

ДАРВИНИЗМ И УРОКИ РОССИЙСКОЙ ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ

О.В. Трапезов

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

150 лет назад с момента выхода эпохального труда «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» в биологии произошла научная революция – победа эволюционной идеи.

Начало XX в. ознаменовалось рождением генетики (менделизма), использованной рядом авторов против учения Дарвина о естественном отборе. И лишь только С.С. Четвериков в своей исторической работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» привел аргументы, закрывшие эту дискуссию.

Сельскохозяйственные круги России с самого начала доброжелательно встретили дарвиновскую теорию. Замечательный зоотехник-дарвинист, классик теории селекции животных П.Н. Кулешов напишет в 1932 г.: «Решительное привлечение дарвинизма в качестве основного принципа построения системы племенного дела должно дать результаты, которые нам сейчас так необходимы».

Для Ч. Дарвина поразительные результаты сельскохозяйственной практики в выведении пород животных и сортов растений были свидетельством против ламаркистских «упражнений» и наследования благоприобретенных признаков. Для него возникновение наследственной изменчивости носило настолько непредсказуемый, ненаправленный и чисто случайный характер, что Дарвин впервые вводит в биологию понятия случайность и вероятность.

В истории нашей страны ламаркистский уклон в биологических науках и сельскохозяйственной политике был связан с насильственной коллективизацией и разрушением генофондных основ аграрного сектора, кульминацией которых стала «разгромная» августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. Русская селекционная наука и практика заплатила дорогую цену за использование антидарвиновской фразеологии.

На сегодня концепция Дарвина в своей изначальной форме настолько общепринята, что довольно трудно рассматривать как эволюционный, так и селекционный процессы, не пользуясь таким понятием, как отбор желательных признаков и благоприятных генов. В современной генетико-селекционной литературе выделяются три основные формы отбора: 1) направленный, или движущий, отбор; 2) стабилизирующий отбор и его антитеза – отбор дестабилизирующий; 3) дизруптивный, или раскалывающий, отбор.

Так ли уж всегда независимы изменчивость, случайность и вероятность от «заинтересованного» в них отбора? Фундаментальная догма синтетической теории эволюции постулирует, что отбор и изменчивость действуют в эволюционном процессе независимо и что творческая роль отбора состоит только в использовании изменчивости, возникающей независимо от него. Генетик Д.К. Беляев подвергал сомнению этот основной постулат и указывал на то, что творческая роль отбора и его взаимоотношения с изменчивостью должным образом не проанализированы. Он изначально допускал, что отбор может быть также комплементарен изменчивости, более того – может ее порождать.

Ключевые слова: научная революция, дарвинизм, эволюционная идея, теория селекции, формы отбора, случайность и вероятность, синтетическая теория эволюции, школа Д.К. Беляева.

Введение

В 2009 г. научная общественность во многих странах мира отмечает 200-летие со дня рождения Чарлза Дарвина и 150-летие с момента выхода его эпохального труда «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь».

В биологии в середине XIX в. произошла, по образному выражению одного из виднейших философов науки XX столетия Т. Куна, научная революция – победа эволюционной идеи.

Вторая половина XIX столетия вообще характеризуется сменой устоявшихся представлений в науке. Работы Э. Галуа, Б. Римана и Г. Кантора существенно изменили весь облик математики; работы Н.И. Лобачевского и Я. Бойаи заложили основы неевклидовой геометрии. В физике Дж. Максвелл написал уравнения электромагнитного поля и заложил основы статистической физики. В химии утвердилось атомно-молекулярное учение, оно поднялось на новый уровень благодаря трудам Д.И. Менделеева, составившего дуальную таблицу-матрицу, которая и сегодня заполняется при открытии трансурановых элементов. В географии завершилась эра великих мореплавателей на парусных судах.

Начало дарвинизма

Когда Дарвин обнародовал свои мысли, во всем мире у него немедленно появились ярые противники и столь же горячие сторонники. Вскоре после выхода в свет «Происхождения видов...» сформировалась группа биологов, считавших себя дарвинистами: Дж. Бейтс, Т. Гексли, Дж. Гукер, А. Уоллес (Англия), К. Гегенбауэр, Э. Геккель, Ф. Мюллер (Германия), братья А.О. и В.О. Ковалевские, И.И. Мечников, И.М. Сеченов, К.А. Тимирязев (Россия), А. Грей (США). Виднейшим сторонником Дарвина в Англии был Т. Гексли (1825–1895), который с гордостью называл себя «бульдогом дарвинизма» («Darwin's bulldog»). Именно Гексли запустил в оборот термин *дарвинизм*. Общеизвестно его выступление в защиту дарвинизма на публичном диспуте с математиком и оксфордским епископом С. Уилберфорсом, отвергавшим «унизительное понимание скотского происхождения того, кто создан по образцу и подобию

божью». Одновременно против дарвиновской концепции происхождения видов выступают и весьма заслуженные ученые. Так, ученый-геолог А. Сэджвик (1785–1873) (учитель Дарвина) утверждал: Дарвин для доказательства своей теории оперирует с изменчивостью, возникающей при одомашнивании или в результате произведенной человеком отдаленной гибридизации, а это не может быть автоматически перенесено на дикие виды (Sedgwick, 1860. P. 285–286).

В Америке приехавший из Швейцарии геолог и палеонтолог Жан-Луи Агассис (1807–1873), который не признавал эволюционную идею и, видя, что Дарвин основные аргументы в пользу изменчивости видов черпает из материалов по разнообразию пород домашних животных, предупреждал о невозможности использования для объяснения видообразования данных по изменчивости домашних животных и культурных растений, поскольку наблюдаемые различия есть результат замысла Высшего Разума.

Сегодня на рассуждении, отрицающем возможность моделирования видообразования на примере создания селекционерами пород животных, настаивает Ю.В. Чайковский (2008. С. 392).

С другой стороны, отдельные философы пытались приспособить дарвинизм под свои учения. Уже через три недели после выхода в свет эпохальной книги Ф. Энгельс в своем письме к К. Марксу от 12 декабря 1859 г. спешил известить: «Вообще же Дарвин, которого я как раз теперь читаю, превосходен» (Энгельс, 1859). А в предисловии к «Коммунистическому Манифесту» Энгельс счел нужным вообще заявить, что марксова теория должна иметь для человеческой истории такое же значение, какое имела теория эволюции органического мира Дарвина для биологии (Андлер, 1906).

Английским философом, идеологом либерализма Г. Спенсером (1820–1903) дарвиновское выражение «выживание наиболее приспособленных» было вульгаризировано и искажено с совершенно другим смыслом – для оправдания жизненной позиции определенных социальных слоев населения. Идея о борьбе за существование между индивидуумами, в которой наиболее приспособленный побеждает и потому вполне оправданно пользуется плодами победы, была привлекательной для английской олигархии.

В Германии идеи Спенсера поддержал автор биогенетического закона Э. Геккель, который выступил инициатором использования дарвинизма для внутривидового устройства государства. Он настаивал на том, что смертная казнь для преступников и негодяев является не только справедливым возмездием, но и благом для человечества, лишая их возможности передать потомкам дурные наклонности.

Восприятие дарвинизма в России

В 1860 г. философом, писателем и революционером А.И. Герценом в журнале «Колокол» российская общественность оповещается о выходе дарвиновского «Происхождения видов...». Полностью произведение было издано в январе 1864 г. в переводе профессора кафедры анатомии и физиологии растений Московского университета С.А. Рачинского (1836–1902) – ученика первого русского эволюциониста додарвиновского периода К.Ф. Рулье. В экспозиции Дарвиновского музея в Москве вместе с пятью подлинными письмами Ч. Дарвина можно увидеть экземпляр первого русского перевода «Происхождения видов...», выполненного с первого тиража первого английского издания.

Знакомство с учением Дарвина в России совпало с реформами Александра II, с отменой крепостного права, утверждением в общественной и политической жизни либералов-демократов. Но вместе с тем возникла новая, ранее не ожидавшаяся никем опасность. В обществе появилось движение, которое с легкой руки И.С. Тургенева получило название *нигилизм* – отрицание всех ценностей культуры и цивилизации. Диапазон нигилизма был велик: от стриженных курсисток, волосатых нестриженных студентов, страшной «нечаевщины» до тотальной критики Л. Толстым и М. Бакуниним всех структур Российской империи – государства, церкви, армии, искусства, образования, науки и техники.

В литературе оформляется мировоззрение поколения Базарова–Писарева – нигилистов-шестидесятников. Если дворяне-идеалисты 1840-х гг. интересовались эстетикой, литературой и философией, то разночинцы-нигилисты 1860-х гг. интересовались естествознанием, преимущественно биологией. По этой причине учение Дарвина послужило основой для

идеологического мировоззрения российской интеллигенции 1860-х гг.

О приложении принципа борьбы за существование к человеческому обществу писал кумир российских нигилистов Д.И. Писарев (1840–1868), оправдывая ссылками на дарвинизм революционную борьбу и террор (Писарев, 1894, 2003. С. 7–175). Поэтому не случайно публицистичность стиля Писарева в упрощенной, вульгаризированной пропаганде учения Дарвина вызывала беспокойство и ответную реакцию гуманистически настроенных кругов русской интеллигенции. Попытка научно обосновать социальную жестокость вызвала неприязнь, сквозившую не только в сочинениях писателей (Ф.М. Достоевский, Л.Н. Толстой), но и в трудах ученых (Н.Я. Данилевский, Н.Н. Страхов).

В 1873 г. появилась сводка антидарвиновских утверждений «Учение Дарвина о происхождении мира органического и человека. Философско-критические этюды». Автором был А.П. Лебедев – богослов, профессор Московской духовной академии (позже профессор Московского университета) (Лебедев, 1873).

В конце 1879 г. на Съезде русских естествоиспытателей с лекцией «О законе взаимопомощи» выступает знаменитый ихтиолог, бывший ректор Санкт-Петербургского университета профессор К.Ф. Кесслер (1815–1881), настаивавший на том, что кроме закона борьбы за существование в природе действует и взаимная помощь. По его мнению, для прогрессивной эволюции видов последняя должна иметь гораздо большую роль, чем борьба (Кесслер, 1880).

О роли взаимопомощи в эволюции позднее писал в эмиграции натуралист и географ князь П.А. Кропоткин (1842–1921), впоследствии один из идеологов анархизма (Кропоткин, 1890, 1902, 1904, 1955; Кропоткин, 1907, 1918, 1919). Основой для его воззрений о том, что взаимопомощь является одним из основных факторов эволюции, стало знакомство с материалами лекции Кесслера.

Публикации Кропоткина были направлены против работы сподвижника Ч. Дарвина Т. Гексли, опубликованной в 1888 г. в февральском номере ежемесячного обозрения «Девятнадцатый век» под названием «Борьба за существование» (Huxley, 1888). Впоследствии статьи Кропоткина были оформлены в виде книги «Взаимная по-

мощь как фактор эволюции», изданной в 1902 г. в качестве антитезы к дарвиновскому «Происхождению видов...» сначала на родине Дарвина – в Англии (Kropotkin, 1902), а затем в 1904 г. – в России. Кропоткин утверждал, что внутри видов взаимопомощь играет большую роль, чем борьба, и именно она, а не конкуренция между особями является одним из основных факторов эволюции. Кропоткин писал, что Дарвин и его многие последователи стали изображать мир животных как мир непрерывной борьбы между вечно голодающими существами, жаждущими каждое крови своих собратьев (Кропоткин, 1919). Появление статей, а затем книги Кропоткина вызвало полемику в научном мире. Вывод, к которому пришел Кропоткин, заключался в том, что внутри видов взаимопомощь играет большую роль, чем борьба (Kropotkin, 1904). К книге был проявлен такой повышенный интерес, что ее периодически переиздавали (Кропоткин, 1918, 1919; Kropotkin, 1955). Это произведение Кропоткина выдержало и несколько русских изданий. Оно широко обсуждалось в научных и общественных кругах (Todes, 1989).

Позже, в 1980-х гг., идеи взаимопомощи найдут свое применение в социобиологии на моделях колониальных животных.

В попытке опровергнуть дарвинизм в ноябре 1885 г. появляется первый том самого знаменитого и объемного труда публициста и социолога Н.Я. Данилевского: «Дарвинизм. Критическое исследование». Сторонник взглядов французских философов Фурье и Прудона Данилевский выносит вердикт дарвинизму: «Учение чисто английское, включающее в себя не только особенности направления английского ума, но все свойства английского духа» (Данилевский, 1885. Т. 1. Ч. 2. С. 478). Данилевский в дарвинизме раскритиковал все, но мало что предложил взамен.

Вокруг книги Данилевского началась полемика, которую открыл ученик Данилевского Н.Н. Страхов (1828–1896), магистр зоологии, философ, публицист неславянофильского направления и литературный критик. Страхов сообщил русской читающей публике о своем отношении к учению Дарвина, усмотрев во французском переводе «Происхождения видов...» оправдание социал-дарвинизма (Страхов, 1862). В январском номере «Русского вестника» за

1887 г. он напечатал обзор книги Дарвина под броским заголовком: «Полное опровержение дарвинизма» (Страхов, 1887).

Своим выступлением Страхов спровоцировал на ответную ожесточенную журнальную полемику К.А. Тимирязева, который еще в бытность студентом, сразу же после появления перевода Рачинского, опубликовал свой восхищенный обзор «Происхождения видов...» под заголовком «Чарлз Дарвин и его учение» (Тимирязев, 1864). В дарвиновском принципе отбора Тимирязев видел не что иное, как частный случай позитивизма французского философа Огюста Конта, учению которого он явно симпатизировал.

Первые противоречия менделизма и дарвинизма

Начало XX в. ознаменовалось рождением генетики (или менделизма, как называли ее в начале века), неотрывно связанной с введением измерения в изучение изменчивости и наследственности. В этот начальный период первые генетические открытия использовались рядом авторов как материал, направленный против учения Дарвина о естественном отборе. Прежде всего, это было следствием открытия дискретных наследственных изменений – *мутаций*, которые стали оцениваться как реальные ступени эволюционного процесса. Нельзя сказать, что новая мутационная теория полностью отрицала действие естественного отбора. Но она, на первый взгляд, настолько ограничивала значение естественного отбора, что он стал рассматриваться всего лишь как своего рода сито, выбраковывающее неприспособленных и нежизнеспособных особей. До этого отбор рассматривался как творец, «лепящий» на основе мельчайших уклонений новые формы.

Ч. Дарвин любил повторять вслед за немецким философом Готфридом Лейбницем, что природа не делает скачков. Здесь заключался постулат *о непрерывности и неограниченности изменчивости*. Принималось, что различия между разновидностями и видами обязаны возникновению мелких, непрерывных изменений. Хотя следует подчеркнуть, что Дарвин знал и писал о *спортах* (внезапных изменениях у растений и животных). Он отмечал, что эти резкие

отклонения от нормы возникают внезапно и передаются по наследству и что эти своеобразные «уродцы» очень редки и в силу слабой жизнеспособности не имеют эволюционной судьбы. В слитном характере наследственности Дарвин видел большие эволюционные преимущества. При таком способе наследования возникают адаптации к постоянным, медленным переменам в среде. «Если животное становится адаптированным к сиюминутному изменению, то оно было бы неприспособленным к медленным большим изменениям, которые имеют место в прогрессе» (Darwin, 1960a. P. 147).

Именно этот вывод Дарвина и поставил под сомнение своими исследованиями один из основателей генетики голландский ботаник Гуго Мари де Фриз, выступивший с новой *мутационной теорией*. Гипотеза о существовании дискретной видообразовательной изменчивости (от лат. *discretus* – прерывистый), казалось, экспериментально подтвердилась многолетними наблюдениями де Фриза над *Oenothera lamarckiana*. Он получил более 800 мутантов, которые отличались друг от друга общим габитусом, ростом, шириной листьев, величиной и окраской цветков, формой плодов и семян, облием пыльца и т. д. В естественных условиях такие формы могли бы обнаружиться, но с гораздо меньшей вероятностью. Все новые формы были наследственно закреплены, резко отличались друг от друга и служили хорошим примером скачкообразного появления новых видов. Такие резко отличающиеся друг от друга формы, возникающие внезапно, де Фриз назвал *элементарными видами*. Выйдя из материнского вида, новые виды тотчас становятся неизменными. Для этого не требуется ряда поколений, никакой борьбы за существование, никакого устранения неприспособленных, никакого подбора (Де-Фриз, 1932. С. 55–112, 118–130). Согласно де Фризу, виды возникают сразу, скачкообразно, посредством внезапного появления отдельных крупных изменений – *мутаций*, без ведущего участия естественного отбора (де Фриз позаимствовал у палеонтологов латинский термин *mutatio* – изменение) (Vries, 1901). Само это явление де Фриз назвал *мутационной изменчивостью* и пришел к выводу, что время от времени каждый вид вступает в *мутационный период*, в течение которого про-

исходит массовый переход потомков в новый вид. Это создало иллюзию, что дарвинизму пришел конец, поскольку появилась достаточно убедительная теория – *мутационизм*, согласно которой новый вид возникает из прежнего скачкообразно, красиво и изящно за счет мутации (теория получила название *сальтационизм* от лат. *saltus* – прыжок), причем отбору в этой теории остается лишь единственная функция сита – отбраковка неудачных мутаций. Позднее было показано, что большинство из «де фризовских мутантов» *Oenothera* – всего лишь результат поведения реципрокных транслокационных комплексов (Cleland, 1962; Гершкович, 1968. С. 244–256). Поскольку эволюция как целое не может идти таким путем, эта теория быстро потеряла привлекательность. Но нам следует помнить, что де Фриз поставил тогда важнейший вопрос, на который до сих пор все еще нет ответа: как и почему возникают мутационные периоды? Ведь они вновь и вновь обнаруживаются (Берг, 1961; Голубовский и др., 1974; Захаров, 1984; Захаров и др., 2008).

Негативному отношению к дарвинизму через два года после публикации работы де Фриза способствовала и вышедшая в 1903 г. работа датского генетика В.Л. Иогансена (Wilhelm Johansen, 1857–1927), который в своих экспериментах с фасолью показал неэффективность отбора, его «бессилие» в чистых гомозиготных линиях. Он провел отбор фасоли по нескольким признакам на протяжении 6–7 поколений и пришел к выводу, что отбор только выявляет существовавшие ранее пределы варьирования, но новых пределов не создает (Johannsen, 1903; Иогансен, 1935). Противостоянию дарвиновской теории и генетической концепции эволюции (гибридогенез) способствовала также работа голландского генетика-селекционера Я. Лотси (Лотси, 1914; Lotsy, 1916).

И лишь только С.С. Четвериков в своей исторической работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» устранил это противоречие (Четвериков, 1926). Полсотни страниц хватило С.С. Четверикову, чтобы дарвиновскую идею о мелких мутациях перевести на язык формул и строгих расчетов. Природа, как губка, насыщена огромным множеством скрытых под покровом дикого фенотипа мутаций. Ничего не пропадает в этом

мире! Как бы ни был мал, ничтожен полезный признак, сколько лет ни скрывался бы он в недрах вида, пройдут сотни, может быть, тысячи поколений, он всплывет, непременно выбьется наружу. И захватит весь вид. Скрытые до поры, они готовы проявиться при первом удачном скрещивании. И, выйдя на свет, творят добро или зло. Отбор сортирует их, все случайное, лишнее взвешивает на своих вековечных весах – отбирает или отбрасывает прочь. Именно поэтому С.С. Четвериков оказался среди восемнадцати дарвинистов, достойных Дарвиновской медали – памятной плакетты Ч. Дарвина, присужденной ему старейшей в Европе Германской академией наук натуралистов «Леопольдина».

Много позже, в 1999 г., эволюционист Н.Н. Воронцов, анализируя ситуацию в современной эволюционной теории, скажет: «Дискретность и континуальность, целостность и мозаичность, адаптивность и нейтральность, детерминизм и стохастика неразрывно связаны в эволюционном процессе друг с другом. Вопрос “или – или” является ложным противопоставлением, он должен быть заменен на “и – и”» (Воронцов, 1999. С. 533).

Спор генетиков с биометриками-дарвинистами

История ожесточенной полемики последователей Менделя, прежде всего, английского биолога-селекционера У. Бэтсона (William Bateson 1861–1926) и датского генетика В.Л. Иогансена, с представителями ортодоксального дарвинизма биометриками Ф. Гальтоном, К. Пирсоном и У. Уэлдоном поучительна и интересна для наших дней. До сих пор время от времени вспыхивают дискуссии о соотношении точных наук с биологией. Какими же были основные моменты этого спора? Хотя Ч. Дарвин придавал основное значение в отборе наследуемым отклонениям, у него не было ясности в том, как же наследуются те или иные признаки. В своей второй главной книге «Изменение животных и растений при одомашнивании» (1867, 1868) он писал: «Множество вновь приобретенных особенностей, полезных или вредных, существенно важных или ничтожных, часто и удивительно точно передаются потомству... В общем итоге можно сказать, что наследственность – правило,

ненаследственность – исключение» (Дарвин, 1951). Не было достаточной ясности и в том, можно ли усилить или ослабить отбором имеющийся или вновь появившийся признак. За экспериментальный анализ этого вопроса взялся основатель близнецового метода в генетике Ф. Гальтон. Целью его исследовательской программы было раскрытие роли наследственности и среды в развитии конкретного признака – роста. Исследование проводилось на двух моделях: рост родителей и детей в английских семьях и изменчивость размеров семян душистого горошка в двух поколениях. В обоих случаях статистический анализ показал, что отклонения от средней величины родителей частично передавались потомству. Гальтон сформулировал *закон регрессии*, из которого следовало, что каждая индивидуальная особенность родителей проявляется и у потомков, но в среднем в меньшей степени. А отсюда как бы следовал вывод о пластичности наследственности и о творческом характере отбора, путем которого можно добиться смещения средней величины признака в желательном направлении. Гальтон подвел итог своим методическим разработкам в работе «Естественное наследование» (1889). В этой книге, посвященной теории наследственности, Гальтон представил разработанные им основы корреляционного анализа и впервые употребляет термин *biometry*.

Затем эти исследования были продолжены одним из основателей биометрии математиком К. Пирсоном (K. Pearson, 1857–1936) и его учениками. Пирсон сделал расчет, согласно которому через шесть поколений любое отклонение от средней в популяции можно зафиксировать с помощью отбора.

Биометрики Гальтон, Пирсон и Уэлдон все же не смогли приложить математические методы к изучению эволюционных проблем. Идеология их расчетов была непрочной, она базировалась на позициях слитной некорпускулярной наследственности (постулатов анцестральной наследственности Гальтона). Но, как было экспериментально показано Иогансеном в его опытах на генетически однородном материале, чистых линиях, эти надежды оказались ошибочными. В генетически однородном материале отклонения родителей от средней не наследовались, а в смеси чистых линий отбор мог привести к сме-

щению средних значений. В 1903 г. Иогансен пришел к четкому выводу, что подбор только отбирает представителей уже существующих типов; эти типы отнюдь не создаются подбором постепенно – они лишь отыскиваются и изолируются (Иогансен, 1933).

Основатель первой в нашей стране кафедры генетики, выдающийся математик-биометрик Ю.А. Филипченко по этому поводу заметил, что биометрикам только казалось, что они создали новую эпоху в изучении наследственности, что они в скором времени выяснят законы последней, причем облеченные в строгую математическую форму (Филипченко, 1926).

История спора Иогансена с биометриками-дарвинистами показывает, что одно применение математики не только не превращает «неточную» науку в «точную», но может затемнить существо дела. Точной наука становится тогда, когда она вырабатывает достаточно четко определенные понятия. Таковы были предложенные Иогансеном понятия *ген*, *генотип*, *фенотип*, *чистая линия*, а также введенные ранее Бэтсоном понятия *аллель*, *гомозигота*, *гетерозигота*.

Начало синтеза дарвинизма и менделизма

Первоначальный синтез менделизма и дарвинизма произойдет в работах С.С. Четверикова, Р. Фишера, Дж. Холдейна и С. Райта, опубликованных с конца 1910-х по начало 1930-х гг. Он был основан, особенно у трех последних авторов, на количественном изучении следствий из менделевской концепции наследственности и дарвиновской теории естественного отбора. Причем именно в работе С.С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», опубликованной в 1926 г., впервые был поставлен вопрос о связи внутри- и межвидовой генетической дифференциации – именно она заложила основы синтеза генетики и теории эволюции. В дальнейшем для *эволюционного синтеза* (термин введен Дж. Хаксли в 1942 г.) и тем самым для становления эволюционной генетики были востребованы идеи С.С. Четверикова, реализованные его учеником Ф.Г. Добржанским (1880–1959), унаследовавшим кафедру Т.Х. Моргана. В книге «Генетика и происхождение

видов» (Genetics and the Origin of Species) (Dobzhansky, 1937) Добржанским раскрывается роль спонтанных мутаций как источника изменчивости и естественного отбора как основного «творческого» фактора эволюции, приводящего к адаптации организмов, а также разработана биологическая концепция вида. Согласно Добржанскому, межвидовые различия и видообразование обусловлены теми же генетическими механизмами, что и внутривидовая изменчивость. Он развил ряд идей Четверикова и предпринял широкое экспериментальное изучение проблем эволюции, продолжив тем самым традиции четвериковской школы. Таким образом, если микроэволюционная генетика сформировалась в 1920-е гг., то возникновение эволюционной генетики в ее полном объеме можно датировать 1937 г.

Сельскохозяйственные круги России с самого начала доброжелательно встретили дарвиновскую теорию. Сразу же после выхода в России в январе 1864 г. переводного варианта «Происхождения видов...» в журнале «Санкт-Петербургские ведомости» была опубликована большая статья А.Н. Энгельгардта (1832-1893), в которой известный ученый-химик, а в будущем – не менее известный сельскохозяйственный деятель знакомил общественность с основными положениями дарвинизма. При этом А.Н. Энгельгардт писал: «Отдавая полную справедливость гениальности этой теории, вполне понимая всю важность, какую могут иметь начала, на которых зиждется эта теория, в приложении к многообразным вопросам знания мы все-таки помним, что объяснение процесса изменений естественным подбором есть гипотеза, очень вероятная, но все-таки гипотеза» (Энгельгардт, 1864. С. 18). По-видимому, у Энгельгардта были вопросы к подходам объяснения Дарвином путей и факторов эволюции в его первом издании. Но изложить их Энгельгардт почему-то не считал нужным.

Под воздействием дарвинизма, по мнению известного российского ученого-селекционера В.В. Колкунова, именно на начало XX в. пришлось изменение подхода земледельцев к возделываемому растению: если раньше главное внимание они уделяли созданию условий для его успешного роста и развития, то теперь стали пытаться изменить само растение (Колку-

нов, 1911). О том, какое влияние оказывали на русское общество идеи Дарвина, рассказывают исследования американского историка науки А. Вусинича (Vucinich, 1988) и замечательного специалиста по вопросам истории отечественного естествознания В.В. Бабкова (1946–2006) (Babkoff, 1996).

Эволюционной идеологией были охвачены достаточно широкие круги российского научного сообщества. Еще до появления дарвинизма в Московском университете были достаточно популярны трансформистские идеи Ж. Сент-Илера, которые излагались в лекциях первого русского эволюциониста додарвиновского периода К.Ф. Рулье (1814–1858). Поэтому вполне понятно, почему ученики Рулье: основатель отечественной зоогеографии Н.А. Северцов (1827–1885), зоолог и антрополог, заведующий кафедрой естественной истории Московского университета А.П. Богданов (1834–1896), зоолог С.А. Усов (1827–1886), выдающийся анатом, глава музея сравнительной анатомии Московского университета Я.А. Борзенков (1825–1883) сразу же становятся пропагандистами дарвиновского учения. Несмотря на вульгаризацию дарвинизма его популяризаторами, такими, как К. Фогт, Э. Геккель и Д.И. Писарев, попытками перенести принцип «борьбы за существование» с мира живой природы на человеческое общество, в России большинство естествоиспытателей с теми или иными оговорками его приняли, дарвинизм стал знаменем шестидесятников 19-го столетия. Работами В.О. Ковалевского (1842–1883), восстановившего на ископаемом материале историческое развитие предков современных лошадей и выдвинувшего ряд эволюционных обобщений (принцип адаптивных и инадаптивных путей в эволюции, принцип адаптивной радиации), закладываются основы эволюционной палеонтологии. Сравнительно-эмбриологическими исследованиями А.О. Ковалевского (1840–1901) и И.И. Мечникова (1845–1916) закладываются основы эволюционной эмбриологии: Ковалевский устанавливает гомологию первичных зародышевых листков у основных типов многоклеточных животных и тем самым находит одно из доказательств общности их происхождения (принцип монофилии); Мечников на основе сочетания исторического, сравнительного и экспериментального

методов исследования выдвигает фагоцитарную теорию воспаления и иммунитета. Так же в русле развития эволюционных представлений И.М. Сеченовым (1828–1905) формируется самостоятельное научное направление – физиология животных.

А. Ковалевский в цикле исследований, положивших начало эволюционной эмбриологии, выявил гомологию зародышевых листов позвоночных и беспозвоночных и распространил область применения гомологии со структуры (морфология) на развитие (эмбриология) (Ковалевский, 1951). Дарвин в «Происхождении человека ...» восторженно трактовал его результат как доказательство генетической связи беспозвоночных с позвоночными.

Внимательно изучал труды Дарвина наш знаменитый генетик-селекционер, автор закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилов (1887–1943). После окончания Московского сельскохозяйственного института он в 1913–1914 гг. проходил стажировку в Англии у знаменитого биолога-селекционера У. Бэтсона и имел возможность работать в личной библиотеке Ч. Дарвина, которая хранилась тогда в Ботаническом институте Кембриджского университета.

Впервые внимание российских животноводов к дарвиновскому учению привлек замечательный зоотехник-дарвинист, классик теории селекции животных П.Н. Кулешов (1854–1936) (Потемкин, 1937; Милованов, 1946; Беляев, 1966). В 1890 г. он намечает пути развития отечественного тонкорунного овцеводства в своей выдающейся книге «Научные и практические основания подбора племенных животных в овцеводстве», первые три главы которой посвящены дарвиновскому пониманию проблемы наследственности и изменчивости. А в 1932 г. в своем основополагающем труде «Методы племенного разведения домашних животных», формируя теоретические основы селекции животных, П.Н. Кулешов пишет о том, что решительное привлечение дарвинизма в качестве основного принципа построения системы племенного дела должно дать результаты, которые нам сейчас так необходимы (Кулешов, 1932).

Дарвиновское положение о коррелятивной изменчивости, когда «человек, отбирая и накапливая какую-нибудь особенность строения,

почти наверняка будет неумышленно изменять и другие части организма на основании таинственных законов корреляции» (Дарвин, 1951. С. 53; Дарвин, 1991. С. 28, 29), интенсивно разрабатывалось нашими выдающимися учеными-селекционерами: автором фундаментального труда «Происхождение домашних животных» Е.А. Богдановым (1872–1931); автором асканийской породы овец и украинской степной белой породы свиней М.Ф. Ивановым; крупнейшим генетиком-селекционером Б.Н. Васиным (1897–1965), создавшим вместе с Е.Т. Васиной-Поповой коричневый и золотистый тип каракуля; преподавателем курса зоотехнии в Ивановском сельскохозяйственном институте профессором А.И. Паниным, который дарвиновскому положению о корреляции признаков при селекции находил объяснение как в плейотропном действии генов, так и в их сцеплении (Панин, 1942; Беляев, 1962).

Академик И.И. Шмальгаузен (1884–1963), рассматривая организм как целое в индивиду-

альном и историческом развитии, указывает на эффекты дезинтеграции, или на распад корреляционных систем в ходе доместикации диких животных и растений (Шмальгаузен, 1982. С. 85–90). При этом первым ясным выражением доместикации является вообще накопление всевозможных мутаций. И животноводческая практика знает множество прирожденно совершенно нежизнеспособных форм, которые нередко появляются среди определенных пород. Генетика называет такие наследственно нежизнеспособные формы *летальными*, а чрезвычайно ослабленные формы – *сублетальными*. Те и другие могут быть как рецессивными и проявляются в полной мере лишь в гомозиготной форме, так и доминантными. Причем последние не могут быть изучены, так как гибнут, не оставляя потомства. Если они доходят до поздних стадий эмбрионального развития, то это обычно явные уроды с совершенно неправильным соотношением частей тела и недоразвитием определенных органов. Здесь вся корреляционная система



1978 г. XIV Международный генетический конгресс в Москве.

Д.К. Беляев (справа) рядом с А.И. Паниным (учитель Д.К.Беляева в Ивановском сельскохозяйственном институте) и Е.Т. Васиной-Поповой. Сразу же после сессии ВАСХНИЛ 23 августа 1948 г. Е.Т. и Б.Н. Васины были уволены из Московского пушно-мехового института и в августе 1949 г. оказались на Курильских островах в Сахалинском филиале АН СССР. Там в 1952 г. вместе с сотрудниками экспедиции они обнаружили на островах Уруп и Итуруп ранее не известные колонии ценнейших пушных зверей – каланов. Б.Н. Васин срочно выехал в Москву с разработанными мероприятиями по строгому и категорическому запрещению стрелять в этих ценнейших пушных зверей пограничникам (других жителей там в то время не было). Васин сделал обстоятельный научный доклад по калану на совещании в Президиуме АН СССР под председательством вице-президента И.Н. Бардина. Академик Бардин как ученый, тесно связанный с природоохранным комитетом, быстро среагировал на предложение докладчика, и через соответствующие военные организации были немедленно приняты строгие меры по охране калана. (фото С.В. Аргутинской).

явно оказывается нарушенной. Корреляционная система оказывается нарушенной и в других мутациях, не имеющих летального эффекта и даже вполне жизненно стойких. Причем, если в природной обстановке большинство мутантов маложизнеспособно, то у домашних животных под охраной человека многие мутанты не только выживают, но и нередко сохраняются, даже сознательно распространяются и приобретают значение породных признаков (например платиновые лисы или алеутские норки). В этом случае нарушения не затрагивают жизненно важных органов. Так, например, в окраске домашних животных весьма обычно неправильное распределение пятен различного цвета (у коров, собак, кошек, морских свинок, лисиц, некоторых пород норок). Этого никогда не бывает у диких животных, где имеется либо однотонная окраска (как раз у предков указанных животных), либо строго закономерное распределение полос или пятен. Однотонная серая окраска животных оказывается генетически весьма сложно обусловленной, и в основе ее развития лежит чрезвычайно сложный механизм, закономерный распределяющий различные пигменты по длине волоса. Этот сложный корреляционный механизм легко разрушается, и это приводит к неупорядоченному распределению пигмента. У домашних животных бросается в глаза не только разнообразие окрасок, но и изменение роста волосаного покрова, приводящее к курчавости, длинношерстости или потере шерсти (такие мутации известны у собак, кошек, овец, коз, лошадей, кроликов, морских свинок, мышей), поскольку нормальный рост волос дикого животного также контролируется довольно сложным корреляционным механизмом. Уже то обстоятельство, что многие мутации обладают пониженной жизнеспособностью, показывает, что дело здесь не только в изменении отдельных признаков, но и в изменении корреляций, вплоть до полного их разрыва.

Мутации никогда не проявляются в изменении отдельных признаков (это отчасти возможно лишь в организмах с мозаичным типом развития), а всегда являются в виде изменений корреляционных соотношений, причем существующие корреляции часто теряются, а взамен этого устанавливаются подчас совершенно новые. У мохноногих кур частично разрушается корреляция

между скелетом конечностей и роговыми чешуями на ногах, которые теряют правильность расположения и частично недоразвиваются. Однако устанавливается новая корреляция между развитием перьев на ногах и недоразвитием скелета четвертого пальца, скелетогенный материал которого идет на образование закладок перьев (Шмальгаузен, 1982. С. 88).

У курдючных овец разрушается нормальная корреляция между частями хвоста и туловищем, но зато устанавливается новая корреляция между скелетом хвоста и адиоогенной тканью, которая развивается за счет скелетогенной (Боголюбский, 1940, 1959).

На основе установления новых корреляций в процессе domestikации животных происходит изменение экспрессивности и пенетрантности многих генов, а это зачастую приводит к тому, что некоторые мутации эволюционируют в своем проявлении от летальных к условно летальным. Так произошло с мутацией мохноногости у кур (Шмальгаузен, 1968) и в фотопериодическом эксперименте с белой грузинской мутацией у лисиц (рис. 1) (Belyaev *et al.*, 1975).

Известный на сегодня в России специалист по генетике и селекции пушных зверей Е.М. Колдаева подчеркивает, что в ходе исторического одомашнивания пушных зверей на основе установления новых корреляций, сублетальные гены перестают быть фактором, снижающим показатели воспроизводства. Так, если в первые годы разведения в клеточных условиях песцов мутантной окраски *тень* (генотип S/+) у молодых самок отмечалась задержка полового созревания, и как следствие, достоверно меньшие репродуктивные показатели, чем по самкам окраски *вуалевые* (+/+) – 5–6 щенков на одну самку, против 7–8, – за счет большего количества прохолостевших, пропустовавших и неблагополучно родивших самок. Однако в процессе многолетнего отбора самок, несущих мутацию *тень* по воспроизводительной способности это отрицательное влияние было преодолено и в настоящее время самки *тень* (S/+) и *вуалевые* (+/+) не отличаются по показателям воспроизводства. В 2003 г. в специализированных звероводческих хозяйствах средний показатель воспроизводства по мутантным самкам *тень* составил 8,1 щенка, а по *вуалевым* – 8,13 щенка на одну самку (Колдаева, 2005. С. 10).

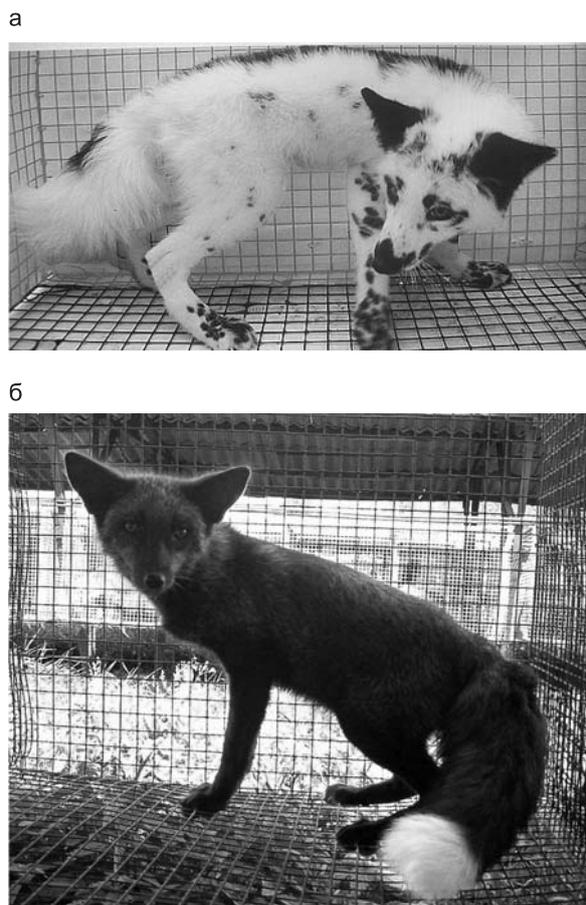


Рис. 1. Белая грузинская мутация у лисиц (W^G) оказалась эмбриональной леталью, наносящей свой смертельный удар уже на доимплантационных стадиях.

а – снежная, или белая грузинская, лиса появилась в 1943 г. среди серебристо-черных лисиц в высокогорном Бакурианском зверосовхозе в Грузии (Георгидзе, 1948). Окраска волосяного покрова обусловлена доминантным геном $W^{S/+}$. Гомозиготы нежизнеспособны и гибнут на доимплантационной стадии развития (Belyaev *et al.*, 1975) (фото Е.М. Колдаевой).

б – главной целью первых лисоводов было разведение наиболее ценной в ту пору формы лисиц – серебристо-черной. На мировой рынок из дикой пушнины в те годы поступало всего несколько сотен подобных шкурок. Так, например, в 1863 г. в Северной Америке было заготовлено 1500 шт. а из России поступило 500 черно-бурых. В Америке это был самый ценный вид пушнины, а в России – второй после соболя (Милованов, 2000).

Доместикация – одно из самых ранних интеллектуальных достижений человечества

Доместикация явилась первым этапом науки и технологии в истории человечества, обеспечившим человека мощными продуцентами – по-

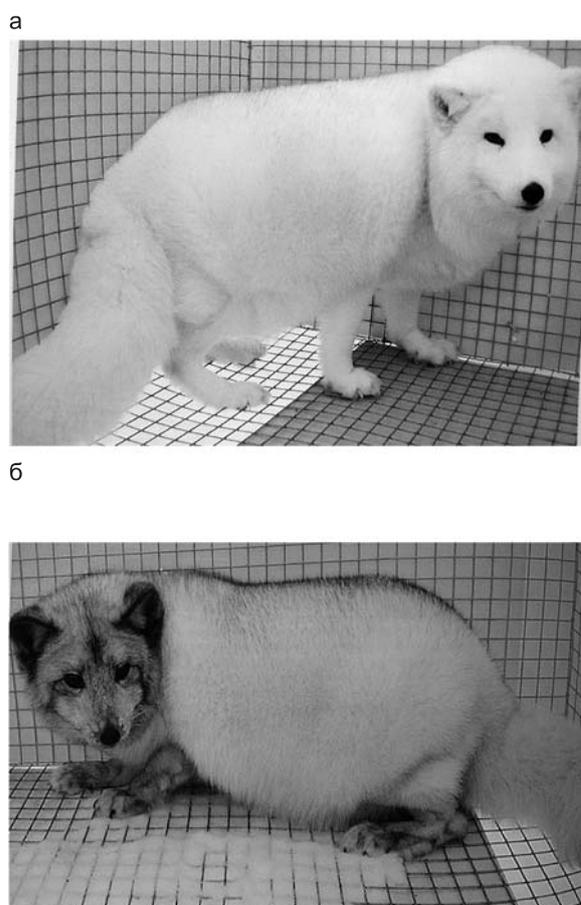


Рис. 2. Вуалевые песцы (слева – носитель доминантного гена S , справа – нормальный).

а – мутация окраски волосяного покрова *тьень* (S^{+}) впервые зафиксирована у вуалевых песцов в 1950-х гг. в Норвегии. В Россию были завезены в 1975 г. Окраска волосяного покрова почти белая с вуалью графитового цвета, образованной пигментированными кончиками платиновых волос. Гомозиготные формы гибнут в постимплантационном периоде развития. В качестве заводского типа были утверждены в 1987 г. (фото Е.М. Колдаевой).

б – вуалевые песцы выведены в Норвегии на основе длительной селекции дикого тундрового песца голубой окраски, отловленные на Аляске, в Гренландии, Исландии, Норвегии, а также с арктических островов Ян-Майен, Шпицберген, Свальбард. Исходное поголовье численностью 319 гол. поступило в Россию в 1960 г. из Норвегии с фермы Х. Флоотена, А. Хаугена и других владельцев. Утвержден как заводской тип в 1985 г. (фото Е.М. Колдаевой).

родами животных, сортами растений и штаммами микроорганизмов. Поэтому происхождение домашних животных, как и происхождение культурных растений, уже более полутора веков является традиционной главой эволюционной биологии (Беляев, Трут, 1982; История ..., 1983; Шумный, 1999, 2007; Bar-Yosef, 2002; Гончаров

и др. 2007). Основными вопросами до сих пор остаются поиск факторов происхождения, определение мест введения животных в культуру (Diamond, 2002), а также скорости и вектора доместикиции (Tanno, Willcox, 2006). На этом фоне единственным исключением является доместикиция пушных зверей. Ее отличительная особенность состоит в том, что она проходит на глазах новейшей истории человечества, четко конспектируется и аккуратно фиксируется в передовых звероводческих хозяйствах в племенных книгах (Афанасьев, 1968, 1972). Точно известно, по каким признакам преимущественно шел отбор при доместикиции пушных зверей, каковы были его темпы, интенсивность и напряженность. Известно, какими принципами руководствовались первые звероводы. Мы можем ответить на такие вопросы: какие звери были взяты человеком в культуру первыми? Это были красные лисицы, которых начали содержать в неволе еще в XVII в. монахи Соловецкого монастыря. Где шел отбор? Он связан с центрами доместикиции лисиц, песцов, норок, соболей и нутрий в Северной Америке и России. С какой скоростью? Он связан с темпами доместикиционных преобразований различных видов одомашниваемых пушных зверей, аккуратно зафиксированных в племенных книгах. С какой интенсивностью и в каком направлении? С численностью основных признаков, вовлеченных в процесс доместикиции, и проблемой конвергентной доместикиции. Мы можем ответить на вопрос: каков механизм появления *de novo* или изменения выраженности доместикиционных признаков. Нам известно, насколько полны и точны датировки, касающиеся процесса доместикиции пушных зверей. Мы знаем, какие внешние и «внутренние» изменения претерпели дикие пушные звери в процессе доместикиции. Но нам все еще предстоит получить ответ на фундаментальный вопрос: какая существует связь между доместикицией пушных зверей и общими контурами доместикиции других, исторически ранее одомашненных, не только животных, но и растений.

1. В основе всех изменений одомашниваемых пушных зверей лежит отбор, производимый исключительно по воле человека.

2. Наиболее важным признаком, приведшим к «ключевым» изменениям одомашниваемых

пушных зверей, является успешность размножения в антропогенных условиях. Примером тому служат результаты более чем полувекового разведения в неволе *серебристо-черных* лисиц. Если в 1933 г. их потенциальная плодовитость составляла 4,93, то к 2003 г. она возросла в 2 раза и достигла $7,86 \pm 0,66$ желтых тел беременности (Клер, 1937, 1963, 1964; Чекалова, Клер, 1971; Чекалова, 1972; Нюхалов, 2001; Чекалова, Матвеева, 2001; Чекалова, 2003). Показатели размножения совсем еще недавно дикого соболя в условиях клеточного разведения изменились еще значительно: если в 1932 г. количество зарегистрированных щенков на одну основную самку составило всего лишь 0,03 щенка, то через пять лет – 1,62, а в 1940 г. – почти по 2 щенка (Казакова, Докукин, 2003). В 2006 г. показатели размножения по *салтыковскому* типу соболей достигли почти 2,9 щенка (Сайдинов, 2006б; Сайдинов, 2008).

3. У одомашниваемых зверей резко усиливаются темпы и размах изменчивости по самым разным признакам.

4. У одомашниваемых зверей регистрируется появление новшеств, не встречавшихся в прежней эволюционной истории, но гомологичных по своему характеру с ранее одомашненными видами (рис. 3).

5. Появление эффекта ювенилизации развития, проявляющейся в сохранении во взрослом состоянии признаков, свойственных молодым растущим особям. Такое сохранение ювенильных признаков у взрослых особей в биологии называют неотенией. Так, в многолетнем доместикиционном эксперименте Д.К. Беляева и Л.Н. Трут показано, что сдвиги временных параметров развития при отборе на приручаемость носят неотенические черты – замедляется развитие некоторых поведенческих и соматических признаков (сохранение щенячьего поведения во взрослом состоянии, висячие щенячьи уши у взрослых животных, свернутый в кольцо хвост, расширенная и укороченная мопсообразная морда) при ускоренном половом созревании (Трут, 2007). В анализе процессов стихийной промышленной доместикиции *серебристо-черных* лисиц Н.Н. Шумиловой зафиксировано, что в фермерских популяциях этих пушных зверей постоянно возрастает доля половозрелых особей с «нежной» конституцией, сохраняющих

экстерьер, свойственный молодым неполовозрелым лисятам 2–4-месячного возраста (Шумилина, 2007). В исследованиях О.И. Федоровой показано, что в ходе промышленной доместикации американских норок (она составляет уже 75 генераций) четко регистрируется неотенический эффект в виде задержки развития: у норчат в фермерских популяциях в сравнении

а



б



Рис. 3. В ходе доместикации американской норки регистрируется появление окрасочных новшеств доминантной и полудоминантной природы, не встречавшихся в прежней эволюционной истории этого вида.

а – норка дикого типа; б – норка, несущая полудоминантную мутацию окраски меха.

с дикими сородичами половой диморфизм по живой массе тела обнаруживается на 40 дней позже – лишь в 50-дневном возрасте (Федорова, 2009, принята в редакцию).

Еще в 1933 г. Н.К. Кольцов в своей статье «Проблемы прогрессивной эволюции» показал широкую распространенность явлений неотении в животном царстве, а спустя 10 лет специалист по эволюционной морфологии и филогении высших растений А.Л. Тахтаджян вскрыл роль неотении в происхождении высших растений, в том числе и цветковых (Кольцов, 1933; Тахтаджян, 1943). Неотения как механизм доместикации выявлена у таких важнейших для человечества хлебных злаков, как пшеница, одомашненные формы которой характеризуются наследственно закрепленной незавершенностью онтогенеза, его остановкой на одной из поздних фаз развития. Так, у одомашненных голозерных видов пшеницы образование отдельного слоя в сочленениях колосового стержня прекращается в самом начале, и колос при последующем созревании оказывается настолько прочным, что обеспечивается его неосыпаемость. А слабая суберинизация клеточных оболочек дерматогена колосковых чешуй обеспечивает легкий вымолот зерновок (Goncharov *et al.*, 2008; Богуславский, 2008; Гончаров, Кондратенко, 2008).

Гетерохронные неотенические эффекты особенно выражены у самого доместичированного вида – *Homo sapiens*. В 1926 г. Л. Больк впервые указал на неотению как механизм ускоренного перехода от обезьяноподобного предка к человеку – человек по ряду признаков сходен не со взрослыми человекообразными обезьянами, а с их детенышами (Bolk, 1926). В пользу его гипотезы говорило наличие у человека признаков, характерных для детенышей шимпанзе (слабо выступающая вперед морда, тонкие кости черепа, отсутствие надглазничных валиков, небольшие челюсти, слабо развитый волосяной покров и т. д.). По его мнению, неотения была морфогенетическим механизмом, сделавшим возможным быстрое становление прямохождения, крупного мозга, подвижной руки и т. д. Тем же закономерностям, что и онтогенез тела, подчиняется и онтогенез человеческого поведения. Может быть, это дало основание мастеру интеллектуальной прозы Томасу

Манну утверждать: «Было время, когда один великан Шиллер мог сказать: человек лишь тогда человек, когда он играет» (Манн, 1975). А знаменитый этолог Конрад Лоренц скажет конкретно: «Детские качества принадлежат, без сомнения, к предпосылкам возникновения человека» (Лоренц, 1998).

6. У одомашниваемых зверей появился так называемый «доместикационный синдром» – чрезмерное увеличение у них некоторых полезных человеку признаков (Hammer, 1984). Несмотря на относительно короткие по эволюционным меркам временные сроки, разводимые в неволе пушные звери значительно отличаются по структуре опушения, окраске меха, размеру тела и морфологически от своих диких прародителей (рис. 2). Большинство свойств одомашниваемых пушных зверей, так ценимых человеком, в естественных условиях для них бесполезны, более того, они даже вредны. Но первоначальная бесполезность в новой антропогенной среде становится полезностью.

В литературе, особенно зарубежной, признаки или их выраженность, по которым одомашненные виды отличаются от диких, называют «признаками, обусловленными доместикацией» (domestication related traits) (Ross-Ibarra, 2005).

7. Пушные звери в условиях клеточного разведения становятся объектами сельскохозяйственного производства и распространяются человеком далеко за пределы своего прежнего географического ареала обитания. Среди одомашниваемых пушных зверей клеточного разведения (их доместикация насчитывает около ста лет) американская норка (*Mustela vison* Schreber, 1777) в короткие исторические сроки с территории Северной Америки распространилась не только по странам северного полушария: США, Канада, Европа, Россия, Монголия, Китай, Япония, но проникла и в умеренную зону южного полушария: Аргентина, ЮАР (Mink Production, 1984. P. 11–12). Она заняла в Евразии пространство от Ирландии до Камчатки, от Мурманского Заполярья до Узбекистана и Китая. Подобную распространенность при доместикации получили и сорта культурных растений. Так, голозерный гексаплоидный вид мягкая пшеница ($2n = 42$) заполнил все континенты, кроме Антарктиды. Он возделывается на всем пространстве от Северного полярного

круга (в Скандинавии) до Огненной Земли и поднялся в Гималаях до высоты 4 тыс. м над уровнем моря, являясь одной из основных продовольственных культур для трети населения планеты. Только тропическая зона разрывает на две части сплошной ареал пшениц, приуроченный к умеренным климатическим поясам обоих полушарий (Культурная флора ..., 1979).

Дарвинизм и ламаркизм в социальной и сельскохозяйственной истории

Противостояние дарвинизма и ламаркизма в социальной и сельскохозяйственной истории нашей страны носило, как в никакой другой стране, крайне драматический характер, переплетаясь с общественно-политическими потрясениями. В результате первой мировой войны в России произошел февральский «взрыв», волна от которого понесла страну в направлении Октября. В течение года путем смены составов Временного правительства были апробированы разные варианты буржуазно-демократического пути развития. Неудачными оказались действия генерала Корнилова, пытавшегося захватить власть и установить военную диктатуру. «Оседлать» февральский импульс удалось большевикам, в результате чего на половине всего Евразийского континента – от Балтийского моря до Тихого океана, от Полярного круга до Маньчжурии и Монголии – запыхала гражданская война. Она нанесла непоправимый удар по сложившимся в России замечательным научным школам, нравственный облик и потенциал которых формировали яркие выдающиеся личности российской интеллигенции: И.М. Сеченов, С.П. Боткин, И.И. Мечников, А.П. Богданов, П.Л. Чебышев, Д.И. Менделеев, Н.Е. Введенский, Н.А. Умов, В.В. Докучаев, П.Н. Лебедев, М.А. Менсбир, В.М. Бехтерев; чуть позже – В.И. Вернадский, Н.К. Кольцов, С.С. Четвериков, Ю.А. Филипченко, Д.Н. Прянишников, А.Ф. Иоффе, В.Н. Сукачев, П.П. Лазарев, Н.И. Вавилов; еще позднее – М.М. Завадовский, С.Н. Скадовский, А.Н. Формозов, Э.С. Бауэр, Д.А. Сабинин.

После разгромной августовской сессии ВАСХНИЛ, когда генетику заменила «агробиология», а теорию эволюции и селекции – «творческий дарвинизм», начисто отрицавший внутривидовой отбор, вышло издание «Проис-

хождения видов...» Ч. Дарвина с комментариями, сочиненными «творческими дарвинистами» (хотя творчество было самое несуразное), и бедного Дарвина в этих комментариях отчитывали за его «ошибки и заблуждения», как нашкодившего школяра (Бородин, 1987). В итоге отечественная селекция заплатила очень дорогую цену, приняв в тот период на вооружение примитивнейший ламаркизм лысенковского «творческого дарвинизма» (Беляев и др., 1985).

То время часто вспоминал Д.К. Беляев. Организатором беспрецедентного разгрома сельскохозяйственной и биологической науки он считал не Лысенко – тот был инструментом, а Сталина (Беляев, 1965; Аргутинская, 2002). И тому есть документальные свидетельства. Через несколько лет после августовской сессии в связи со смертью Сталина Лысенко в газете «Правда» № 67 от 8 марта 1953 г. в статье «Корифей науки» писал, что Сталин непосредственно редактировал проект доклада «О положении в биологической науке», подробно объяснил ему свои исправления, дал указания, как излагать отдельные места (Лысенко, 1953).

Научный сотрудник Института российской истории РАН В.Д. Есаков нашел архивные документы, подтверждающие это: «... удалось найти текст с конкретными замечаниями главы государства. Сталин вообще снял последний раздел доклада, называвшийся “Основы буржуазной биологии ложны”. А в другой части остановил свой взгляд на высказывании Лысенко о том, что “Любая наука классовая”. Сталин подчеркнул эту фразу и написал на полях: “Ха-ха. А математика? А дарвинизм?” Вместо слов *буржуазное мировоззрение* написал: *идеалистическое мировоззрение*. В третьем разделе, где говорилось об ошибках западных воззрений, он пометил: “А недостатки дарвиновской теории?”» (Репин, 2003. С. 11).

Объяснение происходящему Д.К. Беляев видел не только в бесконечных обещаниях Лысенко выправить в неправдоподобно короткие сроки состояние сельского хозяйства. Была другая, более веская причина – Сталин был «ламаркистом» (Аргутинская, 2002) – сторонником воззрений французского естествоиспытателя Ж.Б. Ламарка (1744–1829) – создателя первой целостной эволюционной теории, которую тот изложил в своей знаменитой книге «Философия

зоологии», опубликованной в 1809 г. (Lamarck, 1809). Ламарк одним из первых среди ученых нового времени начал бескомпромиссную борьбу с креационизмом. Если у систематика Линнея система природы неподвижна (как бы «заморожена»), то у деиста Ламарка система природы – это живая цепь органических существ, расположенных в порядке поступательного развития, – подвижная лестница, стремящаяся к совершенству. Но Ламарк при жизни не пытался экспериментально продемонстрировать, как один сорт, порода или вид постепенно превращается в другой на основании наследования приобретенных признаков, поэтому его эволюционную теорию предали забвению. Теория Ламарка (ламаркизм) не получила особого признания при его жизни. В своих письмах к члену линнеевского общества ботанику Дж. Гукеру Дарвин на этот счет высказывался так: «Да хранит меня небо от глупого Ламарковского “стремления к прогрессу”, “приспособления вследствие медленного хотения животных”» (См. книгу «Жизнь и письма Ч. Дарвина, изданные его старшим сыном Фрэнсисом» (Darwin, 1888)). Судьба Ламарка была трагична. Ослепший и прозябавший в нищете, он умер в декабре 1829 г. и был похоронен в могиле без надгробия. Его дочь составила горькую эпитафию: «Потомки будут тебя помнить» (Дженкинс, 2001. С. 103–106).

Воззрения Ламарка подвергал критике активный сторонник дарвинизма профессор зоологии Фрейбургского университета (Германия) А. Вейсман (August Friedrich Weismann, 1834–1914). В своей работе «О наследственности» (1883) он осуществил экспериментальную проверку и сделал вывод о ложности постулата Ламарка о наследовании приобретенных признаков (Weismann, 1883). В книге «Этюды по эволюционной теории» (1875–1876) А. Вейсман ставит вопрос: достаточно ли таких материальных факторов, как изменчивость, наследственность, отбор и корреляция для объяснения развития того или иного признака. Он обсуждает эту проблему на примере формирования рисунка и окраски тела и приходит к заключению, что их формирование никогда не является следствием наследуемости приобретенных признаков или результатом проявления некоей филетической жизненной силы, их возникновение и развитие основывается только на известных факторах

наследственной изменчивости, отбора и корреляций (Weismann, 1876; Вейсман, 1918).

После выступления Вейсмана возникло самостоятельное направление в эволюционной теории, получившее название *неодарвинизм* (вейсманизм). Как заметил Э. Майр, опровержение ошибочных гипотез дает толчок к новым плодотворным идеям (Майр, 1968). В этом смысле неодарвинисты расчистили дорогу для проникновения в эволюционную теорию данных экспериментальной генетики. И все же несмотря на то, что А. Вейсман смог экспериментально показать, что приобретенные признаки не передаются от родителей потомкам, а от каждого из ныне живущих существ на самое дно докембрия пролегал бесконечная и *бессмертная зародышевая плазма*, его теория не объясняла происхождения необходимой как для эволюции, так и для селекции изменчивости и механизмов, поддерживающих ее в популяции.

В 1958 г. вышел знаменательный третий номер «Ботанического журнала» со статьей Н.В. Тимофеева-Ресовского, где впервые в нашей стране была опубликована синтетическая теория эволюции (СТЭ). Одной этой работой он ознакомил все последующие поколения наших биологов с современной в ту пору эволюционной наукой. Э. Майр в 1993 г. вспоминал: «В своей недавней книге “К новой философии биологии” (Maug, 1988) я отмечаю, что в Европе Тимофеев сыграл столь же важную роль, как и Добржанский в Соединенных Штатах. В результате эволюционный синтез в Германии и других европейских странах развивался более или менее независимо от его развития в англоязычных странах, и в этом была заслуга Тимофеева» (Майр, 1993).

СТЭ представляет собой вторичную революцию внутри главной революции, произведенной Дарвином, и у нее нет своего эпонимического героя (эпоним – личность, связавшая воедино туманные и разрозненные мысли в единое целое), а есть труд ученых, соединивших данные и интерпретацию из многих областей знания. В опубликованных работах число соавторов этой теории колеблется от 5–6 человек до нескольких десятков. И всегда среди них называют имя профессора геологии Аризонского университета, выдающегося американского палеонтолога и эволюциониста, создателя учения о темпах и

формах эволюционного процесса Дж. Симпсона (Колчинский, Любомиров, 1989).

Дж. Симпсон и его коллеги по созданию СТЭ, Ф.Г. Добржанский и Э. Майр, в середине прошлого столетия постулировали философский тезис о том, что в биологии ничего не имеет смысла вне освещения с эволюционной точки зрения (Nothing in biology makes sense except in the light of evolution) (Dobzhansky, 1973. P. 125; Green, Depew, 2004. P. 286).

Само выражение *синтетическая теория эволюции* берет начало от замечательной книги выдающегося английского биолога Дж.С. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» («Evolution: The Modern Synthesis»), впервые опубликованной в Англии в 1942 г. (Huxley, 1942). Книга писалась в самый разгар второй мировой войны, когда Англия была под постоянными воздушными налетами, она выдержала много изданий, и ее просто необходимо читать биологу любой специальности. Книга включает 10 глав, из них 2 посвящены эволюционной генетике, а 3 – проблемам видообразования. Особо важны 3 последние главы: Адаптация и отбор, Эволюционные тренды и Эволюционный прогресс. Хаксли сумел объединить результаты исследований в области популяционной биологии, генетики, систематики, эмбриологии с дарвиновской теорией естественного отбора и концепцией генетического дрейфа (Галл, 2001).

В 1944 г. на книгу Хаксли в журнале «Успехи биологических наук» была опубликована рецензия нашего выдающегося специалиста в области экологии, эволюционной теории и цитологии Г.Ф. Гаузе (1910–1986). В рецензии отмечалось, что Хаксли осуществил небывалый по размерам эволюционный синтез, охватив практически всю проблематику эволюционной теории. Рецензент указывал, что книга предназначена для самого широкого круга читателей и ее необходимо перевести на русский язык. Русский перевод книги Дж. Хаксли готовился к печати по инициативе заведующего лабораторией экологии Московского государственного университета В.В. Алпатов. Для перевода книги была организована группа биологов. Рукопись перевода уже поступила в издательство, но все изменила разрушительная августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. Процесс издания остановился, а сама рукопись исчезла. В конце 1980-х гг.

специалист по систематике, эволюционной морфологии и филогении высших растений А.Л. Тахтаджян мечтал издать книгу Хаксли в серии «Классики науки», но поиски исчезнувшей рукописи перевода не дали результата. В СССР после 1948 г. большинство трудов Хаксли по философии гуманизма, евгенике и критике лысенкоизма находились в спецхранах или просто не комплектовались научными библиотеками (Галл, 2001).

В 1963 г. в журнале «Нева» № 3 со статьей «Перспективы советской генетики» с уничтожающей критикой взглядов Лысенко выступили Ж.А. Медведев и выдающийся генетик-эволюционист В.С. Кирпичников (Медведев, Кирпичников, 1963; Голубовский, 2008).

Все это привело к тому, что в течение почти 40 лет «Происхождение видов ...» в нашей стране не переиздавали. Лишь только в 1987 г. издательство «Просвещение» выпустило «Происхождение видов ...» в качестве учебного пособия для школьных учителей (Дарвин, 1987). А издательство «Наука» возобновило издание главной книги Дарвина только в 1991 г. (Дарвин, 1991). В 2003 г. в том же издательстве «Наука» вышло собрание сочинений революционер-демократа Д.И. Писарева, где в 6 томе в главе «Прогресс в мире животных и растений» на 170 страницах приводится обширное рассуждение автора о роли доместикации животных и растений в формировании дарвиновского учения (Писарев, 2003. С. 7–175). И все. На сегодня – больше ничего!

Как заметил еще в 1987 г. профессор П.М. Бородин: «В итоге выросли два поколения, которые в массе своей Дарвина не читали, а знали его в пересказах. Это тот сорт полужнания, который даже хуже полного невежества. Сложилась странная ситуация: мало кто знает, что, собственно, сделал Дарвин, но большинство убеждено, что он, если и не был неправ изначально, то теперь уж точно устарел. Спросите у своих знакомых, чем знаменит Дарвин. В лучшем случае вам скажут, что Дарвин доказал происхождение человека от обезьяны (в действительности на этом настаивал Ламарк – О. Трапезов)» (Бородин, 1987. С. 123). Мнение в неправоте или устарелости Дарвина нет-нет, да и подается в средствах массовой информации, дело доходит до подражания «обезьяньим

процессам» в США. Так, в Санкт-Петербурге в 2006 г. по наущению родителя-политика 15-летняя школьница-двоечница Маша Шрайбер подала судебный иск на преподавание дарвинизма в школьном курсе биологии (вскоре она вообще бросила учебу в школе). А ведь следует заметить, что курс дарвинизма параллельно с богословием читался в старших классах гимназий еще в дореволюционной России (Тимофеев-Ресовский, 1993. С. 26).

Сходство между искусственным и естественным отбором

Искусственный – термин, применяемый к объекту, изготовленному каким-либо живым организмом согласно «своему желанию», для достижения своей цели. Процесс усовершенствования пород, основанный на этом принципе, получил у английских животноводов название – «selection» (отбор). В русский язык оно уже было заимствовано как: *селекция, селекционер*.

16 декабря 1838 г. в «Четвертой записной книжке» (октябрь 1838 г.–июль 1839 г.) появляется первая запись Дарвина, указывающая на аналогию между естественным и искусственным отбором. Он пишет, что самая замечательная («beautiful») часть в его теории состоит в том, что domesticiрованные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее (Darwin, 1960b. P. 167).

Концепция Дарвина в своей изначальной форме сейчас настолько общепринята, что довольно трудно рассматривать как эволюционный, так и селекционный процессы, не пользуясь таким понятием, как отбор желательных признаков и благоприятных генов. Ну а по мнению особо впечатлительных авторов, после прочтения книги Ч. Дарвина «Происхождение видов ...» и после ознакомления с трудами крупнейших неodarвинистов от А. Вейсмана до Э. Майра создается впечатление, что отбор может все: «будь обстоятельства благоприятны, отбор мог бы в буквальном смысле создать из мухи слона» (Бердников, 1991).

Вслед за Дарвином, который по формальному признаку выделил естественный и искусственный отбор, целый ряд авторов описали другие его формы.

В теории селектогенеза в общей сложности насчитывается более 30 различных форм естественного отбора: индивидуальный, внутри- и межпопуляционный, внутри- и межвидовой, групповой, возрастной, половой, ведущий (преобразующий), стабилизирующий, дизруптивный, внутриценотический, воспроизводительный (дозародышевый), балансированный, гармонический, изолирующий, интегрирующий, канализирующий, направленный, положительный, отрицательный, предбиологический, органический, отбор по выживанию, отбор по размножаемости, поддерживающий, распределяющий, совпадающий, центробежный, центростремительный, молекулярный, тканевый, зачатковый, мобилизующий. Создатели синтетической теории эволюции разработали представления о преобразующих (накапливающий и интегрирующий) и поддерживающих (нормализующий, центростремительный, стабилизирующий) формах естественного отбора и описали такие его ранее неизвестные формы, как дизруптивный, частотно-зависимый, сбалансированный, катастрофический, отбор сородичей. В то же время стало понятно, что отбор имеет дело не с единичными генами или признаками, а с целыми фенотипами. В организме могут быть нейтральные или даже вредные признаки, так как генотип является целостной системой, постоянно интегрируемой естественным отбором.

В современной генетико-селекционной литературе выделяются три основные формы отбора:

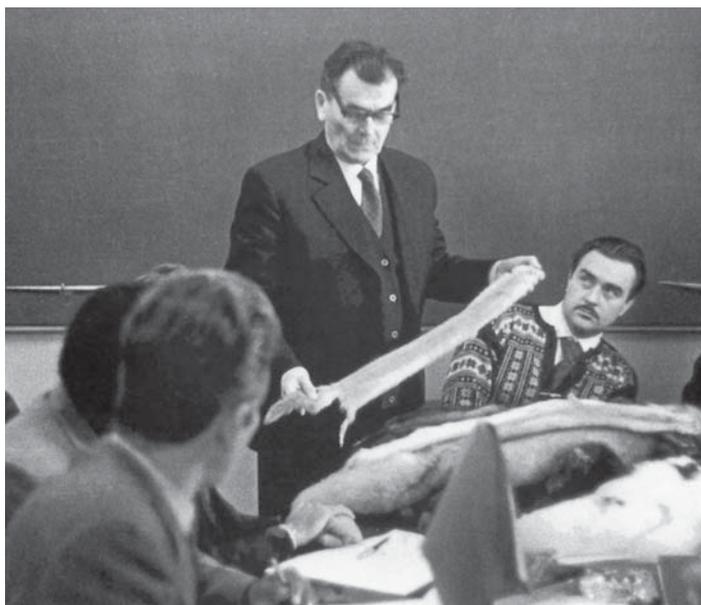
1. *Направленный*, или *движущий*, отбор, способствующий непрерывному изменению признака в определенном направлении. Именно на форме отбора, приводящей к установлению новой нормы, новых приспособлений к окружающей среде, сосредоточился Дарвин в своей книге «Происхождение видов...». Позднее такая форма отбора будет названа движущей. Примером движущего отбора в условиях доместикиции служит отбор на увеличение размеров тела в ходе разведения в клеточных условиях американской норки. Особенно впечатляют результаты норвежской селекции *серебристо-черных* лисиц последних лет XX столетия или песцов-гигантов в Финляндии с четырехкратным увеличением размеров тела (Илюха, 2001; Кузнецов, 2001).

2. В 1944 г. Дж. Симпсон выделил в отборе движущий, центростремительный, центробежный и дизруптивный эффекты. Особенно важными оказались движущий и центростремительный. Первый из них двигал популяцию вперед, второй позволял ей удерживать достигнутый уровень адаптации. Оказалось, что центростремительный отбор был описан под названием *стабилизирующий* нашим крупнейшим теоретиком-эволюционистом И.И. Шмальгаузенем еще в 1937 г. Отбор закреплял, стабилизировал фенотип особей, выбраковывая уклоняющиеся от стандарта, от видового среднего значения экземпляры. Так создается тот комплекс видовых черт, который и позволяет нам отличать один вид от другого. Стабилизирующий отбор охраняет нормальный комплекс признаков и удерживает изменчивость в рамках нужного оптимума – это отбор в пользу нормы и гибель всех отклонений от нее. После знакомства англоязычного научного мира с работами Шмальгаузена все предпочли называть такой отбор стабилизирующим.

В 1946 г. Шмальгаузен публикует уже представление о мобилизационном резерве наследственной изменчивости – под защитой стабилизирующего отбора накапливаются аллели, не снижающие приспособленность, т. е. нейтральные и псевдонейтральные.

Давая характеристику стабилизирующему отбору, Шмальгаузен во втором издании своей книги «Факторы эволюции» (1968) пишет: «Стабилизирующий отбор в его конкретном проявлении не является обособленной формой отбора. Правильнее было бы говорить о движущем и стабилизирующем *эффектах* единого процесса отбора» (Шмальгаузен, 1968. С. 410).

Д.К. Беляев на основании материалов, полученных им в многолетнем эксперименте по доместикиции *серебристо-черных* лисиц, ввел понятие *дестабилизирующего отбора* как антитезы отбора стабилизирующего (Belyaev, 1969, 1979; Беляев, 1979). Им было показано, что отбор в некоторых ситуациях может в кратчайшие сроки вызвать резкое повышение наследственной изменчивости и дестабилизировать сложные системы онтогенеза, сложившиеся в предшествующей эволюции под давлением стабилизирующего отбора. Дестабилизирующий отбор обнаруживает свой формообразовательный эффект в кратчайшие



Пример движущего отбора на увеличение размеров тела у американской норки в условиях domestikации. Слева Д.К. Беляев оценивает размер шкурок норки в 1970 г., справа директор зверосовхоза «Салтыковский» А.В. Сайдинов демонстрирует размер шкурок норки в 2002 г. Видно, что за 30 лет отбора произошло практически удвоение размера тела этого животного.

сроки при domestikации, он создает реальные предпосылки к тому, чтобы вид адаптировался к качественно новым условиям антропогенной среды, и поставляет материал, который на дальнейших этапах используется движущим и стабилизирующим отбором.

3. *Дизруптивный, или раскалывающий*, отбор приводит к закреплению крайних значений признака. Пример из клеточного пушного звероводства: после освоения разведения норвежских песцов в чистоте в 1969 г. научно-техническим советом МСХ по предложению специалистов по частной генетике пушных зверей Г.А. Кузнецова и Е.Д. Ильиной было принято решение разделить популяцию этих зверей на два типа, *серебристые* и *вуалевые*, и прекратить скрещивание между ними (Милованов, 2001б).

Классическим примером дизруптивного отбора может быть также пример формирования из соболей дикого типа в ходе их разведения в неволе двух резко различающихся окрасочных форм. Если селекционеры 1-й Московской зверофермы (впоследствии зверосовхоз «Пушкинский») изначально повели отбор на чисто-черных соболей, то на 2-й Московской звероферме (впоследствии зверосовхоз «Салтыковский») –

на соболей темно-коричневой окраски (Снытко, Кирилушкин, 1983; Каштанов, 2003). Такой разнонаправленный отбор оказался скоррелированным с плодовитостью: у абсолютно черных «пушкинских» соболей воспроизводительная способность не превышает 2 щенков на самку, в то время как у «салтыковских» на сегодня достигает 2,5–2,8 щенка (Сайдинов, 2006а, б, 2008).

Отличие естественного отбора от искусственного

1. Естественный отбор всегда направлен на увеличение приспособленности как отдельной особи, так и всей популяции в целом, в то время как искусственный отбор выводит признак за пределы биологического оптимума. Поэтому для оптимальной жизнедеятельности высокопроизводительных пород животных необходимы соответствующие условия содержания, трудно реализуемые в дикой природе. Приобретая полезные для человека, но при этом далеко не всегда полезные для данного вида свойства, например высокую продуктивность или устойчивость к какому-либо определенному антропогенному фактору, domestikируя-

емые животные обязательно теряют в других аспектах и, будучи предоставленными самим себе, никогда не выдерживают конкуренции со своими дикими сородичами. Часто полученные искусственно признаки неустойчивы и со временем в последующих поколениях могут исчезать (вырождение пород и сортов).

2. Другое различие между искусственным и естественным отбором заключается в том, что естественный отбор не предопределен, не направлен заранее к какой-то цели, как искусственный. Последний действует хотя и слепо, но зато во всех направлениях, отбирая особей общеприспособительного характера. Это позволяет им оптимально выдерживать селекционное давление среды по нескольким параметрам сразу, что важно для выживания и саморазвития того или иного вида в изменяющихся естественных условиях.

3. И наконец, скорость работы селекционера сравнительно высока, но у естественного отбора есть то, о чем селекционер не может даже и мечтать, – практически неограниченное время действия и неисчислимые количества особей.

Изучая выпущенные в виде брошюр сельскохозяйственные и доместикационные материалы знаменитых английских селекционеров, Ч. Дарвин по этому поводу писал: «Юатт говорит о принципе отбора как о средстве, позволяющем животноводу не только модифицировать черты своего стада, но и совершенно изменить его. Это волшебный жезл, при помощи которого он вызывает к жизни любые желательные формы. Лорд Сомервилл, упоминая о том, чего животноводы достигли по отношению к овце, говорит: “Кажется, будто они начертили на стене форму, совершенную во всех отношениях, и затем придали ей жизнь”» (Дарвин, 1991. С. 41). В середине 1838 г. он ссылается на труды английского животновода Дж. Себрайта. Сэр Дж. Себрайт, один из самых искусных заводчиков, говорил относительно голубей, что ему потребовалось бы 6 лет, чтобы получить желаемую форму головы или клюва (Darwin, 1975. P. 110). К. Пирсон (1857–1936), основатель усовершенствованных методов измерения изменчивости в селекционной науке, также показал, что через 6 поколений любое отклонение от средней в популяции можно зафиксировать с помощью отбора (Pearson, 1896, 1902).

Интересно отметить, что независимо на такие же сроки получения желаемого селекционного эффекта указывает и практика клеточного пушного звероводства. Так в 2001 г. специалист по истории российского звероводства Л.В. Милованов напишет: «Госинспектор В.Ф. Синельников (1953 г.) свидетельствовал, что в 1947–1950 гг. шкурки от декабрьского забоя *серебристого кольского песца* «были войлокообразные, со сбитым, тертым волосом ржаво-коричневого цвета. У всех дерма черного цвета, что свидетельствует о неполнозрелости». Однако благодаря селекции стадо изменилось, и через 5–7 лет этот же специалист отмечал, что цвет опушения в массе стал темно-голубым с нормальным расположением серебристых волос» (Милованов, 2001б).

По Дарвину, селекционный процесс основан на отборе особей с едва заметными отклонениями фенотипа. «Если бы отбор, – говорил Дарвин, – состоял только в выделении и дальнейшем разведении резко отличающихся в нужную сторону особей, то такое простое начало не заслуживало бы внимания. Главное значение отбора заключается в результатах, достигаемых через накопление в одном направлении и в течение нескольких поколений отклонений, неприметных для неопытного глаза, – отклонений, которые я, например, тщетно пытался уловить. Из тысячи человек не найдется и одного, достаточно одаренного верным глазом и суждением, чтобы сделаться замечательным заводчиком (этим качеством обладала старейшина отечественного звероводства Е.Д. Ильина, о ее способности, по воспоминаниям Т.М. Чекаловой, «видеть зверя» ходили легенды). Если человек одарен этими качествами, изучает свой предмет в течение многих лет, терпеливо посвящает ему свою жизнь – он будет иметь успех, произведет значительные усовершенствования, но если хоть одно из этих требований не выполнено, он, наверное, потерпит неудачу. Не всякому дано представить, сколько природных способностей и сколько лет практики необходимо для того, чтобы овладеть искусством создания пород.

К примеру, в Саксонии начало отбора в применении к мериносам признается настолько важным, что там можно встретить людей, занимающихся им как исключительным ремеслом. Овец кладут на стол и изучают, как знатоки изучают картины. Это повторяется три раза

через месяц, и каждый раз овец отмечают и сортируют для того, чтобы окончательно выбор пал на самых лучших представителей, которых и используют на племя.

Когда порода достаточно установилась, тогда поступают обратным образом, т. е. удаляют животных, не соответствующих требуемому стандарту, потому что оставлять на размножение несовершенные формы означало бы терпеть прямой убыток, а расчетливый хозяин такого никогда не допустит.

Поскольку нужные хозяйственно полезные уклонения возникают довольно редко, то скорость самого процесса отбора будет напрямую зависеть от количества особей, вовлекаемых в селекционный процесс. Так, замечено, что у профессиональных садоводов, разводящих растения в больших количествах, разнообразности возникают гораздо чаще, чем у садоводов-любителей. То же самое замечено в отношении крупных и мелких стад животных (Дарвин, 1991. С. 42).

Как бы в продолжение к выше описанному таким же по тщательности похожим образом проводился отбор и подбор соболей в Пушкинском зверосовхозе при создании породы черного соболя: 1) летняя бонитировка растущего молодняка в клетках с выделением лучших по развитию особей; 2) оценка хода линьки и сроков формирования зимнего волоса с одновременным выделением лучших особей по окраске и качеству опушения; 3) бонитировка молодняка после завершения «созревания» меха – каждого зверя берут в руки; 4) отобранных на племя зверей (в большем количестве, чем это требуется на формирование основного стада) высаживают в наиболее светлые клетки, отдельно самцов и самок, и вновь просматривают, сравнивая особей, сидящих рядом, и отбраковывают худших; 5) отобранных лучших животных, особенно самцов, сравнивают еще раз, посадив их в небольшие переносные клетки, поставив клетки рядом для дальнейшего, более детального сравнения животных; 6) максимальный балл за окраску выдается только тем зверям, у которых совершенно ровная черная окраска всего туловища, включая голову и уши, без горлового пятна; 7) бонитировке подлежит весь молодняк, в том числе и заведомо предназначенный к забою на шкурку, так как это дает

возможность не только оценить качество родителей по потомству, но и проверить, насколько оправдана выбранная стратегия подбора пар; 8) повторная бонитировка зверей на втором году жизни с выбраковкой животных, дающих ухудшение окраски; 9) для закрепления нужных признаков у отобранного поголовья проводился дальнейший подбор пар с учетом известных свойств линий и семейств. При подборе пар обязательно учитывалось качество потомства этих зверей в прошлые годы (Портнова, 1941, 1966; Куличков, Портнова, 1967).

И все же до 1969 г. ни одной породы или типа пушных зверей не было признано, так как по существовавшей в то время инструкции селекционные достижения оформлялись только среди домашних животных, а к пушным зверям клеточного разведения их не относили (Кузнецов, 2007). Для этого потребовалось в декабре 1968 г. провести специальную конференцию, приуроченную к 100-летию выхода в свет второй главной книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания». Это произведение Дарвина имеет большое значение для селекционеров, особенно полезным оно является для звероводов, поскольку именно в этой книге подробно с рисунками, таблицами, ссылками на литературу Дарвин разбирает тему первой главы «Происхождение видов...»: «Вариации при доместикации». На основании материалов, рассмотренных на конференции, ученые, научно обосновав значительные доместикационные преобразования у пушных зверей в ходе их разведения в неволе, в 1968 г. впервые в России отнесли их к категории сельскохозяйственных животных (Афанасьев, 1968).

После состоявшейся конференции в наступившем 1969 г. были утверждены первые породы пушных зверей клеточного разведения. И самой первой была утверждена порода *пушкинский черный соболь* (авторы: А.Т. Портнова, Б.А. Куличков, В.А. Мизгирева, Ю.М. Докукин, И.С. Демина, А.М. Амплеева, А.А. Бычкова, И.Ф. Кудин, Е.А. Кузнецова, А.М. Макарова, И.В. Митрофанова, А.Я. Чепцова).

Нужно помнить, что путь к созданию этой породы был очень непростым, а порой и вовсе драматическим. В 1937–1938 гг. после гибели молодняка зверей в Пушкинском зверосовхозе



Конференция по проблемам одомашнивания пушных зверей клеточного разведения, посвященная 100-летию выхода в свет книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1868).

Справа налево: доклад делает В.А. Афанасьев – начальник Главного управления звероводством МСХ СССР; Д.К. Беляев – директор Института цитологии и генетики СО АН СССР, председатель ВОГиС и Научного совета по проблемам генетики и селекции; В.Н. Помытко – начальник Управления науки по животноводству при МСХ СССР; Е.Д. Ильина – заведующая кафедрой звероводства Московской ветеринарной академии им. акад. К.И. Скрябина; А.Т. Ерин – гл. редактор журнала «Кролиководство и звероводство».

8 августа 1938 г. органами НКВД был арестован сотрудник Центральной научно-исследовательской лаборатории П.Т. Клецкин (1904–2001), который занимался вопросами кормления зверей. 3 ноября 1938 г. он был осужден Верховным судом СССР по ст. 58 (измена Родине) УК РСФСР на 12 лет лишения свободы с последующей ссылкой в Восточную Сибирь без права выезда. Часть из них Петр Тихонович провел в тюрьмах (в Москве, в Белгороде, Иркутске), с 1941 по 1950 гг. строил железную дорогу от Дудинки до Норильска, а затем был сослан на Ангару в Богучанский леспромхоз, где в мае 1956 г. получил известие о прекращении в отношении него уголовного дела за отсутствием состава преступления. Через 18 лет, в августе 1956 г., он возвращается к прерванной научной работе (Балакирев, Молчанова, 2004).

Непростые испытания выпали на долю и других специалистов зверосовхоза. Одна из них, большой друг семьи Д.К. Беляева, – Н.Т. Портнова – прекрасный знающий специалист, типичная комсомолка 1930-х гг. В 1938 г. вместе с другими был арестован ее муж И.Ф. Кудин. Нине Трофимовне предложили отказаться от

мужа или выложить комсомольский билет, – она предпочла последнее (Аргутинская, 2002. С. 26). В стенограмме закрытого заседания ученого совета Института цитологии и генетики от 04.04.1968 г. записано выступление директора, чл.-корр. Д.К. Беляева: «В свое время я с группой товарищей протестовал против ареста, суда и осуждения на 5 лет Н.Т. Портновой. Мы все ее знали. Она была зоотехником. Дело было пересмотрено, ей дали вместо 5 лет 15 и судили уже по политическому делу. Времена были не такие, как сейчас. Товарищ Сталин был жив. Я виделся с ней в тюрьмах. Мы продолжали хлопотать, и через 3 года она была освобождена. Сейчас она работает по соболю».

Кроме породы соболей, в 1969 г. в зверосовхозе «Пушкинский» был утвержден также внутривидовый тип *стандартных темно-коричневых* норок (авторы: Б.А. Куличков, М.М. Полунина, А.Т. Портнова).

В 1969 г. в Салтыковском зверосовхозе была утверждена порода *серебристый* песец. Его создавали специалисты: Н.А. Асмус, К.А. Вахрамеев, Ф.М. Ивонин, С.С. Коршунов. В сравнении со зверями из природных популяций



П.Т. Клецкин в Институте цитологии и генетики. 1974 г. Фото В.А. Прасолова.

созданные в этом хозяйстве песцы обладали несравненно лучшим качеством опушения, имели более светлую окраску с равномерной серебристостью (Каштанов, Кирилушкин, 1999). Следует помнить, что в середине 1970-х гг. это замечательное поголовье почти вытеснил *вуалевый* песец (поступивший по импорту из Норвегии), и лишь благодаря дальновидности специалистов зверосовхоза С.П. Карелина и И.Ф. Кирилушкина оно было восстановлено (Милованов, 1997, 2001а, б).

В том же 1969 г. была утверждена породная группа *белых азербайджанских* нутрий (авторы М.Н. Мусаев, Г.А. Кузнецов).

В 1972 г. в книге «Проблемы доместикации животных и растений», в отдельной главе: «Изменение пушных зверей при разведении в клетках», представленной главным руководителем звероводческой отрасли страны В.А. Афанасьевым, публикуются первые материалы по доместикационным преобразованиям пушных зверей в ходе их исторического одомашнивания в условиях промышленных звероферм (Афанасьев, 1972).

В 1976 г. были утверждены еще два заводских типа пушных зверей: *пушкинский тип серебристо-черных* лисиц и *кольский тип серебристых* песцов. Причем *кольский тип* песцов оказался самым длинноволосым и темноокрашенным в породе серебристых песцов, он даже получил у зарубежных звероводов специальное название *тундра*. Большой вклад в создание и совершенствование этого типа песцов внесли селекционеры: Б.Л. Воробьев, Л.И. Волкова, В.М. Лапенков,

С.В. и И.С. Сахаровы, И.И. Гринкевич, Н.В. Молодникова (Милованов, 2001а, б).

И все же наибольшее количество утвержденных селекционных достижений в звероводстве пришлось на период с 1981 по 1989 гг. – 12 типов (Кузнецов, 2007). В особенности впечатляет утверждение в 1985 г. заводского типа *голубого вуалевого* песца, созданного специалистами «Пушкинского» зверосовхоза. Звери резко отличались от исходных особей крупным размером, крепким телосложением, густым шелковистым, уравненным по всему туловищу опушением голубого тона, с равномерно распределенной вуалью графитного цвета. Этих животных создавал целый авторский коллектив: зоотехники Б.А. Куличков, А.Г. Карченков, Н.Т. Портнова, Т.М. Мизгирева, П.С. Лапин, Л.Н. Черкашина, А.И. Ефимочкин и ветеринарный врач З.П. Орлова.

В апреле 1998 г. Государственная комиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений утвердила внутривидный *салтыковский тип* соболей (авторы: К.А. Вахрамеев, Н.К. Данилова, Г.П. Дмитриева, С.П. Карелин, И.Ф. Кирилушкин, А.И. Коваленко, А.В. Митина, А.В. Сайдинов, С.Ф. Яковлев) (Сайдинов, 2008).

К 2005 г. в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, уже были включены 24 породы и типа норок, 11 – лисиц, 6 – песцов, 2 – соболей, 10 – нутрий, 1 – хорьков и одомашненная форма енотовидных собак, т. е. всего 54 породы и типа (Колдаева и др., 2003; Колдаева 2004, 2005; Кузнецов, 2005).



1974 г. Н.Т. Портнова в Институте цитологии и генетики. Рядом гл. редактор журнала «Кролиководство и звероводство» А.Т. Ерин. Фото В.А. Прасолова.

7 декабря 2007 г. на заседании Государственной комиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений в животноводстве МСХ к этому списку добавляется еще одна порода соболей под названием *Салтыковская-1* (авторы: С.П. Карелин, С.Н. Каштанов, И.Ф. Кирилушкин, К.И. Кирилушкин, А.И. Коваленко, Н.Н. Понтяева, А.В. Сайдинов, Л.А. Сулимова) (Сайдинов, 2008).

Рассуждая об отборе, Ч. Дарвин в 1-й главе «Происхождения видов ...» пишет: «... когда мы сравниваем ломовую лошадь со скаковой, драмодера с двугорбым верблюдом, различные породы овец, приспособленные либо к культурным полям, либо к горным пастбищам, с шерстью, пригодной у одной породы для одного, у другой – для другого назначения; когда мы сравниваем многочисленные породы собак, полезные для человека в самых разнообразных направлениях, когда мы сравниваем бойцового петуха, столь упорного в битве, с другими совершенно миролюбивыми породами, с «вечно-несущимися» курами, которые не хотят быть наседками, и с бентамками, такими маленькими и изящными; когда мы сравниваем друг с другом легионы сортов полевых, огородных, плодовых и декоративных растений, в этом надо видеть больше чем простую изменчивость. Мы не можем допустить, чтобы все породы возникли внезапно столь совершенными и полезными, какими мы видим их теперь; действительно, во многих случаях мы знаем, что не такова была их история. Ключ к объяснению этого – способность человека к кумулирующему отбору: природа доставляет последовательные вариации, человек присоединяет их в полезных ему направлениях. В этом смысле можно сказать, что он сам создал полезные для него породы. Могущество этого принципа отбора не гипотетично. Не подлежит сомнению, что многие из наших выдающихся животноводов даже в течение одной человеческой жизни в значительной мере модифицировали свои породы рогатого скота и овец» (Дарвин, 1991. С. 40–41).

Далее он продолжает: «Совершенно неверно, будто принцип отбора – новейшее открытие. В грубый и варварский период английской истории часто ввозились из других стран отборные животные, а также издавались законы, запрещающие их вывоз; предписывалось истребление

лошадей ниже известного роста, а это вполне сравнимо с выпалыванием уклоняющихся растений владельцами питомников. Я обнаружил, что принцип отбора отчетливо выражен в одной древней китайской энциклопедии. Правила отбора четко сформулированы несколькими классическими римскими авторами. Из некоторых мест в книге Бытия можно заключить, что даже в ту раннюю эпоху обращалось внимание на масть одомашненных животных. Современные отсталые племена для усовершенствования породы прибегают к скрещиванию своих собак с дикими видами Canidae и раньше так делали, как видно из некоторых мест у Плиния. Туземцы Южной Африки подбирают свой рабочий скот под масть, так же поступают эскимосы со своими упряжками собак. Ливингстон свидетельствует, что негры Центральной Африки, не знавшие европейцев, высоко ценят хорошие домашние породы. И было бы странно, если бы они не уделяли внимания пороодообразованию: ведь наследование хороших и дурных качеств столь очевидно.

В настоящее время выдающиеся животноводы пытаются путем методического отбора, преследующего определенную цель, произвести новую породу, превосходящую в стране все прочие. Подобный процесс, продолжаясь в течение столетий, может улучшить или модифицировать любую породу точно так же, как знаменитые заводчики Bakewell, Collins и другие, методически применяя тот же самый процесс, значительно модифицировали внешний вид и качество своего рогатого скота (Дарвин, 1991. С. 43–44).

Все это хорошо иллюстрирует заповедь, высказанную в посмертной статье старейшины российских звероводов, заведующего кафедрой звероводства Московской ветеринарной академии Е.Д. Ильиной: «Плоды племенной работы созревают не в один год, поэтому селекционерам надо терпеливо идти к намеченной цели» (Ильина, 1988).

Даже когда в селекции стали использоваться генетико-математический аппарат и информатика с обработкой данных на основе пакета программ STATISTICA, с этим полностью соглашается селекционер-практик, один из авторов компьютерной селекционной программы по звероводству В.Б. Кудрявцев: «Использование компьютерных программ в селекционно-пле-

менной работе – сложный и кропотливый труд. Отдача от них проявится не сразу. Только через три–четыре года становятся заметны первые качественные селекционные изменения популяции животных» (Кудрявцев, 2000).

Влияние на отбор вероятности и случайности

Для Ч. Дарвина поразительные результаты сельскохозяйственной практики в выведении пород животных и сортов растений явно свидетельствовали о том, что без всяких упражнений по Ламарку и без унаследования благоприобретенных признаков у отбираемых особей происходят колоссальные однонаправленные сдвиги. Но источник наследственной изменчивости оставался для него непонятным, ведь селекционер, занимаясь отбором, не создает специальных условий для ее появления – она возникает сама. Причем возникновение наследственной изменчивости носило, по его наблюдениям, настолько непредсказуемый, ненаправленный и чисто случайный характер, что Дарвин впервые вводит в биологию понятие *случайность*. На этот счет один из главных архитекторов синтетической теории эволюции Э. Майр в своем рассуждении об отборе скажет: «Случайность создает беспорядок, отбор создает упорядоченность. Случайность не направлена, отбор направлен (включая стабилизирующий отбор). Случайность часто разрушительна, отбор часто созидателен. Тем не менее как случайность, так и отбор представляют собой статистические явления и, следовательно, они не только сосуществуют, но, можно даже сказать, гармонично сотрудничают. Поэтому на отбор может повлиять случайность. Например самец производит сотни тысяч гамет, самка – много сотен. Случайным образом могут возникнуть мутации. Случайность сопровождает кроссинговер и распределение хромосом при мейозе. К примеру каждая пара млекопитающих реально дает не более десятка потомков. Какие из бесчисленных гамет образуют немногие успешно развивающиеся зиготы, зависит в основном от случая. Влияние случайности будет сказываться на каждом дальнейшем этапе жизненного цикла особи» (Майр, 1974. С. 136–145).

Случайность в буквальном ее понимании означает отрицание закономерности. Иногда

даже утверждается, что случайное событие есть событие, которое происходит с некоторой вероятностью (Сачков, 2006).

Наука о случайном рассматривается как математическая (абстрактная) наука о закономерностях массовых случайных событий и носит название *теория вероятностей*.

Представление о вероятности рассматривалось еще в древней Греции, когда, как отмечал Б. Рассел, два скептика, Клитомас и Карнеад, «ополчились против верования в магию и астрологию, которые все более и более распространялись. Они развили доктрину, трактующую о степенях вероятности, поскольку наши субъективные чувства воспринимают одни вещи более истинными, чем другие» (Рассел, 1959. С. 257). Бертран начинает свое «Исчисление вероятностей» таким вопросом: «Как можно говорить о законах случайности? Разве случайность не представляет собой противоположность всякой закономерности?». Выдающийся английский философ К.Р. Поппер (1902–1994) на этот счет отвечает весьма определенно: «Нигде субъективная эпистемология не распространена столь сильно, как в области исчисления вероятностей» (Поппер, 1983. С. 482).

Вот как об этом напишет в 2007 г. научный сотрудник ИЦиГ СО РАН О.Э. Костерин: «Неуспех номогенеза (эволюции на основе закономерностей) был вызван, прежде всего, одним лежащим в его основе недоразумением, а именно – почти мистическим отношением к случайности как к чему-то по определению лишенному и в принципе противоположному любой закономерности. Вообще огромная часть критики дарвинизма происходит из непонимания того факта, что любая случайность управляется своей собственной закономерностью, т. е. из фатального незнания с теорией вероятности – отрасли математики, пожалуй, наиболее полезной для адекватного постижения реального мира. Боюсь, что понятие *распределение случайной величины* для такого рода критиков представлялось бы невысказанным парадоксом. Непонимание или недостаточное понимание непростой природы случайности является общим недостатком критиков дарвинизма самого разного толка» (Костерин, 2007. С. 424).

Становление вероятности как математической дисциплины (исчисление вероятностей)

уходит в XVII столетие. Причем датой рождения теории вероятности часто называют 1654 г., когда французский религиозный мыслитель Б. Паскаль и математик П. Ферма закладывают основы теории вероятностей, указав независимо друг от друга на правильное решение так называемого *парадокса раздела ставки*. Уже одно название *исчисление вероятностей* представляет собой парадокс: вероятность противоположна достоверности; вероятность – это то, что мы не знаем и что поэтому мы, казалось бы, не можем вычислять. В этом содержится противоречие, по крайней мере, кажущееся. Разбираясь в этом противоречии, великий Галилей решил одну из первых задач так называемой *комбинаторики* – важного инструмента расчетов вероятностей. В дальнейшем Я. Бернулли показал, что равные результаты при равных шансах наблюдаются тем точнее, чем длиннее серия событий, превратив тем самым случайное в необходимое – в закон Бернулли. Там, где счет идет на миллиарды событий, вероятностные предсказания становятся достоверными. Закон Бернулли тем самым лег в основу важного раздела естествознания – статистической физики.

Впервые для анализа биологических процессов метод вероятностей применил И.Г. Мендель. В своих «Опытах над растительными гибридами» (1865) он пишет, что по теории вероятности в среднем каждая форма пыльцы A и a соединяется одинаковое число раз с каждой формой зачатковой клетки A и a ; поэтому одна из пыльцевых клеток A встречается при оплодотворении с зачатковой клеткой A , другая – с зачатковой клеткой a ; таким же образом одна пыльцевая клетка a соединяется с зачатковой клеткой A , другая – с a . А уже численные соотношения в потомстве отражали, говоря современным языком, вероятности. То есть вероятность какого-нибудь события есть отношение числа случаев, благоприятствующих этому событию, к полному числу возможных случаев.

Само определение случайности, как оно используется в теории вероятностей, опирается на *идею независимости событий* – ключевое понятие теории вероятностей. Современное ее математическое построение дается в аксиоматической форме в основополагающем труде основателя научной школы по теории вероятностей

А.Н. Колмогорова «Основные понятия теории вероятностей». Эта работа была впервые издана в 1933 г. на немецком языке (Колмогоров, 1936, 1974). В ней Колмогоров понятие независимости подвергает специальному анализу. «Понятие независимости двух или нескольких опытов, – отмечал он, – занимает центральное место в теории вероятностей» (Колмогоров, 1974. С. 22).

По Колмогорову, случайное явление, происходящее с некоей вероятностью (т. е. имеющее устойчивую частоту), именуется стохастическим. Поэтому независимость не абсолютна – в своей массе элементарные сущности образуют некоторую устойчивую регулярность, которую можно описать с помощью вероятностного распределения (или просто – распределения). Само распределение будет выражать характер взаимоотношений между отдельными элементами системы. Мир случайных явлений делится в основном на два типа: имеющие устойчивые частоты, а с тем и вероятности (их условно именуют «гауссовыми»), и не имеющие. Среди устойчивых распределений только одно – гауссово – относится к миру вероятностных явлений, а все остальные – к миру неустойчивых частот.

Так всевозможнейшими путями возникают независимые друг от друга группы коррелированных друг с другом признаков. Описал эти группы профессор Ленинградского университета П.В. Терентьев (Терентьев, 1936, 1945, 1959, 1960, 1966). Сосланный и лишенный лабораторной аппаратуры (поплатился за то, что в юности был бойскаутом), он измерял лягушек и обнаружил, что размер некоторых частей организма не зависит от размеров других частей и от величины организма в целом. Он сгруппировал показатели размеров разных частей так, что независимые друг от друга показатели размера попали в разные группы. Он назвал их *корреляционные плеяды* и опубликовал несколько способов их анализа (корреляционный анализ, регрессионный анализ, дисперсионный анализ, анализ по критериям). Получалось, что корреляционные плеяды – это одно из проявлений гетерономного роста... П.В. Терентьев направлял свою статью в разные журналы – русские и немецкие. Его сначала никто не понимал, и печатать его не хотели. Наконец, статья была опубликована в английском журнале «Biometrika» на немецком языке.

Р.Л. Берг и А.А. Ляпунов, рассматривая проблемы биокibernетики в связи с работами в этой области автора теории стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена, напишут: «Независимость – это такое же фундаментальное явление природы, как и наличие взаимозависимости» (Берг, Ляпунов, 1968. С. 10). «Я ставила перед собой задачу, – писала Р.Л. Берг, – понять возникновение независимости в процессе эволюции. Независимость как приспособление. Абсурдное словосочетание? Нет. Независимость от одних компонентов среды обеспечивает приспособление к другим компонентам среды. В иных случаях от строгости стандарта зависит жизнь или смерть. Корреляционные плеяды Терентьева я рассматривала в свете стабилизирующего отбора Шмальгаузена. И саму эту теорию я вернула к ее истокам, к принципам гетерономного роста. Шмальгаузен сам не подчеркивает нигде этой связи своих кардинальных идей. Мое дело историка науки вскрыть ее» (Берг, 1956, 1958, 1964).

Следует сказать, что то же самое еще в двадцатые годы ушедшего века показал профессор Московского университета В.В. Алпатов. Он выявил тогда, что не одни только шмели могут опылять клевер, и не только импортные итальянские пчелы, но и наши южные кавказские породы медоносной пчелы, т. е. свои. Труднейшая проблема получения семян клевера, труднейшая именно из-за отсутствия или нехватки переносчиков пыльцы, была решена. Биоматематика, вернее, ее ветвь биометрия оказала содействие сельскому хозяйству, показав, что каждая особенность подвергается испытанию в сочетании со всей организацией вида, и каждый уже отобранный признак становится фактором других признаков. К примеру, окраска скорлупы яйца должна быть строго согласована с инстинктом гнездостроения, а не то – беда.

В конце 1920-х гг. оформилось новое научное направление, которое можно назвать математической теорией эволюции. Ее создание – заслуга многих исследователей. Наиболее известные из них: статистик Р. Фишер в Англии, С. Райт в США и Дж. Холдейн, работавший в те годы в лаборатории У. Бэтсона и одновременно в Кембриджском университете на кафедре Р. Пеннета. Эти работы (в особенности у Р. Фишера) не отличались легкостью изло-

жения. К примеру, его сочинение «The Design of Experiments» (Fisher, 1937b) предполагало достаточное знакомство с его книгой «Statistical Methods for Research Workers» (Fisher, 1937a), отличающейся еще более трудным изложением. Путь вычислений в этих изданиях большей частью был только намечен, и потому проследить весь логический ход вычислений недостаточно подготовленному читателю было нелегко. Поэтому эти работы были у нас адаптированы стараниями математика из МГУ М.В. Игнатьева, медика С.Г. Левита и выдающегося специалиста по генетике животных Б.Н. Васина. Наиболее весомый вклад в применение математических методов в биологии внес Б.Н. Васин. Именно он редактировал перевод английской книги Дж. Холдейна «Факторы эволюции», посвященной генетико-математическому анализу проблем эволюции.

В начале 1930-х гг. Р. Фишером, С. Райтом, а в нашей стране Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым в кольцовском Институте экспериментальной биологии в Эволюционной лаборатории с Дарвиновским семинаром впервые стала изучаться роль *случайных процессов в эволюции*. Впоследствии к этой работе Д.Д. Ромашов привлек друга детства А.Н. Колмогорова и еще одного математика А.А. Ляпунова (Бабков, 1985). С. Райт рассчитал влияние случайных отклонений в составе выборок в сочетании с другими факторами, такими, как давление мутаций, размер популяции, селективная ценность соответствующих генов, и вводит понятие *дрейфа генов* (англ. *genetic drift*) (Wright, 1931, 1960).

Независимо от Райта Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов показали, что когда популяции малы, в них происходят явления, получившие синонимическое определение «генетико-автоматические процессы в популяциях». В 1945 г. Дж. Хаксли писал в выходившей тогда на русском языке газете «Британский союзник»: «Я убедился, что в области математической генетики и эволюции такими исследователями, как Колмогоров, Малиновский, Дубинин, Ромашов, Гливенко, проделана большой важности работа примерно в том же направлении, по которому идут независимо от них Р. Фишер в Англии и С. Райт в Америке. Я узнал интересный факт: явление *дрейфа*, связанное с ролью *случайно-*

стей в эволюции небольших колоний, сформулированное Райтом в 1931 г., было в том же 1931 г. независимо от него открыто профессорами Дубининым и Ромашовым и названо “генетико-автоматическими процессами”» (Хаксли, 1945).

В дальнейшем в мировой литературе (в том числе и в русскоязычной) все же закрепился термин Райта.

Дрейф генов, или генетико-автоматические процессы, – это явление ненаправленного изменения частот аллельных вариантов генов в популяции, обусловленное случайными причинами. Один из механизмов дрейфа генов заключается в том, что в популяции в процессах размножения образуется неисчислимо число гамет. Большая часть гамет не формирует зигот, и новое поколение в популяции формируется из выборки гамет, которым удалось образовать зиготы. При этом возникает случайное смещение частот аллелей относительно предыдущего поколения – достаточно весьма слабого изменения в начальных условиях, некоторого начального толчка. В результате изменяются частоты встречаемости генов, устраняются гетерозиготы и появляются гомозиготы. Изолированная популяция становится доминантной гомозиготной или рецессивной гомозиготной. Если дрейфует мутантный летальный ген, это ведет к вымиранию организмов. Таким образом, структура популяции зависит не только от появления новых мутаций, но и от простого случайного изменения частоты встречаемости данного гена. Эти и другие генетические исследования связали эволюционную теорию с генетикой. В подобных условиях, согласно теории Э. Майра, может даже произойти генетическая революция – огомозиготившиеся редкие мутации быстро вовлекаются в процесс отбора и быстрое эволюционное преобразование вплоть до уровня макроэволюции (Маур, 1954). (Впоследствии идея случайного изменения генных частот, будучи созданной на фундаменте не классической, а молекулярной генетики, найдет применение в теории нейтральности у Мотоо Кимуры, 1985).

Но все вышеизложенное не объясняло, почему дарвинова эволюция, хотя и основана на случайности, в итоге не оказывается бесструктурно хаотичной. Может быть, случай повинуетеся законам? С целью найти подходы к прояснению

этого вопроса Д.Д. Ромашовым вместе с сотрудницей кафедры генетики и селекции Института пушного звероводства Наркомвнешторга (г. Балашиха) Е.Д. Ильиной была выполнена работа на оригинальной модели – окрасочном разнообразии природной популяции лисиц – объекте клеточного пушного звероводства. На основе огромной выборки, собранной в 1931 г. на 22 пунктах приема пушнины, был проведен анализ численного соотношения лисиц *черно-бурых*, *сиводушек* и *красных*, обитавших на площади около 3 тыс. км² (Ильина, 1934, 1935; Беляева, 1972; Бабков, 1985).

Е.Д. Ильина и Д.Д. Ромашов исходили из положения, что сиводушки и черно-бурые не являются подвидами или морфами красной лисицы, а представляют собой типичные мутации, гетерозиготные или гомозиготные по гену *B*. Они рассуждали так: «окраска каждой *черно-бурой* лисицы должна быть обусловлена гомозиготностью по двум мутантным генам *BB*. *Красные* лисы гена *B* не имеют – их генотип определяется гомозиготностью по генам *bb*. У гетерозигот *Bb* наблюдается промежуточный тип окраски, отсюда их называют *сиводушками*, *крестовками*, *замарайками*, *бастардами*» (Ромашов, Ильина, 1942).

Ильина и Ромашев выявили замечательное свойство. Несмотря на то, что у лисиц в природных условиях во время гона не было предпочтения в спаривании: с *красной*, *черно-бурой* или *сиводушкой*, а охотники не охотились избирательно за какой-либо окраской, поскольку промысел зверей велся в основном капканами, числовое соотношение частот *черно-бурых*, *сиводушчатых* и *красных* лисиц в свободно скрещивающихся природных популяциях контролируется квадратным уравнением: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, известным в популяционной генетике как уравнение Харди. Это не что иное как «треугольник Паскаля» или бином Ньютона второго порядка: $(p + q)^2 = 1$, в котором доля *черно-бурых* лисиц обозначена символом «*p*», *красных* – символом «*q*», *сиводушчатых* – «*2pq*». То есть в окончательном виде как: $p^2 BB + 2pq Bb + q^2 bb = 1$.

В расчетах Д.Д. Ромашова и Е.Д. Ильиной получалось, что кажущаяся на первый взгляд неупорядоченность окрасочного разнообразия в диких популяциях лисиц в действительности управляется строгим математическим законом.



Е.Д. Ильина (1909–1987). После окончания в 1930 г. Московского пушно-мехового института главный ее научный интерес составляет генетика окраски цветных лисиц. В 1935 г. публикует первое в нашей стране пособие по генетике окраски пушных зверей: «Основы генетики и селекции пушных зверей». С 1936 г. работала на Командорских островах начальником научно-исследовательской станции Арктического института Главсевморпути по организации островного полувольного звероводства, что было изложено в монографиях: «Котики на Командорских островах» (1940), «Остров Тюлений и его промысловые богатства» (1949), «Островное звероводство» (1950), «Калан» (1951), «Морские котики» (1951). Впоследствии заведовала кафедрой звероводства в Московской ветеринарной академии.

А вскрытая закономерность не только подчинялась правилу Харди, она замечательным образом иллюстрировала вышедшую еще в 1869 г. работу «Социальная физика ...», написанную основателем статистики и строго научного учения об индивидуальной изменчивости бельгийским философом А. Кэтле (1796–1874), где он писал о том, что его цель – показать, что в мире, где многие упорно видят только беспорядочный хаос, существуют всеобщие и неизменные законы, столь же прочные и непреложные, как законы, управляющие небесными телами. Эти законы существуют вне времени и вне людских прихотей (Кэтле, 1869).

Исследования, выполненные Ильиной и Ромашовым на популяции лисиц, произвели настолько сильное впечатление на А.Н. Колмогорова, что он лично представил статью Д.Д. Ромашова и Е.Д. Ильиной в периодическом академическом издании – журнале «Доклады Академии наук СССР». Статья вышла в 1942 г.



Д.Д. Ромашов – руководитель Эволюционного коллоквиума и Дарвиновского семинара в Институте экспериментальной биологии. Под его руководством эволюционно-генетическими исследованиями были охвачены самые разные модельные объекты: растения, насекомые, беспозвоночные, птицы, млекопитающие, а также объекты клеточного пушного звероводства (песцы, соболя, лисицы). В 1930–1940-х гг. провел исследования абerratивного полиморфизма у пушных зверей. В одной из работ этого цикла (Ромашов, Ильина, 1943) был сделан важный шаг в анализе строения низших систематических единиц с позиций популяционной генетики.

под названием: «Анализ популяций лисицы по формуле Гарди» (Ромашов, Ильина, 1942; Беляева, 1972; Бабков, 1985. С. 112, 135, 136).

На память приходит высказывание известного венгерского математика А. Реньи, который в своем математическом произведении «Письма о вероятности» напишет: «... я натолкнулся на “Размышления” Марка Аврелия и случайно открыл ту страницу, где он пишет о двух возможностях: либо мир является огромным хаосом, либо в нем царствует порядок и закономерность... И хотя я уже много раз читал эти строки, но теперь впервые задумался над тем, а почему, собственно, Марк Аврелий считал, что в мире господствуют либо случайность, либо порядок и закономерность? Почему он думал, что эти две возможности исключают друг друга?.. В мире господствует случай и одновременно действуют порядок и закономерность, которые формируются из массы случайностей, согласно законам случайного» (Реньи, 1970).

Любой дарвинист подпишется под этими словами, что называется, обеими руками. В эволюции участвуют и случайный, стохастический, мутационный процесс (изменение генетических программ), и упорядоченный процесс отбора фенотипов по соответствию условиям внешней среды. Но всегда ли эти процессы идут рука об руку?

Как отмечал физик и философ с мировым именем, несостоявшийся отец атомной бомбы К.Ф. фон Вейцзекер: «Идея вероятности привела к радикальным преобразованиям в базовых моделях мироздания и его познания, в переходе от ньютоновского мира к вероятностному. Вместе с тем раскрытие природы вероятности во многом все еще остается загадкой. Вероятность представляет собой один из выдающихся примеров «эпистемологического парадокса», когда мы можем успешно применять наши базовые понятия, не имея их реального понимания» (Weizsacker, 1973).

Об изменчивости, отборе и парадоксе скоростей

Рассуждая с Сусуму Оно о дестабилизирующем отборе, мы довольно скоро «застряли» на парадоксе скоростей.

*С.Н. Родин,
сотрудник ИЦиГ СО РАН с 1970 г.*

Почти столетие отделяло Дарвина от Линнея, Кювье, Бюффона и Ламарка. По К. Линнею (Carl von Linné 1707–1778) – высшему авторитету в систематике, вид считался неизменным, чем-то стабильным, не подверженным какой-либо изменчивости, что исходило из платоновской идеи о неизменности раз и навсегда установленного порядка, типа или идеала, к которому мир стремится приблизиться. По Платону, идеи вечны, неизменны, не зависят ни от пространства, ни от времени в отличие от вещей, не возникают и не исчезают; они недоступны научному исследованию, поскольку идеал всегда отличен от реальности (от реальности теней, как говорил Платон). Отсюда: музейный идеальный экземпляр лисицы должен был соответствовать всем лисам – это один вид; музейному образцу волка соответствуют все волки – это другой вид. А вот изменчивость вида как нормальный процесс линнеевской систематикой не рассматривался.

Линней как креационист и сторонник неизменяемости видов объяснял причину сходства видов их общим планом творения согласно замыслу Господа, по которому постоянство и неизменность видов состоит еще и в том, что вариации в природе строго лимитированы – их просто не хватает для возникновения новых видов. Но в это же время оппонент К. Линнея, сторонник трансформации видов Жорж Луи Леклерк де Бюффон (Georges Louis Leclerc Buffon 1707–1788), энциклопедист, которого еще называли «французский Плиний», в своей 36-томной «Естественной истории» (1749–1788) приводит первые наблюдения, свидетельствовавшие об изменчивости видов.

Именно процесс накопления внутривидовой изменчивости и возможность образования на ее основе нового вида занимали Дарвина. Он впервые обратил внимание на колоссальную внутривидовую изменчивость, с одной стороны, и на относительность границ между «разновидностью» и видом, с другой. В Большой книге «Естественный отбор» еще до написания главного произведения – «Происхождение видов...» уже были сформулированы воззрения Дарвина на изменчивость и ее эволюционную роль: «Я не сомневаюсь, что большая изменчивость существует в дикой природе... Систематики считают, что лисица на Британских островах представлена тремя расами, но, скорее всего, речь идет об индивидуальных различиях» (Darwin, 1975. P. 164, 299).

По этой причине «Происхождение видов...» у Дарвина начинается не с картины потрясающего видообразования на примере галапагосских выюлков, а с разбора в первой главе потрясающей изменчивости, вскрытой при одомашнивании диких видов, и во второй главе с описания изменчивости видов в дикой природе (всего в книге 15 глав). Он в полную силу развивает эту тему дальше в своей второй главной книге «Изменение животных и растений при domestikации»: «... хотя человек не вызывает изменчивость и даже не может предотвратить ее, он может отбирать, сохранять и накапливать изменения, которые дает ему природа, почти во всех направлениях, в каком он пожелает» (Дарвин, 1951. С. 101).

Российские зоологи-эволюционисты А.Ф. Котс (1880–1964) и его жена Н.Н. Ладыгина-Котс (1889–1963) задались целью проил-

люстрировать это дарвиновское положение на конкретных примерах. С этой целью вместе с Ф.К. Лоренцом (1842–1909) – известным зоологом-систематиком и владельцем лучшей таксидермической мастерской Москвы они основали Дарвиновский музей. Все необычное для экспозиций музея они покупали, меняли, выслеживали, выпрашивали, выписывали из-за границы. Красноречивый эпизод: на деньги, полученные к свадьбе для житейского обустройства, они приобретают два экспоната в пополнение своей коллекции по изменчивости окраски: чучела двух волков – белого и черного.

Постепенно скопилось собрание свидетелей действия дарвиновского отбора, которых не было и сегодня нет ни в одном музее мира (400 тысяч экспонатов!). Лучшие музеи естественной истории в Вашингтоне, Нью-Йорке, Берлине, Париже по богатству экспозиций, объясняющих эволюцию жизни, уступают Дарвиновскому дому в Москве.

Более 100 тыс. экспонатов содержатся в энтимологическом отделе музея. Уникальная коллекция птиц насчитывает 10 тыс. экземпляров. Особенно ценны собрания райских птиц, колибри, хищных, куриных. Вот птицы, утратившие крылья за ненадобностью летать и погибшие от завезенных на остров хищников. А вот способы приспособиться к жизни: фантастические, кажется, неземные существа: «еловая шишка» – панголин, броненосец, ехидна, муравьед, огромная черепаха, еж. Что-то важное роднит этих обитающих в разных местах планеты животных. Вот породы собак – результат целенаправленной селекции и отбора. Трудно даже поверить, что все эти таксы, доги, лайки, овчарки, левретки имеют одного предка – волка. Вот звери, дающие жизнеспособные и бесплодные гибриды: помесь хорька и европейской норки (хонорик), помесь лесного зайца-беляка с полевым русаком (тумак), помесь глухарей обычного и каменного (межняк). В близком родстве находятся многие кошки Земли: помещенные в общую клетку, это родство они обнаруживают и легко спариваются. В Московском зоопарке жил такой тигролев, купленный у циркового «экспериментатора». Чучело этого монстра можно видеть в экспозиции музея.

На Московском пушно-меховом холодильнике Александр Федорович отыскивает шкурки

пушных зверей с цветовыми отклонениями от нормы. Специалист клеточного пушного звероводства по экспонатам музея может частично проследить становление этой отрасли сельского хозяйства в нашей стране. Вот наглядное пособие по изменчивости окраски мехового покрова лисицы из разных районов России – от белой, как снег, до черной с множеством промежуточных песочных, серых и буроватых оттенков. Вот черный волк, черная рысь и черный заяц и, наоборот, белый ворон и белые баклан, павлин, еж.

Рядом в витринах расположилась коллекция из трех сотен тетеревов с изменяющейся окраской оперения, собранных в конце XIX–начале XX вв. в московском Охотном ряду (дичь в ту пору продавалась навалом!). Здесь белый и куроперый глухари, частичные и полные альбиносы тетеревов, цветовые уклонения рябчиков застыли в виде настоящих шедевров таксидермического искусства мастеров из династии Федуловых.

Собрание аберрантных окрасок оперения тетеревов уложилось в 9 упорядоченных форм, причем их гомологическое сходство с близким видом (глухарь) оказалось наибольшим, с куропаткой – меньшим, а с далеким видом (фазан) – наименьшим. Восхищаясь выявленным параллелизмом рядов изменчивости в окраске оперения, А.Ф. Котс напишет о том, что каскады форм, скрывающиеся под однородным с виду оперением птицы, не вяжутся с былым наивным представлением о постоянстве облика живых существ! Эта изменчивость в потенции понятна лишь как отголосок прошлого или как вестник будущих возможных изменений (Котс, 1937).

Издаются научные труды А.Ф. Котса «Этюды по теории эволюции» и «Пути и цели эволюционного учения в отражении биологических музеев». В «Путях и целях...» впервые обосновывалась необходимость использования произведений искусства в естественнонаучных музеях. Именно поэтому впечатление от таксидермических экспонатов музея усиливают рисунки и скульптуры животных, живописные полотна наших лучших художников-анималистов – В.А. Ватагина, А.Н. Комарова, Н.Н. Кондакова, Г.Е. Никольского, Б.А. Трофимова, А.Н. Формозова, К.К. Флерова, А.Н. Хинштейна. Художники не только лепили и рисовали пор-

треты выдающихся биологов-эволюционистов, но и создавали художественные произведения, отражающие сложные биологические процессы (например симбиотические и конкурентные взаимоотношения животных в природе, избирательную элиминацию уклоняющихся форм, отдельные этапы эволюции жизни на Земле). Их также можно считать создателями музея.

Профессор Котс целеустремленно вел формирование фондов по эволюции жизни. Идея эволюции, развития жизни на Земле, достижения палеонтологии, зоогеографии, сравнительной анатомии и эмбриологии, практики охотничьего и сельского хозяйства, звероводства, медицины, а позднее достижения генетики, этологии, биохимии, экологии и т. д. – всего комплекса биологических дисциплин и смежных наук – представлены с целью иллюстрации генеральной концепции развития органического мира.

В экспозиции и фондах Дарвиновского музея накоплены многочисленные примеры природной и искусственной изменчивости, материалы по палеонтологическим и зоогеографическим доказательствам теории эволюции, многие формы и типы удивительной приспособленности живых организмов к окружающей среде. Здесь можно увидеть материализованные иллюстрации (чучела) генетических опытов, показавших распределение наследования и преобразования признаков у потомков, эффекты мутагенеза, примеры естественного и искусственного отбора, разных форм борьбы за существование в природе, типы группировок видов в биологические сообщества, разнообразные варианты межвидовых взаимодействий.

Отдельный зал посвящен происхождению человека. Коллекция приматов, в том числе многих редких видов низших приматов, важных для понимания проблем антропогенеза, является гордостью музея.

Наличие в Дарвиновском музее серийных материалов показывает, что внутривидовая изменчивость не определяется уникальными, уклонившимися от «типа» выродками-монстрами, а представляет собой всеобщий процесс, и не существует двух полностью идентичных друг другу особей, за исключением однояйцовых близнецов.

Основы генетического изучения популяционной изменчивости в нашей стране были

заложены в 1920-е гг. в лаборатории С.С. Четверикова, входившей в состав возглавляемого Н.К. Кольцовым Института экспериментальной биологии Наркомздрава РСФСР. Американский историк генетики и теории эволюции М. Адамс выполнил интересные исследования, посвященные выявлению вклада русской школы генетиков С.С. Четверикова в формирование эволюционной генетики и синтетической теории эволюции. Этот проект был выполнен в контексте исторического исследования путей синтеза натурализма, биометрии и генетики, поскольку сам Четвериков был одновременно натуралистом, биометриком и генетиком (Adams, 1968, 1970). В лаборатории Четверикова изучением количественных и качественных закономерностей фенотипических проявлений генотипа организмов занимался до 1925 г. Н.В. Тимофеев-Ресовский, командированный впоследствии в Берлин, в генетический отдел Института мозга имени Кайзера Вильгельма (Тимофеев-Ресовский, 1925. С. 134; Бабков, 1985. С. 50).

Изменчивость и наследственность – два основных модуса, благодаря которым осуществляется селекция, и если законы наследственности в значительной мере описаны, то законы изменчивости еще ждут своего часа. На начальных этапах становления звероводства (особой и специфической отрасли) Д.К. Беляев был одним из первооткрывателей этих законов (Беляев, 1951, 1958; Беляев, Ивонин, 1951; Аргутинская, 2002).

К изучению феноменологии изменчивости Д.К. Беляев приступил в 1939 г. в отделе генетики и селекции пушных зверей Центральной научно-исследовательской лаборатории пушного звероводства при Министерстве внешней торговли СССР, куда он после окончания Ивановского сельскохозяйственного института был направлен по рекомендации крупного ученого-селекционера А.И. Панина. Отделом тогда заведовал один из ведущих генетиков страны Б.Н. Васин. Сама же работа проводилась в крупнейшем в ту пору сибирском зверосовхозе «Тобольский», руководил которым В.С. Коростелев. Была выбрана оригинальная, нужная для практического лисоводства модель – степень проявления серебристости опушения у *серебристо-черных* лисиц. Тогда, в 1930-е гг.,

основные усилия звероводов были направлены на повышение серебристости этих зверей, так как в зверосовхозах было много животных с серебристостью менее 50 %, и селекция была направлена на получение шкурок со 100 %-й серебристостью. *Серебристость* или *растеканность серебристости* по шкурке, является одной из главных оценок качества меха у серебристо-черной лисы: чем она больше и упорядоченнее, тем ценнее. Как добиться, чтобы каждое новое поколение лисиц унаследовало все большую серебристость, как «внушить» эту целевую установку генам?

Для этого, прежде всего, необходимо было выявить закономерности наследования этого признака. Иными словами, установить, какая генная компонента ведаёт серебристостью. Это можно было сделать, разложив признак «по полочкам» – с определением площади серебристости: 150 см², 151, 152, 153, и т. д. ...

На языке генетики такой ряд именуется сложным количественным признаком (его можно подсчитать или измерить). Теорию разложения количественных признаков к тому времени разработал один из первых популяционных генетиков американский исследователь С. Райт (1889–1988), а применить ее в конкретной звероводческой практике одним из первых решился молодой исследователь Дмитрий Беляев.

Д.К. Беляев не только одним из первых рассчитал (именно рассчитал) наследуемость этого признака, но и, оттолкнувшись от этого частного случая, пришел к общим выводам принципиального характера, которые касались определенных особенностей наследования количественных признаков уже не только у лисиц. Эти выводы вносили существенную поправку в сложившиеся в ту пору представления, которые сформировались под влиянием американских исследователей – те в своей работе опирались на анализ одного гена, прослеживая его до конца, но не учитывали взаимодействия с другими генами (Беляев, 1940а, б, 1946). Оказалось, что не всегда вклад всех аллелей в формирование количественного признака одинаков: одни аллели могут оказывать большее или меньшее влияние на значение признака, чем другие, находящиеся в том же или каком-то ином локусе. Кроме того, гены количественных признаков не всегда

действуют аддитивно из-за доминирования или взаимодействия между локусами.

Но генетические исследования Беляева были прерваны: его поколению выпало самое тяжелое испытание – война. Он прошел ее от начала до конца, с 1941 по 1945 гг. И только после долгих пяти лет непрерывных боевых действий и тяжелого ранения Д.К. Беляев в 1946 г. снова вернется к «лисей» модели, и именно она приведет его к знаменитой концепции дестабилизирующего отбора как антитезы отбора стабилизирующего, когда отбор *сам!* способен породить изменчивость.

С позиций концепции дестабилизирующего отбора в последующем удалось дать рациональное объяснение появлению в процессе одомашнивания громадного разнообразия форм домашней собаки в сравнении с мономорфностью ее дикого предка – волка. И можно допустить, что где-то в эоцене многие виды млекопитающих или цветковых растений напминали своим разнообразием нынешних собак от сенбернара до гончей, от бульдога до таксы. Позднее такой уровень различий стал обычен для разных родов, а в наши дни он обычен для разных семейств. Если бы мы не знали долгой истории симбиоза людей и собак, мы наверняка соединили бы всех собак в одно семейство, назвав таксу и бульдога разными родами наравне с единым родом медведей...

Идеи доместики Д.К. Беляев распространит в дальнейшем и до ее вершины – человека.

Изменчивость имеет свой синонимический термин – *полиморфизм* (лат. – *многоформность*) – наличие в популяции нескольких качественно различающихся вариантов признака. Это и различия в окраске цветков розы, и красная и черная формы двухточечной божьей коровки, и право- или левозакрученные раковины моллюсков, и различный цвет меха у пушных зверей. Полиморфизм охватывает все признаки: цитологические, биохимические, физиологические, морфологические, поведенческие. Он может быть результатом дискретной внутрипопуляционной изменчивости наследственного характера, а может определяться нормой реакции организма на условия внешней среды. В ряде случаев полиморфизм бывает представлен двумя или незначительным числом форм. Например человек может быть или левшой, или



Справа налево: Д.К. Беляев вместе с С. Райтом, А.Д. Соколовым и Б.В. Конюховым на XIII Международном генетическом конгрессе в Беркли, США, 1973 г. (фото С.В. Аргутинской).

правшой. Различие между самцами и самками назовут *половой диморфизм*. Различие в структуре и окраске летнего и зимнего опушения у зверей определяется как *сезонный диморфизм*. Сейчас усиленно изучают полиморфизм, от биохимических различий до поведения.

Примеры полиморфизма описаны еще Ч. Дарвином на примере гетеростилий у растений. Различия между формами, и прежде всего индивидуальные различия, явились основой для понимания проблемы изменчивости и наследственности. «Я считаю, индивидуальные различия, которые малоинтересны для систематиков, крайне важны для нас», – писал Ч. Дарвин (Дарвин, 1939. С. 306).

Основы же современных представлений о полиморфизме были заложены Р. Фишером, С. Райтом, Дж. Холдейном и выдающимися отечественными генетиками С.С. Четвериковым, Н.И. Вавиловым и А.С. Серебровским (Vavilov, 1922; Четвериков, 1926; Серебровский, 1928; Fisher, 1930; Haldane, 1942; Wright, 1977).

Предметом исследований большой школы американских генетиков и зоологов, которую возглавлял Ф.Г. Добржанский, был генетический полиморфизм. В неменьшем объеме подобные исследования проводились и в Англии. В 1940 г. ученик Дж. Хаксли английский генетик и эколог Э. Форд вводит понятие *полимор-*

физм популяций – существование в популяции одновременно двух или более генотипически различающихся форм, причем частота наиболее редкой формы все же достаточно велика, чтобы ее поддержание можно было объяснить мутационным давлением (Ford, 1964). В популяционно-генетической и селекционной литературе критерием полиморфизма принято считать присутствие в популяции наиболее редкой формы с частотой $\geq 5\%$.

Полиморфизм имеет место в любой системе объектов. С точки зрения общей теории систем полиморфизм, или множественность форм, представляет собой общее свойство материи (Вернадский, 1892). С точки зрения математики полиморфа – это просто размещение, а полиморфизм – множество размещений.

Полиморфизм в общей теории систем – это выделенное на основании определенного набора признаков множество объектов, различающихся по числу и отношению «строящих» их элементов.

В общей теории систем полиморфизм имеет свою противоположность – *изоморфизм* (сходство, соответствие, симметрия, непротиворечивость, равноформенность) (Алтухов, Рычков, 1972; Меуен, 1973; Урманцев, 1988). Вскоре это понятие переключалось в другие области знания и стало определяться как *сходство*

довольно высокой степени, главным образом по морфологическим признакам (к примеру, морозные узоры на окне напоминают растения). Изоморфные картины приводят к одним и тем же результатам во всем, что касается наблюдаемых фактов. Возникает изоморфизм на основе *параллелизма и конвергенции*.

В селекционно-генетической литературе изменчивость – это количественное и качественное разнообразие признаков. С одной стороны, под изменчивостью чаще всего понимают так называемую *индивидуальную изменчивость*, т. е. различия между отдельными особями, даже такими, которые связаны самым близким родством, например изменчивость щенков-однопометников по массе тела. В другом случае мы имеем дело с различиями не между отдельными особями, а между их группами, относящимися к одному виду, например, между норками стандартной и сапфировой окраски, соболями пушкинского

и салтыковского типа. Этот вид изменчивости представляет собой *групповую изменчивость*.

В свое время ученик С.С. Четверикова П.Ф. Рокицкий (1903–1977), возглавляя с 1938 по 1948 гг. кафедру разведения и генетики Московского пушно-мехового института, указывал на то, что иногда в селекционной литературе некоторые авторы термин *индивидуальная изменчивость* заменяют словом *разнообразие*. Он обращал внимание, что такое сужение понятия изменчивости неправомерно и противоречит классическому дарвиновскому пониманию. Для определения феномена изменчивости Дарвин пользовался англоязычным определением – *variation – изменение*, которое в русскую селекционную литературу пришло как «варьирование, вариация, вариант». Достаточно внимательно изучить его труды «Происхождение видов ...» (1859), «Изменения животных и растений в состоянии одомашнивания» (1868) (Рокицкий, 1978).



1974 г. Сидят слева направо: Ю.Я. Керкис, З.С. Никоро, П.Ф. Рокицкий, Д.К. Беляев, Л.В. Хотылева, О.И. Майстренко. Стоят: Г.Ф. Привалов, М.В. Высоцкий, В.К. Шумный. После августовской сессии ВАСХНИЛ П.Ф. Рокицкий (как и Ю.Я. Керкис, З.С. Никоро, Д.К. Беляев) был уволен из МПМИ, ему удалось устроиться работать учителем биологии в среднюю школу на соседнем заводе, но и там через какое-то время родительский комитет «запротестовал»: как может учить наших детей махровый вейсманист-морганист. В итоге Петр Фомич вынужден был уехать на Урал, где работал таксидермистом в заповеднике до тех пор, пока генетика не была реабилитирована.

Первое в России учебное пособие «Изменчивость и методы ее изучения» с полным анализом этого важнейшего биологического феномена было написано в 1923 г. основателем первой в России кафедры генетики Ю.А. Филипченко (Филипченко, 1978). И сразу же с 1923 г. курс общей генетики с основами вариационной статистики был отнесен к числу обязательных для всех студентов биологического отделения, бывшего в те годы в составе физико-математического факультета Ленинградского (Петербургского) университета.

Основателем точного, строго научного изучения изменчивости принято считать бельгийского математика и антрополога А. Кэтле (1796–1784), последователя выдающегося немецкого философа Г. Лейбница. В своих трех главных произведениях: «Социальная физика», «Письма о теории вероятности» и «Антропометрия» Кэтле сформулировал основы как современной статистики, так и учения об индивидуальной изменчивости (Quetelet, 1846, 1871; Кэтле, 1869):

1. «Закон больших чисел» – одно из основных положений теории вероятности, в силу которого совокупное действие большого числа случайных факторов приводит к результату, почти не зависящему от случая.

2. «Учение о средней величине» или о «среднем типе»: все элементы организмов колеблются около среднего состояния, и ... изменения, происходящие под влиянием случайных причин, подчинены такой точности и гармонии, что их все можно перечислить наперед. Это положение Кэтле сформулировал в 1835 г. в труде по социальной физике, обнаружив, что все проявления изменчивости стремятся к ньютоновскому идеалу в виде би-

номиальной кривой распределения, в центре которой находится «средняя», или «нормальная», особь (Кэтле, 1869). Уже тогда возник вопрос: нет ли закономерности, управляющей распределением подобных отклонений? Кэтле обратил внимание на следующую особенность: чем больше продельвается измерений, тем во все большей степени распределение вариант в вариационном ряду будет следовать описанному в элементарной алгебре *биному Ньютона*. Это распределение получило название *закона Кэтле* – основного закона всех явлений индивидуальной изменчивости.

Так, по Кетле, зная средний рост волонтера и дисперсию роста (среднее отклонение от этой величины), интендантская служба вычисляла, сколько какого обмундирования потребуется для крупного воинского подразделения, например дивизии.

Это положение Кетле неизменно используется в практической работе звероводов – оно предусматривает при оценке конкретной выборки из популяции пушных зверей определять три его составляющие: *среднее состояние* и *два предела*, или лимита (рис. 4) (Федорова, 2009, принята в печать).

Но мы всегда должны иметь в виду, что положение Кэтле о среднем типе или средней величине – его еще назовут среднее состояние – это всего лишь идеальное выражение признака, к которому только приближается данная выборка животных.

Под влиянием работ Кэтле уже в первых записях Ч. Дарвина мелькает: «уравновешенное число форм», «строгая постепенность перехода», «закон малых различий», производящих более плодовитое потомство», «вид, подобно



Рис. 4. В центре средняя, или нормальная, особь у американских норок клеточного разведения, несущих полудоминантную мутацию окраски *карельская пестрая* ($S^K/+$), и два крайних предела (слева – предельно темный, справа – предельно светлый тип).

погоде, на протяжении длительного отрезка времени остается в среднем относительно однообразным» и т. п. Подобный статистический элемент присутствует и в «Происхождении видов ...», а позже, в 1873 г., Дарвин писал, что по исследованиям Кетле... люди в отношении роста могут быть сгруппированы вокруг средней величины. ... можно предположить, что таков обычный закон изменчивости у всех органов каждого вида..., что при неблагоприятных для вида условиях... группировка уже не была бы симметричной по отношению к средней величине рассматриваемого органа. В этом случае... с течением времени выжили бы только те особи, у которых такие органы имели бы надлежащую величину». Другими словами, отклонение распределения от кривой Гаусса – вот первый шаг эволюции (равно как и селекции).

Эта мысль стала главной, когда в XX в. дарвинизм стал вооружаться статистикой. Если условия среды требуют, чтобы какой-то признак организма стал более определенно выраженным или просто увеличился, то материал для этого найдется: его представят те особи, которые, отклоняясь от «посредственностей» в нужную сторону, производят тем самым больше потомства. Гауссова кривая как бы «вытянет голову» и «подожмет хвост», чем и сдвинет среднее; в следующих поколениях эта смещенная кривая станет основой для новых сдвигов – вот и элемент эволюции.

Итак, в рамках популяционного мышления средние величины представляют собой абстракции; реальна только отличная от других особь. Популяция, принятая за единицу эволюции, представляет собой фонд вариаций (на языке генетики – генофонд). Поскольку популяционное мышление предусматривает постепенное изменение признака (его пенетрантность и экспрессивность), то популяционный подход господствует при рассмотрении всех аспектов как теории селекции, так и теории эволюции. Кэтле установил математическую закономерность этого явления, и с тех пор она носит его имя. Из закона следовало, что природа любого признака обладает некой неопределенностью, некоторой нечеткостью границ, она имеет определенную степень свободы, которая может быть описана статистически.

Закон Кэтле представляет собой следствие известного еще до него *закона ошибок Гаусса*, когда ошибка может случиться не только из-за неверных вычислений, но также из-за присущего природе феномена внутренней неопределенности. Согласно этого закона, в каждом наблюдении (подсчете, измерении, глазомерной оценке в баллах, бонитировке), по каждому отдельно взятому признаку отмечаются отклонения от некоей идеальной средней величины. И поэтому для получения истинной величины отдельно взятых признаков высчитывается среднее арифметическое из всех отдельных измерений. При этом оказывается, что большие отклонения от этой истинной величины встречаются реже, чем малые. Такое распределение вариантов признака, получившее название «ошибок», было изучено выдающимся немецким математиком К. Гауссом (Carl Friederich Gauss, 1777–1855) и носит название *нормальный закон распределения*, или *закон ошибок Гаусса*. Так же, как закон индивидуальной изменчивости Кэтле, который можно выразить в виде биномиальной вариационной кривой, так и нормальный закон распределения – его впоследствии еще назовут *распределение статистических данных* – можно изобразить колоколообразной кривой, получившей название *гауссова распределение*. Использование гауссова распределения означает, что случайные колебания-«ошибки», полученные при измерении признаков, располагаются вокруг относительно идеального среднего значения (оговоримся, что случайные колебания-«ошибки» не имеют какого-либо отношения к ошибкам по невнимательности селекционера).

К. Гаусс использовал кривую нормального распределения как основу теории случайных ошибок измерения. Эмпирически было замечено, что измерения, которые должны были бы быть идентичными, отличаются друг от друга и образуют разброс определенной формы. Кривая такого разброса обозначалась как *нормальная кривая ошибок*, так как она представляла ошибки, полученные в повторяющихся измерениях. Известно, что рост и вес людей, а также все метрические и весовые характеристики частей тела приближенно описываются кривыми нормального распределения.

Итак, *изменчивость* – это любые проявления стохастичности и неопределенности, которые

создают поле возможностей. Изменчивость – одно из наиболее универсальных явлений жизни. Именно изменчивость создает давление, которое отбором превращается в движущую силу эволюции (Груздев, 2007). Феноменология изменчивости, создающая предпосылку и основу эволюционного процесса, породила целое направление философских размышлений, получивших такие определения, как *неравенство, независимость, разнообразие*.

Один из блестящих философов России Н.А. Бердяев летом 1918 г. в атмосфере духовного сопротивления торжествовавшей революционной идеологии в своем труде «Философия неравенства» напишет: «Неравенство есть основа всякого космического строя, есть оправдание самого существования человеческой личности и источник всякого творческого движения в мире. Всякое рождение света во тьме есть возникновение неравенства. Всякое творческое движение есть возникновение неравенства, возвышение, выделение качеств из бескачественной массы. От неравенства родился мир, космос. От неравенства родился человек» (Бердяев, 1990).

Один из наиболее ярких интеллектуалов нашего времени, известный философ современности профессор Принстонского института перспективных исследований Ф. Дэйсон высказывает, что Вселенная образована согласно принципа максимального разнообразия. Принцип максимального разнообразия действует и на физическом, и на духовном уровнях. Он утверждал, что законы природы и начальные условия таковы, чтобы сделать вселенную столь интересной, насколько это возможно. Разнообразие есть великий дар, который жизнь привнесла на нашу планету (Dyson, 1988).

Первую научную сводку по теории и практике изменчивости «Материалы по изучению изменчивости, специально относящиеся к прерывистости в происхождении видов», подготовил в 1894 г. английский биолог-селекционер У. Бэтсон (Bateson, 1894). Он собрал в ней обширный ряд примеров из области так называемых *меристических вариаций*, т. е. таких, в которых речь идет об увеличении каких-нибудь образований, например, позвонков, пальцев, зубов и т. п. Экспериментируя в области генетики животных (куры) и растений (душистый горошек), на базе Института садовых культур Джона Иннеса

Бэтсон создал английскую школу генетиков и явился организатором первых конференций по гибридизации, от которых и ведется счет международным генетическим конгрессам (первая конференция состоялась в 1899 г. в Лондоне). Поэтому не случайно именно к Бэтсону в 1913 г. на стажировку приезжает выпускник Московского сельскохозяйственного института, будущий автор закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилов.

И все же за разработку нового и более совершенного метода измерения изменчивости селекционная наука обязана английскому математику К. Пирсону, который и заложил основы современной вариационной статистики. В 1884 г. он возглавил кафедру прикладной математики в Лондонском университете, а в 1889 г. познакомился с работами Ф. Гальтона, двоюродного брата Ч. Дарвина. Большую роль в становлении научных интересов Пирсона сыграет в это время зоолог У. Уэлдон. Помогая им в анализе и обработке полученных данных, Пирсон в 1894 г. предложил для измерения фенотипической изменчивости использовать квадратный корень из дисперсии – *среднее квадратическое отклонение от средней величины* (σ). Как и дисперсия, сигма может служить мерой средней изменчивости – шума среды, который способен нивелировать генотипические различия между особями. Однако квадратическое отклонение, как и средняя величина, является числом именованным, что представляет определенное неудобство, так как благодаря этому показатель σ в различных рядах трудно сравнить друг с другом. Поэтому в 1896 г. Пирсон предложил при сравнении различных вариационных рядов брать не абсолютную величину квадратического отклонения, а относительную, относя ее в каждом ряду к соответствующей средней величине (Pearson, 1896). Этим путем достигалась еще одна мера изменчивости – *коэффициент вариации*, обозначаемый буквой C , представляющий собой отношение сигмы к среднему значению и выражаемый всегда в %, т. е. в виде отвлеченной величины, которую удобно сравнивать с другой величиной в различных рядах и которая так же, как и квадратическое отклонение, является показателем изменчивости каждого вариационного ряда.

Наиболее замечательная черта этого коэффициента заключается в его стабильности при

переходе от популяции к популяции в пределах одного вида и даже при сравнении популяций разных видов одного рода. Более того, коэффициенты изменчивости самых разных признаков в популяциях эволюционно далеких видов также не слишком различаются, несмотря на большие расхождения в величинах средних значений.

В 1898 г., пытаясь математически оформить теорию наследственности Гальтона, Пирсон приступил к созданию основ метода множественной регрессии.

В октябре 1900 г. Пирсон направил для публикации в лондонское Королевское общество одну из своих статей, в которой использовал статистические методы. Но в полученном им решении Совета Королевского научного общества обращалось внимание на нежелательность того, чтобы в статьях по биологии содержался какой-либо математический аппарат. И это несмотря на то, что девизом английского Королевского общества был лозунг: «Ничего словами», который являлся афористичным выражением основного принципа естествознания: признавать только выводы, либо подкрепленные математически, либо воспроизводимые экспериментально. Таким образом, биологии отводилась роль пограничной науки, занимающей промежуточное место между «точными» и «гуманитарными науками», которые в Англии традиционно относили к категории «искусств».

В ответ на это в 1901 г. Пирсон основал специальный журнал, получивший название «*Biometrika*», задачей которого стало поощрение использования математических методов в биологии (Pearson, 1902). В написанной специально для первого номера этого журнала статье Ф. Гальтон отмечал, что новая наука не может зависеть от того, как ее встречают представители прежней школы, и поэтому следует выпускать специальный журнал по биометрии. Вокруг Пирсона группируется круг исследователей, которые начинают разрабатывать математические основы изменчивости, их впоследствии по имени журнала назовут «биометриками». К 1903 г. Пирсон разработал основы теории сопряженности признаков, а в 1905 г. опубликовал основы *нелинейного корреляционного анализа и метода нелинейной регрессии*. В этот период были разработаны

новые методы, посвященные теории селекции, с прикладным использованием теории вероятностей, разработкой статистических таблиц и применением графических методов для оценки функций распределения.

К российским читателям работы К. Пирсона и Ф. Гальтона пришли благодаря стараниям А.А. Чупрова (Чупров, 1907, 1910). Во многом этому способствовала также неоднократно переиздаваемая книга физиолога и нейростолога А.В. Леонтовича «Элементарное пособие к применению методов Гаусса и Пирсона при оценке ошибок в статистике и биологии» (1909, 1911).

Но в дальнейшем в ходе развернувшейся в 1929–1933 гг. острой дискуссии по проблеме наследования приобретенных признаков и реальности существования генов получила развитие «теория» отмирания статистики при социализме в связи с тем, что расширение и укрепление планового руководства с развитием народного хозяйства должны свести ее на нет. Следствием этой теории началась рьяная борьба за «изгнание» из статистики математики «как математического формализма». Математике в статистике противопоставлялась «правильная марксистская статистика». В этот период был нанесен первый ощутимый удар по российской биометрической школе: в Ленинградском университете ликвидируется кафедра статистики, а из Москвы был выслан С.С. Четвериков, создавший школу экспериментальной и популяционной генетики. Тогда, в 1919 г., он впервые в России начинал читать курс лекций по биометрии с основами генетики студентам Московского университета, а в 1924 г. уже читал самостоятельный курс «Введение в биометрию» (История ..., 1972).

Активную роль в ликвидации биометрии, как отмечали многие историки науки, сыграл сторонник Лысенко чешский интернационалист, философ-марксист, математик по образованию Э.Я. Кольман. Одной из первых статей, с которыми Кольман дебютировал на идеологической арене, была статья «Вредительство в науке» (Кольман, 1931). В своих статьях он не только философствовал на общие темы, но и подвергал травле конкретных ученых, например физика Я.И. Френкеля, математика Н.Н. Лузина (Сонин, 1994. С. 75–76). С 1929 по 1943 гг. Кольман был членом редколлегии журнала

«Под знаменем марксизма–ленинизма», с 1931 г. возглавлял Институт красной профессуры, с 1939 по 1945 гг. заведовал сектором диалектического материализма Института философии АН СССР, а затем возглавлял кафедру высшей математики одного из московских вузов. В 1976 г. Э. Кольман эмигрировал в Швецию и в том же году после пребывания в рядах КПСС на протяжении 58 лет вышел из партии. За несколько лет до своей смерти он издал мемуары «Мы не должны были так жить» (1979), в которых раскаивался в содеянном.

В своем отрицании необходимости использования математики в биологии Лысенко и его соратники не были пионерами. Предубеждение против использования математических методов в биологии, как было показано выше, оставалось очень сильным до конца XIX в. и в Англии, но на другой идеологической основе.

Единственным в СССР членом Международного биометрического общества оставался математик-философ А.А. Любищев. В 1969 г. он опубликовал статью об ошибках применения математики в биологии, в которой разбирались два рода ошибок: от недостатка осведомленности и от избытка энтузиазма (Любищев, 1969).

Итак, как видим, проблема изменчивости постоянно стояла рядом с проблемой наследственности в течение всей истории, как генетики, так и селекции. Внутривидовая изменчивость представляет собой всеобщий процесс, и не существует двух полностью идентичных друг другу особей, за исключением однойцовой близнецов (Вавилов, 1931; Майр, 1947).

Очевидно, что существующая классификация изменчивости не охватывает все многообразие процессов, которые нам уже известны. В связи с этим следует попытаться внести в нее изменения, основываясь не на феноменологии, как это делается сейчас, а на механизмах и характерных свойствах генетических процессов воспроизведения и реализации генетической информации.

Всегда ли независима изменчивость от «заинтересованного» в ней отбора?

Школа Д.К. Беляева

Изменчивость представляет собой сырой материал для действия отбора. Изменчивость имеет ненаправленный характер и сама по себе,

без отбора, к намеченной селекционером цели не приводит.

Как известно, фундаментальная догма синтетической теории эволюции постулирует, что отбор и изменчивость действуют в эволюционном процессе независимо и что творческая роль отбора состоит только в использовании изменчивости, возникающей независимо от него (Fisher, 1930; Wright, 1968; Шмальгаузен, 1968; Falconer, 1981). Ученица Д.К. Беляева, выпускница кафедры высшей нервной деятельности Московского государственного университета Л.Н. Трут в дальнейшем будет неоднократно подчеркивать: «Д.К. Беляев подвергал сомнению этот основной постулат и указывал на то, что творческая роль отбора и его взаимоотношения с изменчивостью должным образом не проанализированы. Он изначально допускал, что отбор может быть также комплементарен изменчивости и может выступать в качестве соучастника в ее создании» (Trut, 1999; Трут, 2006). Д.К. Беляев объяснял, что эти различные последствия отбора во многом определяются его вектором. Так, если под давление отбора попадает генетическая компонента, контролирующая поведение, тесно связанная с ключевыми регуляторными локусами, осуществляющими интеграцию развития как целого процесса, то такой отбор способен создавать возникновение генетических изменений не только в направлении своего действия, но и в других направлениях. Такой отбор Д.К. Беляев рассматривал как *мутагенный*. Особенно сильно давление отбора на регуляторные системы организма проявляется в экстремальных стрессовых условиях. Д.К. Беляев считал, что геном может действовать в этих условиях как особая реактивная система, способная продуцировать изменчивость (Belyaev, 1969). Это наводило на мысль, что имеется универсальный генетический механизм формообразования на самом первом этапе доместикизации, когда отбор мог действовать на какие-то специфические для доместикизации локусы. Анализируя эту проблему, Д.К. Беляев еще в начале 1960 гг. предполагал, что этим универсальным механизмом послужил жесткий отбор на способность животных адаптироваться к новому фактору среды – человеку (Беляев, 1962). Поэтому в Институте цитологии и генетики АН СССР был начат эксперимент по domesti-

кации серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*), крыс-пасюков (*Rattus norvegicus*), норок (*Mustela vison*) и выдр (*Lutra lutra*) (Трут, 1993, 2000).

Парадокс скоростей

В августе 1996 г. автор гипотезы о роли избыточности генетического материала в макроэволюции С. Оно в попытке трактовать проблемы эволюции с позиции молекулярной биологии опубликовал в трудах американской Академии наук статью «The notion of the Cambrian pananimalia genome» (Ohno, 1996). С. Оно отмечает, что знаменитый «взрыв» формообразования в раннем кембрии (когда возникли все крупные таксоны животных) длился всего каких-нибудь 6–10 млн лет! Отсюда вывод: основатели таксонов имели почти идентичный набор генов, но вот использовали его по-разному. Спекулировать насчет возможных механизмов такого дифференцированного использования автор не стал. Сотрудник ИЦиГ с 1970 г. С.Н. Родин вспоминает: «рассуждая с С. Оно о дестабилизирующем отборе, мы довольно скоро “застряли” на парадоксе скоростей». Надо сказать, парадокс, о котором у нас шла речь, буквально противоположен тому,

что привел Мотоо Кимуру к идее нейтральной молекулярной эволюции. В самом деле, расчеты показывают: как бы оптимистично ни оценивался сегодня темп спонтанного мутагенеза, включая генные дубликации, все равно 6–10 млн лет маловато для чего-нибудь путного, кроме деградации копий генов в псевдогены. Как избежать этой, вроде бы, неизбежной псевдогенизации, какие формы приобретал естественный отбор в такие переломные «моменты эволюции», так ли уж всегда независима изменчивость от «заинтересованного» в ней отбора, какую роль могли играть при этом эпигенетические процессы в целом и импринтинг генов, в частности, – вот лишь краткий перечень вопросов, которые мы тогда обсуждали в связи с парадоксом скоростей. А ведь именно они не давали покоя ДК! [Дмитрий Константинович Беляев – *О. Трапезов*]. Кстати, еретичность некоторых из них ничуть не смущала нашего директора. Вспоминается, как на межлабораторных семинарах и отчетных сессиях института ДК мастерски подытоживал обсуждение «подозрительных» на сей счет результатов. Его рассуждения были замечательно сбалансированы, он уверенно выдерживал линию между двумя крайностями: наивными ламаркистскими иллюзиями и... рав-



В первом ряду крайний справа Сусуму Оно. Предпринял первую серьезную попытку молекулярно-генетического подхода к проблемам прогрессивной эволюции.

но наивными генетическим преддетерминизмом и панселекционизмом» (Родин, 2002).

Крупнейший эволюционист XX в., создатель учения о темпах эволюционного процесса Дж. Симпсон, желая как можно нагляднее продемонстрировать неравномерность эволюционных преобразований, предложил в мысленном эксперименте сжать все время эволюции на Земле до одних суток. По предложенной им сжатой шкале времени ранним вечером, в 18 часов, поднимаясь от кишечнорастворимых докембрия, где-то в ордовике на нашей планете появились рыбы, затем через 2,5 часа в девоне–карбоне от них ответвились и приступили к освоению суши амфибии. Земноводные породили пресмыкающихся, а те за мезозойскую эру воплотились в огромное число форм, среди которых всегда вспоминают динозавров. Пребывание на Земле динозавров закончилось в конце мела, уступив в 23 часа планету более прогрессивным млекопитающим. Последние, в свою очередь, быстро совершенствуясь, породили приматов. Наконец, около минуты до полуночи появились первые прямоходящие представители семейства Hominidae, в эволюции которых быстро промелькнули стадии: рамапитек, австралопитек, человек способный, человек прямоходящий (питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек), неандерталец и, наконец, эту жуткую гонку завершил наш прямой предок – кроманьонец. А вся история цивилизованного человечества уже вмещается в последнюю четверть секунды.

Вместе с человеком это эволюционное соревнование завершили два миллиона других видов, около пятидесяти из которых стали домашними. Из многочисленных хищных ими оказались представители только двух семейств – собака и кошка; непарнокопытных тоже два – осел и лошадь. Парнокопытных и мозолоногих больше: корова, коза, овца, свинья, як, верблюд, лама, буйвол, олень. Из зайцеобразных лишь кролик. Насекомых два – шелковичный червь и пчела. Два обитателя вод – карп и золотая рыбка. Более всего птиц, но тоже в небольшом количестве: куры, утки, гуси, индюшки, цесарки, голуби, канарейки, японский перепел. Только что в новейшей истории началась одомашнивание пушных зверей: лисиц, песцов, норок, енотовидных собак, хорьков, соболей, нутрий, сурков, шин-

шилл. И это весь небольшой список за 15 тыс. лет истории одомашнивания диких видов.

В самые первые годы создания новосибирского Академгородка генетик Д.К. Беляев развернул уже не умоглядный, а экспериментальный метод сжатия во времени 15-тысячелетней истории эволюции домашних животных, соизмерив ее с продолжительностью человеческой жизни, – опыт по отбору лисиц на их приручаемость. Эффект небывалого эксперимента оказался поразительным. Доместицируемые лисы устремились по тому же пути, на который гораздо раньше них вступили предки нынешних собак. Но еще раньше этот путь проложил человек, вернее, наш обезьяноподобный предок, претерпевший через загадочные стрессы формообразовательные процессы в глубинах Южной и Восточной Африки 1–3 млн лет назад. Кто выживал в этих условиях, тот приобретал шансы через дарвиновский отбор стать претендентом на звание рода людского (http://www.znanie-sila.ru/online/issue_1271.html).

Литература

- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 3. С. 281–300.
- Андлер Ш. Коммунистический Манифест. Историческое введение и комментарий / Пер. Вл. Шаха под редакцией и с предисловием П.А. Берлина. СПб.: Изд. Г.Ф. Львовича, 1906. 217 с.
- Аргутинская С.В. Дима // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. 284 с. (Наука Сибири в лицах).
- Афанасьев В.А. Изменения пушных зверей под влиянием одомашнивания (Управление звероводством Министерства сельского хозяйства СССР) // Собрание, посвященное 100-летию выхода в свет книги Чарлза Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1968), 18–20 декабря 1968 г.: Тез. докл. Изд-во Моск. гос. ун-та, 1968. С. 23–28.
- Афанасьев В.А. Изменение пушных зверей при разведении в клетках // Проблемы одомашнивания животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 33–37.
- Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 216 с.
- Балакирев Н.А., Молчанова Н.В. Пионеры отраслевой науки // Кролиководство и звероводство. 2004. № 4. С. 14.

- Беляев Д.К. Методика племенной работы в Тобольском зверосовхозе // Кролиководство и звероводство. 1940а. № 11/12. С. 11–13.
- Беляев Д.К. Об интенсивности серебристости серебристо-черных лисиц // Науч. тр. ЦНИЛ. М.: Сельхозгиз, 1940б. Т. 3. С. 41–47.
- Беляев Д.К. Изменчивость и наследование серебристости меха у серебристо-черных лисиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1946. 135 с.
- Беляев Д.К. Творческая роль отбора в возникновении некоторых вариаций окраски у лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1951. № 5. С. 55–62.
- Беляев Д.К. Экспериментальное изучение некоторых проблем изменчивости периодических функций пушных зверей, разводимых в неволе // Совещание по экологической физиологии: Тез. докл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 8–9.
- Беляев Д.К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1962. № 10. С. 111–124.
- Беляев Д.К. О некоторых философских вопросах генетики // Докл. на философском семинаре в новосибирском Академгородке. Март, 1965 г.
- Беляев Д.К. Генетика и проблемы селекции животных // Генетика. 1966. № 10. С. 36–48.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. 1979. № . С. 36–45.
- Беляев Д.К., Гиляров М.С., Татаринов Л.П. По поводу книги В.А. Кордюма «Эволюция и биосфера» // Природа. 1985. № 1. С. 120–121.
- Беляев Д.К., Ивонин Ф.М. Улучшить племенную работу в зверосовхозах // Каракулеводство и звероводство. 1951. № 5. С. 39–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. От естественного отбора к искусственному: чудеса селекции // Наука в СССР. 1982. № 5. С. 24–29, 60–64.
- Беляева В.Н. Дмитрий Дмитриевич Ромашов. 1972. Рукопись. 27 с.
- Берг Р.Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Ботан. журнал. 1956. № 3. С. 318–334.
- Берг Р.Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка // Ботан. журнал. 1958. № 1. С. 12–27.
- Берг Р.Л. Мутация «желтая» (yellow) в популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1961. № 3. Вып. 1. С. 77–89.
- Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Вып. 3. С. 23–60.
- Берг Р.Л., Ляпунов А.А. Предисловие // Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. С. 10.
- Бердников В.А. Эволюция и прогресс. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 192 с.
- Бердяев Н.А. Философия неравенства. Письмо второе. О религиозно-общественных основах общественности. М.: ИМА-пресс, 1990. 288 с.
- Боголюбский С.Н. Проблемы происхождения, эволюции и пороодообразования домашних животных. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Боголюбский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М., 1959. С. 593.
- Богуславский Р.Л. О биологических механизмах доместикации пшеницы // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 680–685.
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве // Мир Божий. 1903а. № 4. С. 257–272.
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве // Мир Божий. 1903б. № 11. С. 199–210.
- Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве // Мир Божий. 1903в. № 12. С. 255–274.
- Бородин П.М. Судьба происхождения // Природа. 1987. № 2. С. 123–125.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. Бюро по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 20. Вып. 3. С. 109.
- Вейсман А. Лекции по эволюционной теории, читанные в Университете во Фрейбурге: Серия первая: С 3 цветными таблицами и 93 рисунками в тексте / Пер. с третьего немецкого переработанного издания В.М. Щиц. П. 1918.
- Вернадский В.И. О полиморфизме как общем свойстве материи // Ученые записки Моск. ун-та, отд-ние естественноисторических наук. 1892. Вып. 9. С. 1–18.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс, 1999. 639 с.
- Галл Я.М. Джулиан Хаксли: творческий образ и эволюционная биология // Информ. вестник ВОГиС. 2001. № 17. С. 15–21.
- Георгидзе В.К. Белая лиса // Каракулеводство и звероводство. 1948. № 2. С. 57–59.
- Гершкович И. Генетика. М.: Наука, 1968. С. 244–256.
- Глуценко И.Е. О положении в биологической науке // Стенографический отчет сессии Всесоюз. академии с.-х. наук им. В.И. Ленина. 31 июля–7 августа 1948 г. М.: Огиз-Сельхозгиз, 1948. С. 191.
- Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т. 10. № 4. С. 72–83.
- Голубовский М.Д. Валентин Сергеевич Кирпични-

- ков. К 100-летию со дня рождения // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 3. С. 281–288.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 126–148.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 159–179.
- Груздев А.Д. Основные закономерности эволюций // Философия науки. 2007. № 4 (35). С. 47–72.
- Данилевский Н.Я. Дарвинизм. Критическое исследование. Т. 1. СПб, 1885. Ч. 1. С. XII+519. Ч. 2. С. XVI+530+148. Т. 2. СПб, 1889. 200 с.
- Дарвин Ч. О происхождении видов путем естественного отбора или сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. М.; Л.: АН СССР, 1939. 350 с.
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. Соч. Т. 4. М.; Л.: АН СССР, 1951. 883 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Книга для учителя / Коммент. А.В. Яблокова, Б.М. Медникова. М.: Просвещение, 1987. 383 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. акад. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука. С.-Петербургское отд-ние, 1991. 539 с.
- Де-Фриз Г. Избранные произведения. М.: Госмедиздат, 1932. 147 с.
- Дженкинс М. Ламарк, Жан Батист. Ламаркизм // 101 ключевая идея: эволюция. М.: Изд-во Торговый дом Гранд, 2001. С. 103–106.
- Захаров И.К. Генетика природных популяций *Drosophila melanogaster*: колебание мутабельности и концентрации аллелей гена *singed* в природных популяциях // Генетика. 1984. Т. 20. № 8. С. 1295–1304.
- Захаров И.К., Ваулин О.В., Илинский Ю.Ю. и др. Источники генетической изменчивости в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 112–126.
- Ильина Е.Д. Наследование основных окрасок у лисиц // Зоол. журнал. 1934. Т. 13. С. 701–713.
- Ильина Е.Д. Основы генетики и селекции пушных зверей. Главпушнина НКВТ, 1935.
- Ильина Е.Д. Организация племенной работы // Кролиководство и звероводство. 1988. № 2. С. 14–15.
- Илюха В.А. Проблемы звероводов в Финляндии // Кролиководство и звероводство. 2001. № 3. С. 29.
- Иогансен В.Л. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М., 1933.
- Иогансен В.Л. О наследовании в популяциях чистых линий. М.; Л.: ОГИЗ-сельхозгиз, 1935. 77 с.
- История преподавания и развития статистики в Петербургском–Ленинградском университете (1819–1971 гг.) / Под ред. проф. И.В. Сиповской и проф. И.П. Сулова. Изд-во ЛГУ, 1972.
- Казачова Т.И., Докукин Ю.М. Племязверосовхозу «Пушкинский» 75 лет // Кролиководство и звероводство. 2003. № 6. С. 6–10.
- Каштанов С.Н., Кирилушкин К.И. Салтыковский серебристый песец // Кролиководство и звероводство. 1999. № 4. С. 14–15.
- Каштанов С.Н. Из истории племязавода «Салтыковский» // Кролиководство и звероводство. 2003. № 6. С. 11–14.
- Кесслер К.Ф. О законе взаимной помощи // Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей. 1880. Т. 11.
- Клер Р.В. Гистология размножения лисы // Сб. работ лаборатории по размножению лисы. М., 1937. С. 27–32.
- Клер Р.В. Методы изучения внутриутробной гибели плодов лисы // Кролиководство и звероводство. 1963. № 6. С. 25–27.
- Клер Р.В. Эмбриональная смертность у песцов // Тр. Всесоюз. с.-х. ин-та заочного образования. 1964. Ч. 2. Вып. 44. С. 98–101.
- Ковалевский А.О. Избранные работы. М., 1951. 671 с.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция. М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Колдаева Е.М. Научные аспекты совершенствования хозяйственно полезных признаков пушных зверей: Автореф. дис. ... д-ра с.-х.н. Родники Московской обл., 2005. 48 с.
- Колдаева Е.М., Милованов Л.В., Трапезов О.В. Породы пушных зверей и кроликов. М., Колос, 2003. 240 с.
- Колкунов В.В. К вопросу об организации селекционных станций и учреждения кафедр по селекции // Тр. Первого Всерос. съезда деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала 10–15 января в г. Харькове. Харьков, 1911. Вып. II. С. 159–166.
- Колмогоров А.Н. Основные понятия теории вероятностей. М., 1936.
- Колмогоров А.Н. Основные понятия теории вероятностей. 2-е изд. М.: Наука, 1974. С. 17.
- Колчинский Э.И., Любомиров Д.Е. Вклад Дж.Г. Симпсона в формирование и развитие синтетической теории эволюции // Историко-биологические исследования. М.: Наука, 1989. Вып. 10. С. 70–89.
- Колчинский Э.И. Диалектизация биологии (дискуссии и репрессии в 20-е–нач. 30-х гг. XX в.) // Вопросы истории естествознания и техники. 1997. № 1.

- Кольман Э.Я. Вредительство в науке // «Большевик». 1931. № 2. С. 71–81.
- Кольцов Н.К. Проблемы прогрессивной эволюции // Биол. журнал. 1933. Т. 2. Вып. 4/5. С. 475–500.
- Костерин О.Э. Дарвинизм как частный случай «бритвы Оккама» // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 416–431.
- Котс А.Ф. О гомологических рядах в окраске оперения Tetraonidae и Phasianidae // Памяти акад. М.А. Мензбира. М.; Л., 1937. С. 227.
- Кропоткин П.А. Взаимная помощь как фактор эволюции. СПб, 1907. 351 с.
- Кропоткин П.А. Взаимопомощь как фактор эволюции. М., 1918. 214 с. (главы 1–2 впервые опубликованы в Англии в журнале «Nineteenth Century», 1890, September, November).
- Кропоткин П.А. Взаимопомощь как фактор эволюции: Харьков, 1919. 357 с.
- Кудрявцев В.Б. Компьютерная технология селекционно-племенной работы // Кролиководство и звероводство. 2000. № 4. С. 6/7. № 5. С. 8–9.
- Кузнецов Л.В. О песцах-гигантах // Кролиководство и звероводство. 2001. № 5. С. 11.
- Кузнецов Г.А. Разведение и селекция пушных зверей и кроликов // Матер. науч.-производственной конф., посвященной 85-летию доктора сельскохозяйственных наук, профессора, Заслуженного деятеля науки Р.Ф. Г.А. Кузнецова. М., 2005. 90 с.
- Кузнецов Г.А. Возможность ускорения создания селекционных достижений в звероводстве // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 233–237.
- Кулешов П.Н. Методы племенного разведения домашних животных. 2 изд. М., 1932.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Культурная флора СССР. Пшеница / Под ред. В.Ф. Дорфеева, О.Н. Коровиной Л.: Колос, 1979. Т. 1. 348 с.; Ячмень / Под ред. В.Д. Кобылянского, М.В. Лукьяновой. Л.: Агропромиздат, 1990. Т. 2. Ч. 2. 421 с.
- Кэтле. Социальная физика или опыт о развитии способностей человека. Брюссель, Париж, С.-Петербург, 1869.
- Лебедев А.П. Учение Дарвина о происхождении мира органического и человека. Философско-критические этюды // Русский вестник. 1873. июль, август.
- Лихачев Д.С. О русской интеллигенции // Новый мир. 1992. № 2. С. 3–9.
- Лоренц К. Восемь смертных грехов цивилизованного человечества. М.: Республика, 1998. 393 с.
- Лотси Я. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности и эволюции при постоянстве вида // Новые идеи в биологии. СПб., 1914. Вып. 4. 119 с.
- Лысенко Т.Д. Корифей науки // Правда. № 67. 8 марта 1953 г.
- Любищев А.А. Об ошибках в применении математики в биологии. 1. Ошибки от недостатка осведомленности // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30. Вып. 5. С. 572–584.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Иностр. лит-ра, 1947.
- Майр Э. Зоолический вид и эволюция. «МИР», 1968.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. «МИР», 1974. 460 с.
- Майр Э. Тимофеев-Ресовский // Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: Очерки. Воспоминания. Материалы. М.: Наука, 1993. 395 с. (Серия «Ученые России. Очерки. Воспоминания. Материалы»).
- Максимов. А.А. О физическом идеализме и защите его акад. А.Ф. Иоффе // Под знаменем марксизма. 1937. № 11/12. С. 190.
- Манн Т. Письма. М.: Наука, 1975. С. 49.
- Медведев Ж.О., Кирпичников В.С. Перспективы советской генетики // Нева. 1963. № 3. С. 165–175.
- Милованов В.К. Крупнейший ученый-зоотехник (К десятилетию со дня смерти проф. П.Н. Кулешова) // Вестн. животноводства. 1946. Вып. 5.
- Милованов Л.В. Век отечественного звероводства (из истории отрасли) // Кролиководство и звероводство. 1997. № 1. С. 8–11.
- Милованов Л.В. Пионеры лисоводства // Кролиководство и звероводство. 2000. № 2. С. 19–22.
- Милованов Л.В. История звероводства. Салтыковский. М.: Колос-Пресс, 2001а. С. 47.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001б. № 2. С. 15–18.
- Милованов Л.В. Шкурки норки на пушном рынке // Кролиководство и звероводство. 2001в. № 4. С. 16–18. № 5. С. 16–17.
- Нюхалов А.П. 25 лет работы с лисицами // Кролиководство и звероводство. 2001. № 1. С. 14–15.
- Панин А.И. Корреляция и отбор в овцеводстве: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иваново, 1942.
- Писарев Д.И. Борьба за жизнь // Собр. соч. СПб, 1894. Т. 3. С. 342–343.
- Писарев Д.И. Прогресс в мире животных и растений // Собр. соч. и статей в 12 томах. М.: Наука, 2003. Т. 6. 637 с.
- Поппер К. Логика и рост научного знания. М., 1983. С. 482.
- Портнова Н.Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6.
- Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. 1966. № 4. С. 15–16.
- Потемкин Н.Д. Зоотехник-дарвинист (Памяти проф.

- П.Н. Кулешова) // Проблемы животноводства. 1937. № 3.
- Рассел Б. История западной философии. М., 1959. С. 257.
- Реньи А. Письма о вероятности. Мир, 1970. 96 с.
- Репин Л. Разгром генетиков поддержал Сталин // Комсомольская правда. 31 июля 2003 г. С. 11.
- Родин С.Н. Увидеть за частным общее // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 174–179.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйш. шк., 1978. 448 с.
- Ромашов Д.Д. Ильина Е.Д. Анализ популяций лисицы по формуле Гарди // Докл. АН. 1942. Т. 37. № 5/6. С. 220–224.
- Сайдинов А.В. Историю хозяйства делают люди // Кролиководство и звероводство. 2006а. № 4. С. 1. 16–21.
- Сайдинов А.В. Звероводы обсуждают программу развития отрасли // Кролиководство и звероводство. 2006б. № 5. С. 5–11.
- Сайдинов А.В. Еще одна веха в истории соболеводства // Кролиководство и звероводство. 2008. № 3. С. 15–17.
- Сачков Ю.В. Вероятность как загадка бытия и познания // Вопросы философии. 2006. № 1. С. 80–94.
- Серебровский А.С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных // Научное слово. 1928. № 29. С. 3–22.
- Снытко Э.Г., Кирилушкин И.Ф. Эффективность оценки соболей по качеству потомства // Тр. НИИПЗК. 1983. № 29. С. 111–115.
- Сонин А.С. Физический идеализм. История одной идеологической кампании. М: Физматгиз, 1994.
- Сталин И.В. Речь на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 1938 г. М.: Госполитиздат.
- Страхов Н.Н. Дурные признаки // Время. 1862, ноябрь.
- Страхов Н.Н. Полное опровержение дарвинизма // Русский вестник. 1887.
- Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений (Этюды по эволюционной морфологии) // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71–176.
- Терентьев П.В. Метод индексов в систематике // Изв. АН СССР. 1936. Вып. 6. С. 1285–1290.
- Терентьев П.В. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* // Зоол. журнал. 1945. Т. 24. Вып. 3. С. 175–181.
- Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1959. № 9. С. 137–141.
- Терентьев П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. С. 27–36.
- Терентьев П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966. С. 3–20.
- Тимирязев К.А. Книга Дарвина, ее критики и комментаторы // Отечественные записки СПб. 1864. № 8, 11, 12. 3–17-е изд. под заголовком «Чарльз Дарвин и его учение».
- Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. I. Геновариация *radius incompletus* у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биологии (А). 1925. Т. 1. Вып. 3/4. С. 93–142.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Из воспоминаний, записанных 12 декабря 1974 г. В.Д. Дувакиным // Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: Очерки. Воспоминания. Материалы. М.: Наука, 1993. 395 с. (Серия «Ученые России. Очерки. Воспоминания. Материалы»).
- Трут Л.Н. Альтернативен ли отбор изменчивости или комплиментарен ей? // Генетика. 1993. Т. 29. № 12. С. 1941–1952.
- Трут Л.Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск, 2000. С. 7–21.
- Трут Л.Н. Хищники становятся ручными // Наука в Сибири. Еженедельная газета СО РАН. Ноябрь 2006. № 43 (2578). <http://www-sbras.ru/HBC/>.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложение и перспективы развития. Система. Симметрия. Гармония. М., 1988.
- Федорова О.И. Преобразование и изменчивость экстерьерных и интерьерных признаков у американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) в ходе их промышленной доместикации // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. Принята в редакцию.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М.: Наука, 1978. С. 239.
- Хаксли Дж. Хаксли о теории эволюции // Британский союзник. 15 июля 1945 г. № 28 (153).
- Чайковский Ю.В. Активный связанный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 726 с.
- Чекалова Т.М. Определение оптимального срока спаривания песцов // Кролиководство и звероводство. 1972. № 2. С. 25–26.
- Чекалова Т.М. Памяти Роберта Владимировича Клера // Кролиководство и звероводство. 2003. № 2. С. 18–19.
- Чекалова Т.М., Клер Р.В. Эмбриональная смерт-

- ность у песцов // Тр. ВСХИЗО. 1971. Вып. 44. С. 152–154.
- Чекалова Т.М., Матвеева С.В. Анализ воспроизводительной способности стада Вятских красных лисиц «огневок» // Сб. науч. тр. МГАВМиБ им. К.И. Скрябина. М., 2001. С. 266–267.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. (А). 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54; Вып. 4. С. 237–240. То же: Бюл. МОИП (биол.). 1965. Т. 70. № 4. С. 34–75; В кн.: Классики советской генетики, 1920–1940. Л.: Наука. 1968. С. 133–170; Сокращенный англ. перевод Ф.Г.Добржанского: Cold Spring Harbor Symp., 1959. V. 24. P. 167–195. Пер. с французского: S.S. Tchetverikoff. Les Lois de l'Heredité. Mont-Pelerin. 1970.
- Чупров А.А. Статистика. Издание библиотеки студентов юристов. Киев: Типолитография «Прогресс», 1907.
- Чупров А.А. Очерки по теории статистики. Второе изд., пересмотр. и доп. Изд-е М. и С. Сабашниковых. СПб: Типография «Правды», 1910.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шумилина Н.Н. Доместикационные преобразования конституциональных особенностей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) в ходе их промышленного разведения // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 109–114.
- Шумный В.К. Проблемы биологии в XXI в. // Философия науки. 1999. № 1(5). С. 39–46.
- Шумный В.К. Глобализм обобщений Николая Ивановича Вавилова // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 477–478.
- Энгельгардт А.Н. По поводу книги Дарвина // С.-Петербург. ведомости. 1864. № 57. С. 33–35; № 64. С. 5–7; № 70. С. 17–18.
- Энгельс Ф. [Письмо] К. Марксу. Около 12 декабря 1859 г. // Маркс К. и Энгельс Ф. Сочинения. Т. 22. М.: Л., 1931. С. 468.
- Яблоков А.В. Об учителе // Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: Очерки. Воспоминания. Материалы. М.: Наука, 1993. 395 с. (Серия «Ученые России. Очерки. Воспоминания. Материалы»).
- Adams M. The founding of population genetics: contribution of the Четвериков school, 1924–1934 // J. Hist. Biol. 1968. V. 1. № 1. P. 23–39.
- Adams M. Towards a synthesis: population concepts in Russian evolutionary thought, 1925–1935 // J. Hist. Biol. 1970. V. 3. № 1. P. 107–129.
- Babkoff V. Darwinisme russe // Dictionnaire du Darwinisme et de l'Evolution / P. Tort, dir. Paris. Presses Universitaires de France. 1996. Т. «А-Е». P. 1044–1108.
- Bar-Yosef O. Natufian: a complex society of foragers // Beyond Foraging and Collecting: Evolutionary Change in Hunter-Gathering Settlement Systems. N.T.: Kluwer Acad. and Plenum Publ. 2002. P. 91–149.
- Bateson W. Materials for the Study of Variation, Treated with Special Regard to Discontinuity in the Origin of Species. London, 1894.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // Science. 1969. V. 5. P. 47–52.
- Belyaev D.K., Trut L.N., Ruvinsky A.O. Genetics of the W locus in foxes and expression of its lethal effects // J. Hered. 1975. V. 66. P. 331–338.
- Bolk L. Das Problem der Menschwerdung. Jena, 1926.
- Cleland R.E. The Cytogenetics of Oenothera // Adv. Genet. 1962. V. 11. № 147.
- Darwin Ch. The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols, Murray, London, 1868, republished in 1875.
- Darwin Ch. The Life and Letters Edited by His Son Francis Darwin, 3 vol. London, 1888.
- Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Third notebook (October 1838–July 1839) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960a. V. 2. № 4. P. 128–150.
- Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Fourth notebook. (October 1838–July 1839) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960b. V. 2. № 5. P. 153–183.
- Darwin Ch. Natural Selection: Written from 1856 to 1858 / Ed. R. Stauffer. Cambridge, 1975. P. 110.
- Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication // Nature. 2002. V. 418. № 6898. P. 700–707.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. Columbiz Univ. Press. N.Y. 1937. (2nd ed., 1941; 3rd ed., 1951).
- Dobzhansky Th. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // The Amer. Biol. Teacher. 1973. V. 35. P. 125–129.
- Dyson F. Infinite in all directions. N.Y.: Harper and Row, 1988. P. 5.
- Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. London: Longman, 1981. 365 p.
- Fisher R.A. The genetic theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 722 p.
- Fisher R.A. Statistical Methods for Research Workers. 2nd ed. Edinburgh–London, 1937a.
- Fisher R.A. The Design of Experiments. 2nd ed.

- Edinburg–London, 1937b.
- Ford E. Ecological genetics. London: Methuen, 1964 [2nd ed., 1965. London: Chapman and Hall]; 3rd ed., 1971; 4th ed., 1975)]. 410 p.
- Goncharov N.P., Golovkina K.A., Kilian B. Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind // *Biosphere Origin and Evolution* / Eds N. Dobretsov *et al.* Springer, 2008. P. 407–419.
- Green M., Depew D.J. The Philosophy of Biology. An Episodic History. Cambridge Univ. Press, 2004. 438 p.
- Haldane J.B.S. The selective elimination of silver foxes in Eqasten in Canada // *J. Genet.* 1942. V. 44. P. 296.
- Hammer K. Das Domesticationssyndrom // *Genet. Res. Crop Evol.* 1984. B. 32. № 3. S. 11–34.
- Huxley J. Evolution: The Modern Synthesis. London: George Allen & Unwin, 1942. 645 p.
- Huxley T. The struggle for existence and its bearing upon man // *Nineteenth Century.* 1888. V. 23. P. 163–186.
- Johannsen W.L. Über Erblingkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena. Fischer, 1903. 68 s.
- Kropotkin P. Mutual aid among animals // *Nineteenth Century.* 1890. V. 28. № 165. P. 699–719; 720–744.
- Kropotkin P. Mutual aid: a factor of evolution. London, 1902.
- Kropotkin Peter: Gegenseitige Hilfe in der Entwicklung. Leipzig, 1904.
- Kropotkin P. Mutual aid: a factor of evolution. Boston: Extending Horizon Books, 1955. 210 p.
- Lamarck J. Philosophie zoologique. 2 vol. Paris, 1809.
- Lotsy J.P. Evolution by Means of Hybridization. The Hague, M. Nijhoff. 1916.
- Mayr E. Change of genetic environment and evolution // *Evolution as a process* / Ed. J. Huxley, A.S. Hardy, E.B. Ford. London: Allen and Unwin, 1954. P. 157–180.
- Mayr E. Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist. Cambridge (Mass.), 1988.
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* 1973. V. 39. P. 205–260.
- Mink Production / Ed. G. Jørgensen. Danish Fur Breeders Association. 1985 (1st English ed.). Scientifur, 1984. 399 p.
- Ohno S. The notion of the Cambrian pananimalia genome // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 8475–8478.
- Pearson K. Regression, heredity and panmixia // *Phylos. Trans.* 1896.
- Pearson K. Biometrika – A journal for the statistical study of biological problem founded by W.F.R. Weldon, Francis Galton and Karl Pearson, ed. K. Pearson. 1902.
- Ross-Ibarra J. Quantitative trait loci and the study of plant domestication // *Genetica.* 2005. V. 123. № 1/2. P. 197–204.
- Sedgwick A. Objections to Mr Darwin's Theory of the Origin of Species. The Spectator, XXXIII, 1860. P. 285–286.
- Simpson G.G. Organisms and molecules in evolution // *Science.* 1964. № 146. P. 1535–1538.
- Tanno K., Willcox G. How fast was wild wheat domesticated? // *Science.* 2006. V. 311. P. 1886.
- Todes D. Darwin without Maltus. The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought. N.Y.; Oxford: Oxford Univ. Press, 1989. 216 p.
- Trut L.N. Early canid domestication: the farm-fox experiment // *Amer. Sci.* 1999. V. 87. P. 160–169.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // *J. Genetics.* 1922. XII. P. 47–89.
- Vries de H. Die Mutationstheorie: Versuche und Beobachtungen ueber die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Leipzig: Welt, 1901. BD 1; 1903. BD 2.
- Vucinich A. Darwin in Russian Thought. Berkley; Los Angeles; London: University of California Press, 1988. 468 p.
- Weismann A. Studien zur Descendenztheorie. Leipzig, 1876. Bd. 2. S. 137.
- Weismann A. Über die Vererbung. Jena, 1883. S. 20.
- Weizsacker C.F. von. Probability and Quantum Mechanics // *Brit. J. Phil. Sci.* 1973. V. 24. P. 321.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // *Genetics.* 1931. V. 16. P. 97–159.
- Wright S. Physiological Genetics, Ecology of Populations, and Natural Selection // *The Evolution of Life* / Ed. S. Tax. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1960. P. 429–475.
- Wright S. Evolution and the Genetics of Population. Genetics and Biometric Foundations. Chicago Univ. Press, 1968. V. 1. 431 p.
- Wright S. Evolution and Genetics of Populations. Experimental Results and Evolutionary deductions. Chicago: Press. 1977. V. 2. 613 p.

DARWINISM AND THE LESSONS OF PRACTICAL SELECTION IN RUSSIA

O.V. Trapezov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Summary

The publication of an epoch-making work «On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life» by Charles Darwin 150 years ago established a milestone celebration of the onset of a scientific revolution – the triumph of evolutionary theory.

The beginning of the 20th century was marked by the establishment of genetics, the ideas of which were brought up by a number of scholars to aim criticism at the Darwinian theory of natural selection. Unlike those was Sergey S. Chetverikov, who settled the controversy in his historic publication titled «On several aspects of evolutionary process, as they are seen from the viewpoint of contemporary genetics».

The Russian agricultural society has been benevolent in the acceptance of Darwinian theory since its advent. A remarkable expert in zootechnics and a classical scholar of animal breeding theory, P.N. Kuleshov, in being a Darwinian advocate, will later write: «A resolute employment of Darwinism as a central principle in organization of animal breeding will yield the essential results» (1932).

For Darwin himself, the remarkable achievements of breeding in the introduction of new animal breeds and plant varieties were a testimony against Lamarckian «exercizing» and heritability of desirable acquired traits. In his opinion, the origin of genetic variation had such an unpredictable, nondirectional and random nature, that he was the first to introduce the concepts of randomness and probability in biology.

In our country's history, the Lamarckian bias was associated with forced collectivization and deterioration of gene pools in agriculture, and culminated in a debacle seccion of the Russian Academy of Agriculture in August 1948. The Russian breeding science has paid an exorbitant toll for its employment of anti-Darwinian phraseology.

Today, the Darwinian theory in its original form gained such a universal acceptance that it turns complicated to consider the matters of both evolutionary and breeding processes while refraining the concepts of selection of desirable traits and favored genes. Three principal forms of selection are explicated from the contemporary literature on genetics and selection, namely, 1) directional selection; 2) stabilizing selection along with its antithese, destabilizing selection; 3) disrupting or diversifying selection.

However, the question still stands: are variability, randomness and probability actually independent of the selection process in which they are involved in every particular case. The central dogma of the synthetic evolutionary theory postulates that variability and selection act independently in evolutionary process and, thus, the creative role of selection can only be realized in the employment of independently originating variations. The geneticist D.K. Belyaev has called in question the central dogma and indicated that the creative role of selection and its relationship with variability had not been properly analyzed, as yet. His original assumption was that selection can be complementary to variability, moreover, the former can generate the latter.