причины, конечно, вовсе не в том, что в России дефицит талантов или не появилось достойных высокой

премии исследований. Они были, но большинство из них было прервано, как и весь славный для российской биологии период начала XX в. Вехи судьбы Валентина Сергеевича Кирпичникова позволяют понять, что и как происходило в середине и конце XX в.

Автор благодарен Е.В. Кирпичниковой за помощь и предоставленные материалы из ее архива.

Основные публикации В.С. Кирпичникова

- Кирпичников В.С. Аутосомные гены у *Lebistes reticulatus* и проблема возникновения генетического определения пола // Биол. журнал. 1935а. Т. 4. № 2. С. 343–354.
- Кирпичников В.С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (Гипотеза о косвенном отборе) // Биол. журнал. 1935б. Т. 4. № 5. С. 775–800.
- Кирпичников В.С., Балкашина Е.И. Материалы по генетике и селекции карпа // Зоол. журнал. 1935в. Т. 14. Вып. 1. С. 45–78.
- Кирпичников В.С. Материалы по генетике и селекции карпа // Биол. журнал. 1936. Т. 5. Вып. 2. С. 327–376.
- Кирпичников В.С. Основные гены чешуи у карпа // Биол. журнал. 1937. Т. 6. Вып. 3. С. 601–632.
- Кирпичников В.С. Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1. № 1. С. 121–152.
- Кирпичников В.С. О гипотезах наследственного закрепления модификаций // Усп. соврем. биологии. 1944. Т. 18. № 3. С. 314–339.
- Кирпичников В.С. Влияние внешних условий на жизнеспособность, скорость роста и морфологию разных генотипов карпа // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47. № 7. С. 521–525.
- Кирпичников В.С., Берг Р.Л. К проблеме повышения зимостойкости сеголетков карпа, сазана и их гибридов // Зоол. журнал. 1952. Т. 31. Вып. 4. С. 595–604.
- Кирпичников В.С. Гетерогенность популяций дикого карпа и гибридов между домашним и диким карпом // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 4. С. 716–719.
- Кирпичников В.С. Генетические основы гетерозиса // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М., 1960.
- Kirpichnikov V.S. Die genetischen Methoden der Selektion in der Karpfenzucht // Z. Fisch. 1961. V. 10. № 1/3. P. 137–163.
- Кирпичников В.С. Гомологичная наследственная из-

- менчивость и эволюция амурского карпа (*Cyprinus carpio*) // Генетика. 1967а. № 2. С. 34–37.
- Кирпичников В.С. Общая теория гетерозиса // Генетика. 1967б. № 10. С. 167–180.
- Кирпичников В.С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции // Усп. соврем. биологии. 1972. Т. 74. № 2. С. 231–246.
- Кирпичников В.С. Изучение родственных связей сиговых рыб (Coregonidae) методом молекулярной гибридизации ДНК // Зоол. журнал. 1977. № 3. С. 329–341.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 391 с. (переведена на англ. яз. в 1981 г., на немецкий яз. в 1987 г.).
- Кирпичников В.С. Модификационная изменчивость и ее роль в эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы) / Под ред. С.Р. Микулинского, Ю.И. Полянского. Л.: Наука, 1983. С. 155–164.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. 2-е изд. перераб. доп. Л.: Наука, 1987а. 520 с.
- Кирпичников В.С. Селекция и новые породы прудовых рыб в СССР // Вопросы ихтиологии. 1987б. № 2. С. 203–215.
- Kirpichnikov V.S. Adaptive nature of intrapopulational biochemical polymorphism in fish // J. Fish Biol. 1992. V. 40. № 1. P. 1–16.
- Kirpichnikov V.S. Genetics and Breeding of Common Carp. Paris: INRA. 1999. 104 p.

М.Д. Голубовский

Институт истории естествознания и техники РАН, СПб филиал