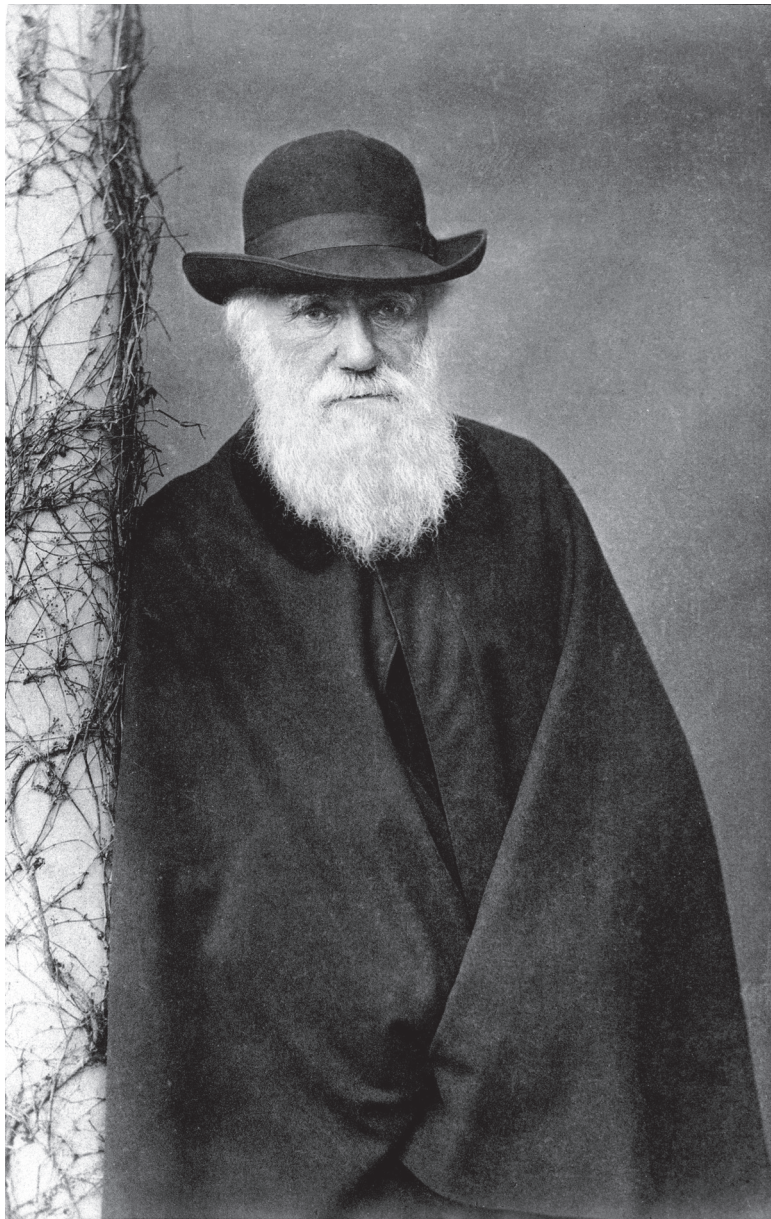


*К 200-летию со дня рождения Чарлза Дарвина
и 150-летию выхода его труда
«Происхождение видов путем естественного отбора
или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь»*



Ch. Darwin

ON
THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE
PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE
FOR LIFE.

By CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNÆAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE
ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

ПРЕДИСЛОВИЕ: 200 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЧАРЛЗА ДАРВИНА

В 2009 г. исполняется 200 лет со дня рождения Чарлза Дарвина и 150 лет со дня выхода его знаменитой монографии «On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life» («Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь»). Пионерская работа Ч. Дарвина явилась крупнейшим событием не только для биологии середины XIX в., но и для науки в целом, оказав огромное влияние на мировоззрение и методологию исследований последующих поколений как естествоиспытателей, так и гуманитариев и представителей точных наук.

Говоря о Ч. Дарвине, мы должны отдать дань уважения и его предшественникам. Эволюционная теория Дарвина опирается на огромный труд поколений естествоиспытателей, разработавших принципы биологической классификации (упомянем лишь К. Линнея, Ж. Кювье и Ж.-Б. Ламарка) и упорядочивших огромное разнообразие животных и растений. Ими была разработана иерархия диагностических признаков для таксонов различных рангов, не утратившая значение до нашего времени. Однако, классифицируя организмы, биологи поневоле обращали внимание лишь на то общее, что было у всех особей вида – константные качественные признаки, четко передающиеся по наследству. Таким образом, наблюдавшееся в природе биоразнообразие редуцировалось к идеальной схеме. Ч. Дарвин впервые ввел в научный оборот малоинтересные для систематиков того времени признаки, варьирующие внутри вида. Построив теорию эволюционного формирования разнообразия таксонов, основанную на отборе таких неопределенных внутривидовых уклонений, он совершил революцию в биологии, поставив в центр изучения реальные биологические объекты, хорошо знакомые натуралистам, но ускользавшие от внимания строгих систематиков XIX в. Теперь мы называем эти объекты популяциями и не мыслим без них биологии, но тогда это был настоящий переворот в научном мировоззрении. Теория Ч. Дарвина была восторженно принята теми учеными, кто работал с большими выборками особей и их признаков (А. Уоллес, Т. Гексли, А.О. и В.О. Ковалевские, К.А. Тимирязев и др.), но встретила оппозицию у тех, кто в силу специфики материала

или не имел выхода на популяционную изменчивость, или недостаточно представлял реальную среду обитания, например у большей части палеонтологов (Р. Оуэн, Э. Коп, Г. Осборн и др.), ряда эмбриологов (К.М. Бэр, Х. Дриш) и систематиков (К. Нэгели и др.), либо изучали малые и географически строго изолированные выборки (Л.С. Берг). По обе стороны баррикад оказались выдающиеся ученые, что и определило накал дискуссий, но, к сожалению, лишь единицы отдавали себе отчет в том, что уважаемые оппоненты говорят на разных языках.

Именно такой печатью взаимонепонимания омрачены отношения дарвинизма и генетики начиная с открытия Г. Менделя вплоть до работ С.С. Четверикова и Н.И. Вавилова. Логическим шагом, продолжающим «Происхождение видов...», являлось изучение законов наследуемости варьирующих признаков. Предприняв этот шаг, Ч. Дарвин, Ф. Гальтон и Ш. Нодэн не предполагали, с каким качественно сложным и трудным для количественной характеристики явлением им придется столкнуться. Как это ни парадоксально, для того чтобы изучить законы наследственности, биологам вновь потребовалась простая модель, редуцирующая сложные распределения количественных признаков в поколениях к простой и ясной схеме. Г. Мендель, предложив такую модель в 1865 г., сознательно опирался на надежные и проверенные константные качественные признаки. Следует отметить важный момент: с точки зрения дарвиновской адаптации это были абсолютно нейтральные признаки¹: жизнеспособность и плодовитость линий гороха с зелеными и желтыми семенами и гибридов были идентичными. Это позволило Г. Менделю изящно обойти основную проблему всех гибридизаторов от неизвестного нам табунщика, впервые получившего мула, до Э. Найта, О. Сажрэ, Ш. Нодэна и самого Ч. Дарвина – низкую жизнеспособность и стерильность в поколении F₁.

¹ Хотя в своей работе Г. Мендель отметил этот факт как важный методологический момент, он не придавал значения нейтральной изменчивости в природных популяциях. Впервые на роль нейтральной изменчивости в эволюции указали А. Келликер и К. Нэгели (последний, возможно, не без влияния Г. Менделя). Однако негативный ореол вокруг К. Нэгели привел к забвению генетиками нейтральной изменчивости вплоть до 60-х гг. XX в., когда она была на совершенно ином материале перестроена М. Кимурой, разработавшим ее математическую теорию.

Однако использование константных неадаптивных признаков тут же сделало Г. Менделя и его последователей в глазах современников (А. Уоллес, Э. Рей Ланкестер, К. Тимирязев) антидарвинистом. И если сам Г. Мендель, судя по его пометкам на полях дарвиновского «Происхождения видов ...», пытался найти точки соприкосновения, то генетики первых двух десятилетий XX в. встали в оппозицию дарвинизму вполне осознанно. Мутационная теория Коржинского – де Фриза гипертрофировала роль мутаций в видообразовании. Как «похоронный звон по естественному отбору» были восприняты работа В. Иогансена 1909 г. «Об отборе в популяциях и чистых линиях», показавшая невозможность отбора в чистых линиях, теория «присутствия–отсутствия» В. Бэтсона и, наконец, работы школы Т.Х. Моргана, показавшие крайнюю редкость адаптивных доминантных мутаций.

Чтобы преодолеть кризис непонимания между генетикой и дарвинизмом, нужно было вновь совершить дарвиновскую революцию – ввести в обиход генетиков, наряду с модельными объектами, большие выборки из природных популяций, адаптивность генотипов в которых оценивалась бы не в пробирке, а в условиях свойственного популяции ареала. Отрадно отметить, что эту фундаментальную задачу разрешили наши соотечественники. Прежде всего надо отметить С.С. Четверикова, Н.И. Вавилова и Н.В. Тимофеева-Ресовского. В 1920-х гг. С.С. Четвериков положил начало изучению распространения мутаций в природных популяциях дрозофил. В своей классической работе 1926 г. «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (Журн. эксперим. биологии. (серия А). 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54; Вып. 4. С. 237–240.) он впервые показал пути использования генетических и эволюционных подходов для изучения изменчивости в природных популяциях. В этих работах был вскрыт огромный резерв генетической изменчивости популяций, а также показана адаптивная ценность гетерозигот. Тем самым С.С. Четвериков впервые с генетической точки зрения подтвердил наблюдения Ч. Дарвина.

Другим катализатором синтеза генетики и эволюционизма стали работы Н.И. Вавилова и его школы, собравшей огромный материал по изменчивости природных популяций растений в различных физико-географических условиях. Итогом этой работы стали: 1) закон гомологических рядов наследственной изменчивости (Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. of Genetics. 1922. V. XII.

Р. 47–89), впервые в биологии открывший пути для прогнозирования фиксируемых естественным отбором мутаций; 2) учение о центрах происхождения культурных растений, позволившее вести поиск растений с прогнозируемыми фенотипами. Изучив ряд изменчивости для одного вида и сопоставив каждому фенотипу физико-географические условия его ареала, можно указать условия, в которых у родственного вида будет зафиксирована сходная изменчивость. Если С.С. Четвериков, работая с популяциями, продолжал изучать в основном константные признаки, Н.И. Вавилов, наряду с ними, впервые широко исследовал изменчивость варьирующих признаков с существенной адаптивной компонентой (засухоустойчивость, иммунитет, фотопериодизм, температурочувствительность, динамика онтогенеза). На примере изменчивости природных популяций Н.И. Вавилов поставил вопрос о влиянии среды на проявление генов в фенотипе, указав, таким образом, на возможный механизм действия дарвиновского отбора. Экспериментально этот вопрос был разрешен Н.В. Тимофеевым-Ресовским, введшим понятия экспрессивности и пенетрантности (Timofeeff-Ressovsky N.V. 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).

Таким образом, впервые генетики и дарвинисты заговорили на общем языке. Результат не замедлил сказаться – генетики всего мира активно начали осваивать эволюционную тематику. Вслед за созданием С.С. Четвериковым экспериментальной генетики популяций возникает теоретическая популяционная генетика. За короткий период 1930–1932 гг. были опубликованы статьи и книги Р.А. Фишера (R.A. Fisher. «The Genetical Theory of Natural Selection». Oxford, 1930. – «Генетическая теория естественного отбора»), С. Райта (Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. V. 16. P. 97–159. – «Эволюция в менделевских популяциях»), Дж. Холдейна (J.B.S. Haldane. «The Causes of Evolution». N.Y., 1932). Пользуясь разработанными в них методами, Ф.Г. Добржанский в монографии «Genetics and the Origin of Species» рассчитал видообразование как результат формирования репродукционных барьеров, отделяющих генофонд одного вида от генофондов других видов. Монография Ф. Добржанского стала книгой-руководством и вдохновила целую плеяду популяционных генетиков, объединивших матема-

тические формулировки эволюционных процессов с эмпирическими исследованиями². Заключительным этапом синтеза генетики и дарвинизма стала синтетическая теория эволюции (СТЭ), начавшая складываться в 1940-е гг., когда были опубликованы книга Дж. Хаксли (Ju. Huxley. «Evolution: The Modern Synthesis». 1942. – «Эволюция: современный синтез») и коллективная монография под его редакцией («The New Systematics». 1940 – «Новая систематика»). Пора было подводить итоги.

С одной стороны, достижения впечатляли: биология впервые в своей истории становилась точной наукой. Труды Ф. Добржанского, Г. Симпсона, Э. Майра и многих других был построен надежный мост взаимопонимания между теоретической и экспериментальной популяционной биологией. Использование математических методов позволило выявить принципиально новые явления. Так, Р. Фишер и С. Райт и параллельно Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов показали, что динамику частот аллелей в малых популяциях определяет не только панмиксия и отбор, но и случайные, стохастические факторы (так называемые дрейф генов или генетико-автоматические процессы). Эта идея вновь была подхвачена в 1960 г. М. Кимурой и другими сторонниками так называемой теории нейтральной эволюции, по которой на молекулярном уровне чаще всего происходит случайная фиксация нейтральных или почти нейтральных мутаций. Они составляют подавляющее большинство³. Фиксация адаптивных мутаций происходит гораздо реже (что и явилось поводом для очередных бурных дискуссий). Таким образом, количественно расплывчатое определение дарвиновской эволюции оказалось формализованным в математически четких терминах, указавших ее естественные пределы на популяционном и молекулярно-биологическом уровнях. И это было несомненным и выдающимся успехом!

С другой стороны, вновь произошла неизбежная редукция: разработав теорию эволюции для признаков,

варьирующих в пределах популяций, СТЭ оставила на периферии модификации. Связав закон гомологических рядов Н.И. Вавилова с присутствием–отсутствием гомологичных генов и общим вектором отбора, СТЭ не смогла удовлетворительно разрешить вопрос о длительных эволюционных трендах и закономерно повторяющихся циклах изменчивости, фиксируемых палеонтологами (Д.Н. Соболев, С.В. Мейен, А.Ю. Розанов). Между тем в современной трактовке, основанной на использовании молекулярно-генетических данных, закон гомологических рядов дает ключ к пониманию самых ранних этапов формирования механизмов наследственной изменчивости. Становится ясным, почему Ч. Дарвин придавал огромное значение анализу параллельной изменчивости, возникшей в процессе доместикации. В этом контексте уникальным экспериментом остаются работы школы Д.К. Беляева, проводимые в ИЦиГ СО РАН на различных животных (лисицы, куны, грызуны) вот уже на протяжении полувека.

Настоящий номер «Информационного вестника ВОГиС» посвящен Году Дарвина, и мы надеемся, что он вызовет интерес у наших читателей. 5-й съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, проходящий в юбилейный дарвиновский год, объединен эволюционной идеей, высочайшую значимость которой очень емко сформулировал Ф. Добржанский: «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution» («Ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции»). Следуя этому тезису и оглядываясь на 150 лет, прошедшие со времени опубликования дарвиновского «Происхождения видов...», мы можем видеть определенную закономерность в эволюции самой теории эволюции. Тренды редуционизма в ней не просто чередовались с трендами обобщения крайне разнородного материала, но часто обе тенденции развивались параллельно. Противопоставление обеих тенденций ни к чему хорошему не приводило. В лучшем случае многие явления переоткрывались по нескольку раз, в худшем – уничтожались научные школы. Успех приходил лишь в ходе синтеза, но при условии, что оппоненты находили общий язык. В поисках этого языка в преддверии будущего синтеза мы предоставили страницы настоящего номера работам, посвященным самым различным вопросам эволюции и эволюционной теории.

² Будучи тесно связанным с Россией, Ф. Добржанский способствовал знакомству западных ученых с работами популяционных генетиков советской школы.

³ Здесь уместно привести замечание С.С. Четверикова, из которого следует, что нет оснований отрицать возможность неадаптивной эволюции. Во многих случаях можно предполагать, что существующие адаптивные различия между близкими формами были не причиной расхождения последних, а, напротив, специфический характер этих адаптивных признаков является следствием уже ранее наступившей дифференциации.