ИНФОРМАЦИОННЫЙ
ВЕСТНИК
ВОГиС
ОСНОВАН В 1997 г.

Том 13

2

июнь 2009

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ: 200 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЧАРЛЗА ДАРВИНА
В.К. Шумный, Н.А. Колчанов, И.К. Захаров, В.В. Суслов 246

ДАРВИНИЗМ И УРОКИ РОССИЙСКОЙ ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ
О.В. Трапезов 249

РОСТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МЫСЛИ В РАННЕМ ТВОРЧЕСТВЕ ЧАРЛЗА ДАРВИНА. «ЗАДЕРЖКА» В РАБОТЕ НАД ТЕОРИЕЙ ЭВОЛЮЦИИ
Я.М. Галл 298

ДАРВИН И УОЛЛЕС: ДРАМА СОАВТОРСТВА И НЕСОГЛАСИЯ
М.Д. Голубовский 321

О РОЛИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ
Л.А. Першина 336

ГОРИЗОНТАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС ГЕНОВ У ЭУКАРИОТ
С.В. Шестаков 345

100 ЛЕТ ТЕОРИИ СИМБИОГЕНЕЗА
И.А. Захаров 355

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ
С.Г. Инге-Вечтомов 362

МОДЕЛИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ
Н.Н. Юрченко, И.В. Дейнеко, И.К. Захаров 372

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КАК ОСНОВА ИНТЕГРАЦИИ НАУК О ЖИЗНИ И ЧЕЛОВЕКЕ
Н.К. Янковский, С.А. Боринская 384

ТЕОРИЯ ПОЛОВОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ В СВЕТЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ Д.К. БЕЛЯЕВА
М.А. Потапов, В.И. Евсиков 390

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СЛЕДЫ ИСТОРИЧЕСКИХ И ДОИСТОРИЧЕСКИХ МИГРАЦИЙ: КОНТИНЕНТЫ, РЕГИОНЫ, НАРОДЫ
Е.В. Балановская, О.П. Балановский 401

ДАРВИНОВСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И РЕГУЛЯТОРНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ
В.В. Суслов, Н.А. Колчанов 410

ДАРВИН: ПОРА ПРОЩАТЬСЯ?
А.В. Куприянов 440

О ЧЕМ ПИСАЛ ДАРВИН?
О.Э. Костерин, Т.Д. Колесникова 448

«ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ ...». 150 ЛЕТ СПУСТЯ
П.М. Бородин 480

АКАДЕМИК СЕРГЕЙ ГЕОРГИЕВИЧ ИНГЕ-ВЕЧТОМОВ: 70 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 45 ЛЕТ НАУЧНОЙ И ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
В.К. Шумный, Н.А. Колчанов, И.К. Захаров 495

THE HERALD
OF VAVILOV SOCIETY
FOR GENETICISTS AND
BREEDING SCIENTISTS

THE HERALD VAVILOV SOC. GENET. BREED. SCI.

Vol. 13

2

June 2009

Content

INTRODUCTION: 200th ANNIVERSARY OF THE BIRTH OF CHARLES DARWIN
V.K. Shumny, N.A. Kolchanov, I.K. Zakharov, V.V. Suslov..... 246

DARWINISM AND THE LESSONS OF PRACTICAL SELECTION IN RUSSIA
O.V. Trapezov 249

THE GROWTH OF THE EVOLUTIONARY IDEAS IN EARLY CREATIVE ACTIVITIES OF CHARLES DARWIN. THE LONG DELAY IN WORK OVER THE EVOLUTIONARY THEORY
Ya.M. Gall 298

DARWIN AND WALLACE: COAUTHORSHIP AND DISAGREEMENT
M.D. Golubovsky 321

ON THE ROLE OF WIDE HYBRIDIZATION AND POLYPLOIDY IN PLANTS' EVOLUTION
L.A. Pershina 336

HORIZONTAL GENE TRANSFER IN EUKARYOTES
S.V. Shestakov 345

100 YEARS OF SYMBIOGENESIS THEORY
I.A. Zakharov 355

ECOLOGICAL GENETICS AND THE THEORY OF EVOLUTION
S.G. Inge-Vechtomov 362

MODELS IN EVOLUTIONARY BIOLOGY
N.N. Yurchenko, I.V. Deineko, I.K. Zakharov 372

GENETIC STUDIES AS A BRIDGE BETWEEN LIFE AND HUMANITARIAN SCIENCES
N.K. Yankovsky, S.A. Borinskaya 384

DARWIN'S THEORY OF SEXUAL SELECTION AND THE PROSPECTS OF ITS DEVELOPMENT FROM THE STANDPOINT OF D.K. BELYAEV'S EVOLUTIONARY CONCEPTS
M.A. Potapov, V.I. Evsikov 390

GENETIC TRACES OF HISTORIC AND PREHISTORIC MIGRATIONS: CONTINENTS, REGIONS, PEOPLES
E.V. Balanovskaya, O.P. Balanovsky 401

DARVINIAN EVOLUTION AND REGULATORY GENE STRUCTURE
V.V. Suslov, N.A. Kolchanov 410

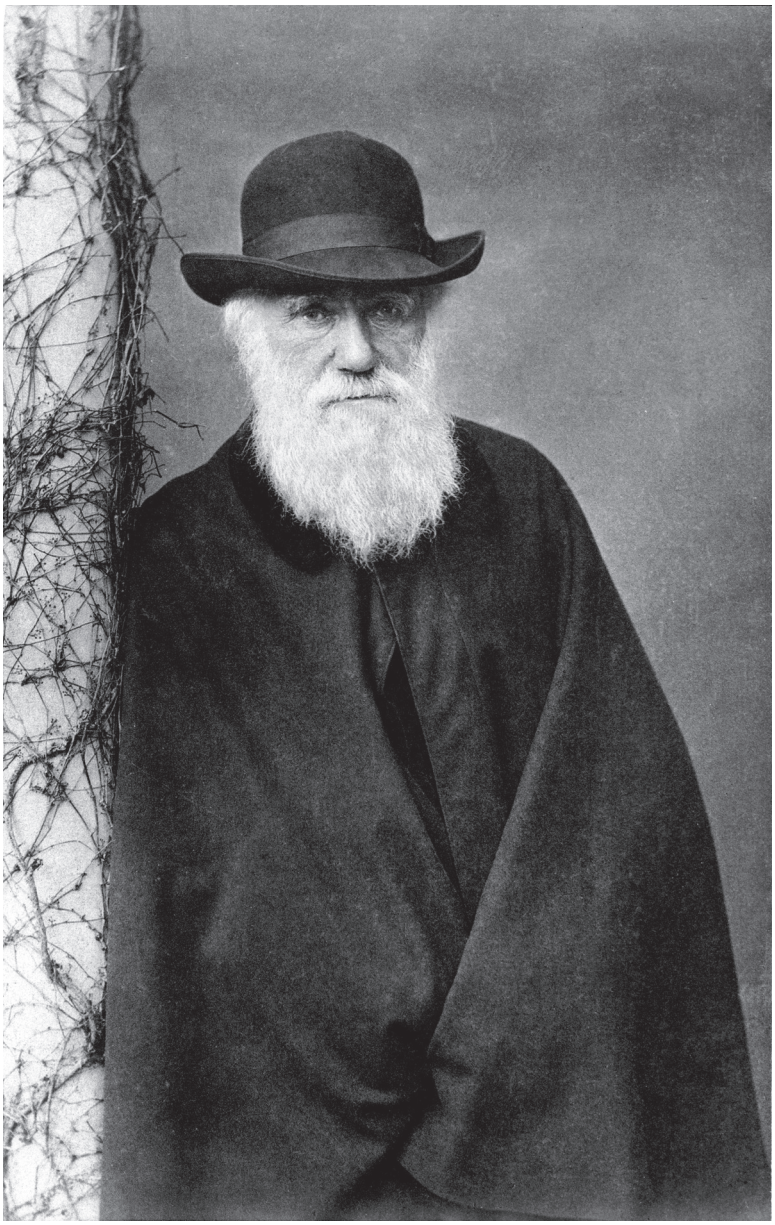
FAREWELL TO DARWIN
A.V. Kouprianov 440

WHAT DID DARWIN WRITE ABOUT?
O.E. Kosterin, T.D. Kolesnikova 448

THE ORIGIN OF SPECIES ... 150 YEARS LATER
P.M. Borodin 480

ACADEMICIAN SERGEI GEORGIEVICH INGE-VECHTOMOV: 70th ANNIVERSARY OF THE BIRTH AND 45 YEARS OF SCIENTIFIC AND PEDAGOGIC ACTIVITY
V.K. Shumny, N.A. Kolchanov, I.K. Zakharov 495

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



Ch. Darwin

ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

By CHARLES DARWIN, M.A.,

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

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

ПРЕДИСЛОВИЕ: 200 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЧАРЛЗА ДАРВИНА

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

Говоря о Ч. Дарвине, мы должны отдать дань уважения и его предшественникам. Эволюционная теория Дарвина опирается на огромный труд поколений естествоиспытателей, разработавших принципы биологической классификации (упомянем лишь К. Линнея, Ж. Кювье и Ж.-Б. Ламарка) и упорядочивших огромное разнообразие животных и растений. Ими была разработана иерархия диагностических признаков для таксонов различных рангов, не утерявшая значение до нашего времени. Однако, классифицируя организмы, биологи поневоле обращали внимание лишь на то общее, что было у всех особей вида – константные качественные признаки, четко передающиеся по наследству. Таким образом, наблюдавшееся в природе биоразнообразие редуцировалось к идеальной схеме. Ч. Дарвин впервые ввел в научный оборот малоинтересные для систематиков того времени признаки, варьирующие внутри вида. Построив теорию эволюционного формирования разнообразия таксонов, основанную на отборе таких неопределенных внутривидовых уклонений, он совершил революцию в биологии, поставив в центр изучения реальные биологические объекты, хорошо знакомые натуралистам, но ускользавшие от внимания строгих систематиков XIX в. Теперь мы называем эти объекты популяциями и не мыслим без них биологии, но тогда это был настоящий переворот в научном мировоззрении. Теория Ч. Дарвина была восторженно принята теми учеными, кто работал с большими выборками особей и их признаков (А. Уоллес, Т. Гексли, А.О. и В.О. Ковалевские, К.А. Тимирязев и др.), но встретила оппозицию у тех, кто в силу специфики материала или не имел выхода на популяционную изменчивость, или недостаточно представлял реальную среду обитания, например у большей части палеонтологов (Р. Оуэн, Э. Коп, Г. Осборн и др.), ряда эмбриологов (К.М. Бэр, Х. Дриш) и систематиков (К. Нэгели и др.), либо изучали малые и географически строго изолированные выборки (Л.С. Берг). По обе стороны баррикад оказались выдающиеся ученые, что и определило накал дискуссий, но, к сожалению, лишь единицы отдавали себе отчет в том, что уважаемые оппоненты говорят на разных языках.

Именно такой печатью взаимонепонимания омрачены отношения дарвинизма и генетики начиная с открытия Г. Менделя вплоть до работ С.С. Четверикова и Н.И. Вавилова. Логическим шагом, продолжающим «Происхождение видов …», являлось изучение законов наследуемости варьирующих признаков. Предприняв этот шаг, Ч. Дарвин, Ф. Гальтон и Ш. Нодэн не предполагали, с каким качественно сложным и трудным для количественной характеристики явлением им придется столкнуться. Как это ни парадоксально, для того чтобы изучить законы наследственности, биологам вновь потребовалась простая модель, редуцирующая сложные распределения количественных признаков в поколениях к простой и ясной схеме. Г. Мендель, предложив такую модель в 1865 г., сознательно опирался на надежные и проверенные константные качественные признаки. Следует отметить важный момент: с точки зрения дарвиновской адаптации это были абсолютно нейтральные признаки[1]: жизнеспособность и плодовитость линий гороха с зелеными и желтыми семенами и гибридов были идентичными. Это позволило Г. Менделю изящно обойти основную проблему всех гибридизаторов от неизвестного нам табунщика, впервые получившего мула, до Э. Найта, О. Сажрэ, Ш. Нодэна и самого Ч. Дарвина – низкую жизнеспособность и стерильность в поколении F_1.

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

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

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

Другим катализатором синтеза генетики и эволюционизма стали работы Н.И. Вавилова и его школы, собравшей огромный материал по изменчивости природных популяций растений в различных физико-географических условиях. Итогом этой работы стали: 1) закон гомологических рядов наследственной изменчивости (Vavilov N.I. The low of homologous series in variation // J. of Genetics. 1922. V. XII. P. 47–89), впервые в биологии открывший пути для прогнозирования фиксируемых естественным отбором мутаций; 2) учение о центрах происхождения культурных растений, позволившее вести поиск растений с прогнозируемыми фенотипами. Изучив ряд изменчивости для одного вида и сопоставив каждому фенотипу физико-географические условия его ареала, можно указать условия, в которых у родственного вида будет зафиксирована сходная изменчивость. Если С.С. Четвериков, работая с популяциями, продолжал изучать в основном константные признаки, Н.И. Вавилов, наряду с ними, впервые широко исследовал изменчивость варьирующих признаков с существенной адаптивной компонентой (засухоустойчивость, иммунитет, фотопериодизм, температурочувствительность, динамика онтогенеза). На примере изменчивости природных популяций Н.И. Вавилов поставил вопрос о влиянии среды на проявление генов в фенотипе, указав, таким образом, на возможный механизм действия дарвиновского отбора. Экспериментально этот вопрос был разрешен Н.В. Тимофеевым-Ресовским, введшим понятия экспрессивности и пенетрантности (Timofeeff-Ressovsky N.V. Studies on the phenotype manifestation of hereditary factors. I. On the phenotypic manifestation of the genovariation radius incompletus in *Drosophila funebris* // Genetics. 1927. V. 12. P. 128–198).

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

тические формулировки эволюционных процессов с эмпирическими исследованиями[2]. Заключительным этапом синтеза генетики и дарвинизма стала синтетическая теория эволюции (СТЭ), начавшая складываться в 1940-е гг., когда были опубликованы книга Дж. Хаксли (Ju. Huxley. «Evolution: The Modern Synthesis». 1942. – «Эволюция: современный синтез») и коллективная монография под его редакцией («The New Systematics». 1940 – «Новая систематика»). Пора было подводить итоги.

С одной стороны, достижения впечатляли: биология впервые в своей истории становилась точной наукой. Трудами Ф. Добржанского, Г. Симпсона, Э. Майра и многих других был построен надежный мост взаимопонимания между теоретической и экспериментальной популяционной биологией. Использование математических методов позволило выявить принципиально новые явления. Так, Р. Фишер и С. Райт и параллельно Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов показали, что динамику частот аллелей в малых популяциях определяет не только панмиксия и отбор, но и случайные, стохастические факторы (так называемые дрейф генов или генетико-автоматические процессы). Эта идея вновь была подхвачена в 1960 г. М. Кимурой и другими сторонниками так называемой теории нейтральной эволюции, по которой на молекулярном уровне чаще всего происходит случайная фиксация нейтральных или почти нейтральных мутаций. Они составляют подавляющее большинство[3]. Фиксация адаптивных мутаций происходит гораздо реже (что и явилось поводом для очередных бурных дискуссий). Таким образом, количественно расплывчатое определение дарвиновской эволюции оказалось формализованным в математически четких терминах, указавших ее естественные пределы на популяционном и молекулярно-биологическом уровнях. И это было несомненным и выдающимся успехом!

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

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

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

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

В.К. Шумный, Н.А. Колчанов, И.К. Захаров, В.В. Суслов

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 мореплаваний на парусных судах.

Начало дарвинизма

Когда Дарвин обнародовал свои мысли, во всем мире у него немедленно появились яростные 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 божию». 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 внутриполитического 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 российского 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 стриженых курсисток, волосатых нестриженых студентов, страшной «нечаевщины» до тотальной критики Л. Толстым и М. Бакуниным 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 бóльшую 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 (Kropotkin, 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 бóльшую 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 бóльшую 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 бóльшие 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, обилием пыльцы 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 происходит 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 Johannsen, 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 отметает 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 нейтрализм, 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 биметриками 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 уклонениям, 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 многоразличным 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 счел 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 российского 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 равития 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 индивидуальном 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 *леталями*, а чрезвычайно ослабленные формы – *сублеталями*. 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, закономерно 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 волосяного 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.

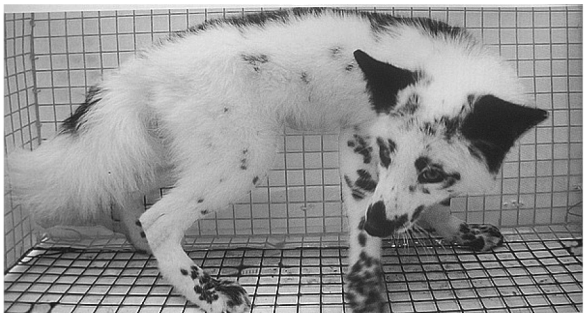
Мутации никогда не проявляются в изменении отдельных признаков (это отчасти возможно лишь в организмах с мозаичным типом развития), а всегда являются в виде изменений корреляционных соотношений, причем существующие корреляции часто теряются, а взамен этого устанавливаются подчас совершенно новые. У мохноногих 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 адиогенной тканью, которая развивается за счет скелетогенной (Боголюбский, 1940, 1959).

На основе установления новых корреляций в процессе доместикации 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 бóльшего 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).

а



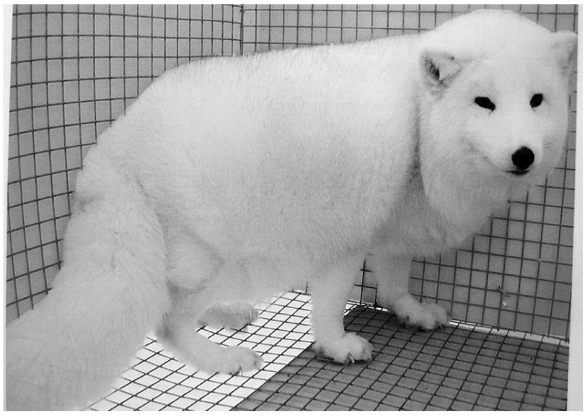
б

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^g/+. 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).

а



б

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

а – мутация окраски волосяного покрова *тень* (*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).

Доместикация – одно из самых ранних интеллектуальных достижений человечества

Доместикация явилась первым этапом науки и технологии в истории человечества, обеспечившим человека мощными продуцентами – породами 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 доместикации (Tanno, Willcox, 2006). На этом фоне единственным исключением является доместикация 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 доместикации 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 доместикации лисиц, песцов, норок, соболей и нутрий в Северной Америке и России. С какой скоростью? Он связан с темпами доместикационных 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 доместикации, и проблемой конвергентной доместикации. Мы можем ответить на вопрос: каков механизм появления *de novo* или изменения выраженности доместикационных признаков. Нам известно, насколько полны и точны датировки, касающиеся процесса доместикации пушных зверей. Мы знаем, какие внешние и «внутренние» изменения претерпели дикие пушные звери в процессе доместикации. Но нам все еще предстоит получить ответ на фундаментальный вопрос: какая существует связь между доместикацией пушных зверей и общими контурами доместикации 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 ± 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 значительнее: 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).

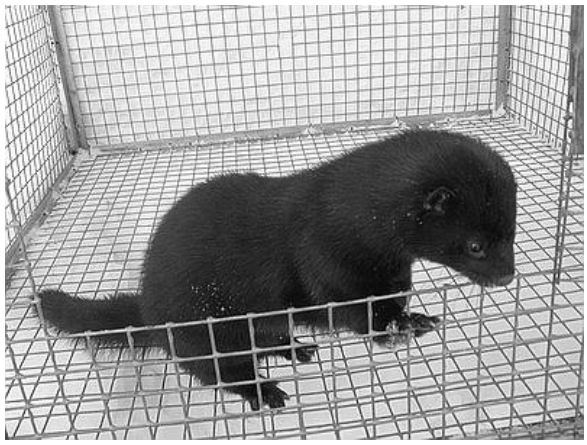
3. У одомашниваемых зверей резко усиливаются темпы и размах изменчивости по самым разным признакам.

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 доместикационом 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 доместикации *серебристо-черных* лисиц Н.Н. Шумилиной 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 с дикими сородичами половой диморфизм по живой массе тела обнаруживается на 40 дней позже – лишь в 50-дневном возрасте (Федорова, 2009, принята в редакцию).

а



б

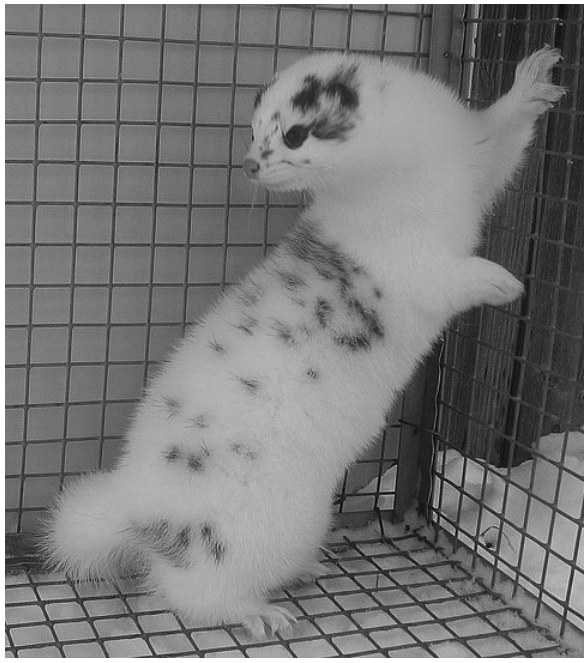


Рис. 3. В ходе доместикации американской норки регистрируется появление окрасочных новшеств доминантной и полудоминантной природы, не встречавшихся в прежней эволюционной истории этого вида.

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

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 отделительного 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 доместицированного 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 –заполыхала 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 классова”. 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 некой 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 пролегает 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” (Mayr, 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) (Dobzhanzky, 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. Алпатова. 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 революционера-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 полузнания, 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 доместицированные 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 неодарвинистов 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 доместикации 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. Шмальгаузеном 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 уклонений 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 доместикации *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 доместикации. 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 доместикации, 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 звероферммы (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. Приобретя 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, доместициру-

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 уклонениями 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 уклонений, неприметных для неопытного глаза, – уклонений, 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, разновидности 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 бóльшем 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 «Происхождения 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 доместикации 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 внутрипородный 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. Молочникова (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 внутрипородный *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 породообразованию: 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, Клитомах 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 незнакомства 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 немыслимым 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 некой 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 «Biometrica» на немецком языке.

Р.Л. Берг и А.А. Ляпунов, рассматривая проблемы биокибернетики 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 изложения. 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 бóльшей 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 *дрейф 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 неисчислимое 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 (Mayr, 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 повинуется 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. км^2 (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* – «2*pq*».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.

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 аберративного 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.

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 всесильные 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. 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 Вейцзеккер: «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 вьюрков, 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 доместикации»: «… хотя человек не вызывает изменчивость и даже не может предотвратить ее, он может отбирать, сохранять и накоплять 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 энтомологическом 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 эспозиции 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 звероосовхозе «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 *растекаемость 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 бóльшую серебристость, как «внушить» эту целевую установку генам?

Для этого, прежде всего, необходимо было выявить закономерности наследования этого признака. Иными словами, установить, какая генная компонента ведает серебристостью. Это можно было сделать, разложив признак «по полочкам» – с определением площади серебристости: 150 см^2, 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 «лисьей» модели, и именно она приведет его к знаменитой концепции дестабилизирующего отбора как антитезы отбора стабилизирующего, когда отбор *сам*! способен порождать 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 напоминали 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 доместикации 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 *полиморфизм 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 ≥ 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; Meyen, 1973; Урманцев, 1988). Вскоре это понятие перекочевало 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* – *изменени*е, 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 (Quitelet, 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 биномиальной 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 проделывается 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

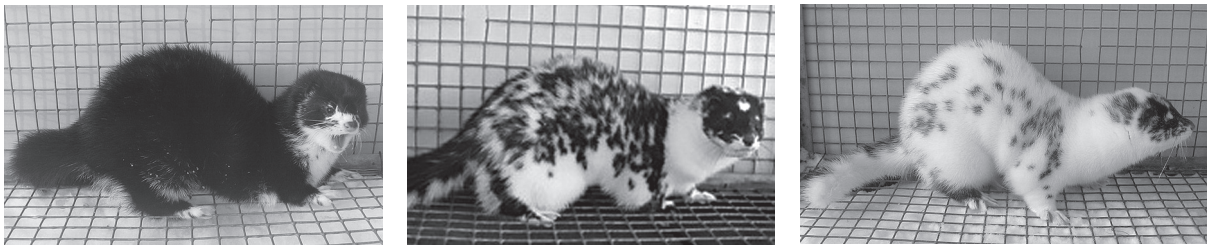


Рис. 4. В центре средняя, или нормальная, особь у американских норок клеточного разведения, несущих полудоминантную мутацию окраски *карельская пестрая* (S^K/+), и два крайних предела (слева – предельно темный, справа – предельно светлый тип).

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 шажок 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 некой 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 биноминальной вариационной кривой, так и нормальный закон распределения – его впоследствии еще назовут *распределение статистических данных* – можно изобразить колоколообразной кривой, получившей название *гауссово 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 опреления, 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. Дáйсон 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 средовой 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 С, 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 «Biometrica», 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 нейрогистолога 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 разбиралось 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 однояйцовых 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 особенная реактивная система, способная продуцировать изменчивость (Belyaev, 1969). Это наводило на мысль, что имеется универсальный генетический механизм формообразования на самом первом этапе доместикации, когда отбор мог действовать на какие-то специфические для доместикации 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 домести-

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 дупликации, 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 предетерминизмом 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 кишечнополостных 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 мозоленогих 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 доместикация пушных зверей: лисиц, песцов, норок, енотовидных собак, хорьков, соболей, нутрий, сурков, шиншилл. И это весь небольшой список за 15 тыс. лет истории доместикации диких видов.

В самые первые годы создания новосибирского Академгородка генетик Д.К. Беляев развернул уже не умозрительный, 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) // Совещание, 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 доместикации 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 породообразования 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.

Глущенко 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 мутабильности 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 природых 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. Суслова. Изд-во ЛГУ, 1972.

Казакова Т.И., Докукин Ю.М. Племзверосовхозу «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 племзавода «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. Дорофеева, 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. Зоологический 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 феногенетическом 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 связный 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 J´Heredite. Mont-Pelerine. 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 Chetverikov 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 // Dictionaire du Darwinisme et de I'Evolution / P. Tort, dir. Paris. Presses Universitaires de France. 1996. T. «A-E». 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–Jily 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. Edinburg–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., Golovnina 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 Domestikationssyndrom // 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 Entwiklung. 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. Niyhoff. 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. Biometrica – 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 Beobahtungen ueber die Entstehung von Arten im Pflancenreich. 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 Vererbug. 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.

РОСТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МЫСЛИ В РАННЕМ ТВОРЧЕСТВЕ ЧАРЛЗА ДАРВИНА. «ЗАДЕРЖКА» В РАБОТЕ НАД ТЕОРИЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

Я.М. Галл

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН, Санкт-Петербург, Россия; Ленинградский государственный университет им. А.С. Пушкина, Пушкин, Россия, e-mail: yasha@ig7549.spb.edu

Предложена историко-научная реконструкция развития взглядов Чарлза Дарвина на эволюционный процесс, которые были изложены в его записных книжках по трансмутации видов и в «Красной записной книжке» (1836/1837)–1839 гг. Становление Дарвина как эволюциониста происходило после путешествия, когда он работал в научных обществах Лондона и имел творческие контакты с выдающимися натуралистами (Ч. Лайель, У. Уэвелл, Дж. Гулд, Р. Оуэн). Новое прочтение записей Дарвина не подтверждает широко принятого мнения, что эволюционизм Дарвина находит свои корни в градуализме Ч. Лайеля. Первую реальную модель эволюции Дарвин предложил в сальтационистской форме. Элементы сальтационизма сохранялись в записях Дарвина вплоть до открытия идеи естественного отбора. В следующих моделях эволюции Дарвин пытался открыть основные законы природы по аналогии с деятельностью Творца. Открытие Дарвином теории естественного отбора совершалось в широком контексте взаимодействия научного и социокультурного знания. Решающими эпизодами в этом направлении деятельности Дарвина стали глубокие интересы к шотландской школе экономистов (Т. Мальтус, А. Смит). Ставится вопрос о «задержке» подготовки Дарвином многотомного труда по теории эволюции, который он планировал начать писать в 1846 г., сразу же после завершения труда «Геология Южной Америки». «Задержка» вызвана тем, что 8 лет он уделил всестороннему изучению подкласса Cirripedia, и эта формальная систематическая работа была нацелена на решение большого комплекса проблем эмбриологии, гомологии, репродуктивной биологии, коррелятивной вариации и трактовки вида. Материалы по зоологии морских беспозвоночных широко использовались Дарвином в геологических трудах в стратиграфическом плане и лишь в многотомнике по систематике усоногих раков он поднял ключевые проблемы зоологии. По-видимому, «задержка» сказалась на решении Дарвином проблем вида, роли эмбриональных структур при классификации, географического распространения видов, морфогенеза и рекапитуляции при изложении этих труднейших проблем в «Происхождении видов».

Ключевые слова: Ч. Дарвин, эволюция, адаптация, естественный отбор.

Галапагосская легенда. Широко распространено мнение, что эволюционные идеи зародились у Ч. Дарвина во время его кругосветного путешествия на корабле «Бигль» в 1831–1836 гг. Особенно важным по этой версии считается открытие им гигантских ископаемых млекопитающих из раннечетвертичных отложений Патагонии, а также его пребывание в 1835 г. в течение пяти недель на Галапагосском архипелаге – этой своеобразной «природной лаборатории эволюции». Морфологическая дифференциация гигантских наземных черепах, а из птиц – в особенности вьюрков якобы буквально потрясла Дарвина, и он «внезапно превратился» в эволюциониста (Beer, 1962. P. 323; 1963. P. 8)[1]. Возвратившись в Англию, он

[1] Фрэнсис Дарвин (сын Ч. Дарвина) одним из первых высказал версию, что эволюционные идеи зародились у Дарвина в 1832 г., когда он открыл гигантских ископаемых Южной Америки. Далее, после посещения Ч. Дарвином Галапагосского архипелага, наметился быстрый рост эволюционных идей (F. Darwin, 1958. P. 25). Точка зрения Ф. Дарвина была поддержана Г. де-Биром. Вместе с тем через 6 лет после смерти Ч. Дарвина Т. Хаксли опубликовал некролог, в котором изложил более «сбалансированную» версию о становлении эволюционизма Ч. Дарвина (Huxley,

начал собирать разнообразные факты, включая и данные об образовании сортов культурных растений и пород домашнего скота. Преимущественно индуктивным путем Дарвин приступил к созданию теории. Затем в конце сентября 1838 г., по его словам, «ради развлечения прочитал книгу Мальтуса», и она сделала его обладателем теории, «при помощи которой можно было работать» (Дарвин, 1959б. С. 228).

Конечно, в таком или близком к нему объяснении содержатся элементы истины. Однако сейчас более чем когда-либо видны и многие недостатки, неточности, вкравшиеся в традиционное объяснение научного открытия. Ч. Дарвин выглядит как интеллектуально изолированный путешественник, отказавшийся от предубеждений английского общества и сумевший увидеть природу такой, какова она есть. Романтика путешествия, одиночество, эмпиризм (увидел – открыл), внезапность открытия и быстрая смена взглядов – особенности, отмечаемые во многих трудах о творчестве Ч. Дарвина. Изучение рукописей, писем, анализ читательских интересов Ч. Дарвина в период 1837–1839 гг., а также характер общения с ведущими специалистами Лондона и Кембриджа в области естественной истории и философии и, наконец, знакомство с самой разнообразной жизнью викторианской Англии – все это позволяет показать более сложный и интересный творческий путь к открытию для себя явления эволюции, а затем и к созданию теории эволюции.

Оказывается, нет убедительных доказательств «превращения» Ч. Дарвина в эволюциониста во время путешествия на «Бигле». Более того, имеются прямые и косвенные данные о том, что в ту пору Ч. Дарвин еще оставался креационистом, т. е. придерживался концепции постоянства видов. Одно из таких свидетельств – письмо Ч. Дарвина немецкому ботанику О. Захариусу, в котором недвусмысленно сказано: «Во время путешествия на «Бигле» я верил в постоянство видов. Правда, насколько я помню, неясные сомнения случайно поселились в моем уме. По возвращении домой в 1836 г. я сразу же начал готовить мой журнал для публикации и затем увидел, как много фактов указывает на общность происхождения видов (Darwin, 1903a, b. P. 367. *Пер. Я. Г.*). Другое свидетельство – небольшая рукопись «Геологические заметки» (1835), которая хранится в библиотеке Кембриджского университета среди 130 томов архива Ч. Дарвина, подробно проанализированная историком науки Д. Коном (Kohn, 1980).

Из «Геологических заметок» видно прямое влияние «Принципов геологии» Ч. Лайеля (Charles Lyell, 1797–1875), которые Ч. Дарвин тщательно изучил. Объясняя причины вымирания млекопитающих Южной Америки, Дарвин отвергал теорию катастроф, с помощью которой Ж. Кювье (Georges Cuvier, 1769–1832) пытался объяснить смену господствующих групп животных в истории Земли. Как и Ч. Лайель, Ч. Дарвин черпал аргументацию против этой теории в концепциях баланса природы: вымирание видов происходит постепенно (градуально), а сами виды постоянны. А.И. Кафанов (2004. С. 20) подробно проанализировал влияние идей Ч. Лайеля на биогеографические воззрения Ч. Дарвина и пришел к убедительному выводу, что еще в 1837–1838 гг. в Первой записной книжке по трансмутации видов Дарвин не только принимал идеи о вертикальном движении земной коры, но и допускал существование «Пацифиды» – гигантского суперконтинента, объединявшего все современные материки и располагавшегося в экваториальной части Тихого океана. В последнем монографическом исследовании А.И. Кафанова (2005) широко показана связь геологии и биологии в трудах Ч. Лайеля, и такой «новейший синтез» целиком был воспринят Ч. Дарвином в трудах по зоологии и теории эволюции.

Воззрения Ч. Лайеля служили для Ч. Дарвина мощным источником знаний в пользу идеи постоянства видов. Ч. Лайель мастерски синтезировал самые многочисленные аргументы, но базовыми для него были концепции «экономии природы» и «политики природы», наиболее ярко сформулированные в трудах К. Линнея (Linnaeus, 1707–1778). В диссерта-

1893). По Т. Хаксли, во время путешествия на «Бигле» Ч. Дарвин собрал важные факты и приложил их к принципу униформизма, развитого Ч. Лайелем применительно к геологическим явлениям. Ч. Дарвин был поражен ископаемыми гигантскими млекопитающими Южной Америки и характером распространения птиц и черепах на Галапагоссе. Однако до 1837 г. Ч. Дарвин еще не сформулировал эволюционные идеи. Лишь возвратившись в Англию, он переосмыслил материалы, содержащиеся в его коллекции. Так обозначились две школы исследователей творчества Ч. Дарвина, которые существуют и по сей день.

ции 1749 г., названной «Экономия природы», К. Линней писал, что каждый вид приспособлен к среде обитания, для того чтобы в природе царил общий порядок. Место вида в экономии природы определяется совокупностью климатических факторов, поэтому существующие виды идеально приспособлены к среде обитания (см. Koerner, 2001).

Идеи К. Линнея оказали влияние на развитие естественной истории и теологии в Великобритании. Так, например, английский теолог У. Пэйли (William Paley, 1743–1805) писал о полной экономии, царящей в природе, которая создается гармоничными отношениями между частями животного и его отношением к среде обитания. Он сравнивал природу с мануфактурой, где одна часть соответствует другой части и каждая часть – конечному результату (Paley, 1802. P. 288; Ayala, 2004). Сравнивая деятельность организма с мануфактурой, У. Пейли проецировал сравнение и на отношение организмов к пище, хищникам или паразитам. Наличие сложных пищевых цепей в природе, по мнению У. Пейли, свидетельствует об одноактном творении растений и животных (Gould, 1990, 1993).

Именно в классической концепции экономии природы Ч. Лайель видел решающий источник аргументов, направленных против эволюционизма. Он исходил из того, что число мест в экономии природы является строго лимитированным. Лайель определял место видов в экономии природы как явление, прежде всего, детерминированное абиотическими факторами. «Слово “стация” означает особое свойство той местности, в которой каждый вид привык расти, и относится к климату, почве, влажности, свету, высоте над уровнем моря и другим подобным условиям» (Лайель, 1866. С. 316). Если бы новые виды возникали естественным путем, то им не нашлось бы места в природе, так как все места уже заняты существующими видами. Ч. Лайель допускал изменения в экологическом балансе, в результате которых виды могут постепенно вымирать. Вымирание создает благоприятные условия для творения новых видов. Локальное вымирание и творение видов формируют баланс и гармонию природы. Ч. Лайель допускал борьбу между видами, которая влияет на их распространение и вымирание (Галл, 1976).

Причина постоянства видов состоит еще и в том, что вариации в природе строго лимитированы и их не хватает для возникновения новых видов. В концепции Ч. Лайеля, конечно, присутствовали элементы синэкологических идей. Однако их трактовка базировалась на представлении о тесной коадаптации видов, делающей невозможной эволюцию. Ч. Лайель выдвинул идею о том, что географическое распространение современных видов прямо связано с историей жизни на Земле. Бесспорно, акцентируя внимание на виде, а не на каком-либо другом таксоне и его географическом распространении, Ч. Лайель подготовил почву для будущих эволюционных объяснений (Coleman, 1962. P. 331).

Весь творческий багаж Ч. Лайеля Ч. Дарвин целиком взял на вооружение. Основным источником «Галапагосской легенды» служили «Орнитологические заметки» Ч. Дарвина, опубликованные в полном объеме в 1963 г. (Darwin’s ornithological note, 1963). Считалось, что заметки относятся ко времени его пребывания на Галапагосских островах. Наиболее интересные выдержки из заметок впервые были опубликованы в 1935 г. в связи со столетием пребывания Ч. Дарвина на островах (Barlow, 1935). С той поры и стало широко бытовать мнение, что «эволюционный фермент» начал работать у Ч. Дарвина на Галапагоссах (Barlow, 1935. P. 391). Сейчас более точно установлено время записей, известных как «Орнитологические заметки». Они производились значительно позднее, летом 1936 г., когда «Бигль» двигался от мыса Доброй Надежды к острову Святой Елены. В это время Ч. Дарвин обрабатывал зоологические коллекции (Herbert, 1977; Sulloway, 1984). Касаясь галапагосских пересмешников, он писал о них как о разновидностях. (Darwin’s ornithological notes, 1963). Вместе с тем в некоторых отрывках он высказывал сомнение в постоянстве видов, что и дало повод некоторым историкам и членам семьи Ч. Дарвина говорить о довольно раннем формировании эволюционизма Ч. Дарвина (Рубайлова, 1981).

Трактовка изменчивости, данная Ч. Дарвином в «Орнитологических заметках», вполне укладывается в представления о постоянстве видов. Креационистское понимание вида допускает изменчивость по ряду признаков при

его расселении в необычные условия существования (острова, архипелаги). Такие локальные расы и назывались вариететами. Но изменения никогда не достигают видового ранга. К. Линней и Ч. Лайель допускали «ограниченную эволюцию», оставаясь в то же время креационистами. Дж. Ходж (Hodge, 1983), один из немногих современных историков биологии, придерживается мнения о том, что в 1836 г. Ч. Дарвин рассматривал вариететы как зарождающиеся виды. Думается, что Дж. Ходж несколько «забежал вперед» и наделил молодого Ч. Дарвина взглядами, которые созрели у него значительно позднее.

И все же рассуждения о некой мутабильности видов в «Орнитологических заметках» можно рассмотреть как попытку Ч. Дарвина провести некий внутренний диалог об эволюции. Наблюдениям над пересмешниками легче всего было рассматривать под углом эволюционизма, так как Ч. Дарвин знал, что различные их формы заселяют разные острова. Однако не пересмешники, а вьюрки Галапагосских островов чаще всего рассматриваются в качестве объекта, изучение которого превратило Ч. Дарвина в эволюциониста во время пребывания на островах. Более того, на раннем этапе творчества Ч. Дарвина вьюрки способствовали формированию представлений о естественном отборе и эволюционной роли географической изоляции (см. Sulloway, 1982, 1984). Без преувеличения можно сказать, что история с вьюрками напоминает историю с падающим яблоком И. Ньютона. К сожалению, версия с вьюрками сейчас выглядит совершенно несостоятельной.

Американский историк науки Ф. Салловей внимательно проанализировал «Орнитологические заметки» Ч. Дарвина и его архивные материалы и пришел к убедительному выводу, что систематика вьюрков была выполнена Ч. Дарвином в креационистском духе, по правилам того времени. Виды классифицировались по внешним признакам (оперение), а размеры и форма клюва использовались в качестве ключевых признаков для выделения надвидовых таксонов. Если бы Ч. Дарвин был эволюционистом, он не стал бы настаивать на жестком разделении видовых признаков и ключевых признаков, характеризующих надвидовые таксоны. Дело в том, что признаки, определяющие род, например у материковых видов, могут широко варьировать у этой же группы организмов при колонизации новых местообитаний (например островов и архипелагов). Размер и форма клюва у птиц определяют тип питания, а по типам питания на континентах обычно различаются роды. На архипелаге же все по-иному. Если несколько представителей одного вида достигают океанического архипелага и дают широкий спектр адаптивной радиации, осваивая новые трофические ниши, то признак, определяющий род на материке, превратится в признак, по которому будут отличаться близкородственные виды. Таким образом, с эволюционной точки зрения деление на видовые и надвидовые признаки носит весьма условный характер.

Действительно, Ч. Дарвин открыл на Галапагосских островах эндемичную группу воробьиных, и исследовательские проекты по этой интересной группе постоянно возрастают, при этом в самых неожиданных аспектах, включая и проблемы молекулярной биологии развития (см. Sivervo, 2005). Именно изучение этой группы птиц привело к представлениям о видообразовании как о процессе, включающем стадию инвазии, географической изоляции, за которой следует дифференциация пространственно-трофических ниш в зонах вторичных контактов ранее изолированных популяций. Такие современные воззрения на эволюцию вьюрков Галапагосских островов впервые были изложены в знаменитой книге английского орнитолога Д. Лэка «Дарвиновы вьюрки» (Lack, 1947; Галл, 1984, 1997; Kingsland, 1985). Сам же Ч. Дарвин нигде не высказывал подобных взглядов. После публикации книги Д. Лэка многие стали думать, что он лишь «переоткрыл» Ч. Дарвина.

Превращение в эволюциониста. Дарвин среди специалистов. Историки науки мало обращали внимания на то, что Дарвин в августе 1838 г. предельно ясно писал о времени своего превращения в эволюциониста. К этим высказываниям следует отнестись особенно внимательно, так как события были очень близкими, а впечатления непосредственными и яркими. «В июле начал первую Записную книжку о “Трансмутации видов”. Начиная приблизительно с прошедшего марта [1837 г. – *Я. Г.*] был сильно поражен характером южноамериканских ископаемых и современных ви-

дов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям» (Дарвин, 1959а. С. 131). Ч. Дарвин не только указал время своего становления как эволюциониста, но и назвал источники (палеонтология, биогеография), сыгравшие решающую роль в этом. Что же послужило толчком к перемене взглядов Ч. Дарвина?

В январе–марте 1837 г. Ч. Дарвин имел научные контакты с палеонтологом Р. Оуэном, который обрабатывал его коллекции южноамериканских вымерших животных. Р. Оуэн сообщил, что ископаемые гигантские неполнозубые из раннечетвертичных отложений Патагонии являются представителями ныне существующих групп. Самая ранняя ссылка на идентификацию южноамериканских ископаемых млекопитающих из коллекции Ч. Дарвина известна из письма Р. Оуэна к Ч. Лайелю 23 января 1837 г., полностью воспроизведенного в книге Л. Уилсона о Ч. Лайеле (Wilson, 1972). Результаты исследований Р. Оуэна были включены в президентский адрес, направленный Ч. Лайелем Лондонскому геологическому обществу 17 февраля 1837 г. О значении этих исследований Ч. Лайель писал, что благодаря изучению этих ископаемых установлен факт, что тип организации, характерный для млекопитающих Южной Америки, развился на континенте в течение длительного периода времени. Причем времени было достаточно для того, чтобы многие из больших видов четвероногих могли вымереть. Семейство броненосцев ограничено сейчас исключительно Южной Америкой, и здесь имеются *Megatherium* и два других гигантских представителя того же самого семейства (Lyell, 1838. P. 510–511). Такое заключение могло способствовать поиску генетической связи между вымершими и современными животными.

В это же время на заседаниях Лондонского зоологического общества, в которых принимал участие и Ч. Дарвин, орнитолог Дж. Гулд докладывал результаты исследований орнитологических коллекций Ч. Дарвина. Дж. Гулд установил, что 25 из 26 наземных птиц Галапагосских островов родственны птицам Южной Америки, и высказал предположение, что три формы пересмешников, обитающих на разных островах, являются самостоятельными видами (Gould, 1837a). Но самое главное, Дж. Гулд первым использовал размер и форму клюва у вьюрков Галапагосских островов в качестве таксономического признака и выделил 14 эндемичных видов, которые составили близкородственную группу, названную им родом *Geospiza* (Gould, 1837b).

Можно лишь догадываться об использовании Ч. Дарвином информации Дж. Гулда о птицах Галапагосских островов. Разнообразие пересмешников могло помочь Ч. Дарвину перейти от ограниченного внутривидового эволюционизма к идее об изменчивости видов, а дивергенция вьюрков Галапагосских островов в классификации Дж. Гулда позволила увидеть связь между эволюцией видов и эволюцией надвидовых таксонов. Однако ясных представлений о конкретных путях эволюции Ч. Дарвин в то время не достиг. По-видимому, биогеографическая и таксономическая информация приобрела особенно важный смысл в комбинации с ранее добытыми палеонтологическими данными. Но прямых доказательств однозначной причинно-следственной связи между изучением каких-либо конкретных видов современных или вымерших животных и становлением Ч. Дарвина как эволюциониста нет. Реконструкции в этой области явно носят гипотетический характер.

Таким образом, путешествие на «Бигле» действительно стало важным фактором в превращении Ч. Дарвина в эволюциониста, но лишь в ретроспективе. Исключительно плодотворно он осмысливал научные результаты путешествия в период, когда принимал участие в жизни научных обществ Англии, общаясь с ведущими специалистами и философами. Изучение особенностей фауны и флоры Галапагосского архипелага, которое было связано с ростом теоретического понимания биоты островов в целом, скорее всего, сыграло решающую роль. На протяжении 22 лет Ч. Дарвин постоянно расширял и углублял теоретическое осмысление фауны и флоры Галапагосских островов и завершил его публикацией труда «Происхождения видов …».

Дарвин-сальтационист. «Красная записная книжка». Долгое время считалось, что Первая записная книжка с заметками по изменчивости видов, начатая Ч. Дарвином в июле 1837 г., – единственное свидетельство его ран-

них эволюционных взглядов. Первая записная книжка по вопросам эволюции переведена С.Л. Соболем на русский язык и опубликована в последнем 9-м томе академического собрания сочинений Ч. Дарвина в 1959 г. (Дарвин, 1959а). С.Л. Соболь планировал издать на русском языке все записные книжки Ч. Дарвина по трансмутации видов, так как должно было быть подготовлено полное академическое собрание сочинений Ч. Дарвина в 12 томах. Но этот план так и не был реализован. С.Л. Соболь настолько мечтал об этом, что даже подстраховался – в случае его кончины работу должен был продолжить А.Л. Зеликман, который работал над новой редакцией «Происхождения видов …». Работа А.Л. Зеликмана не увидела свет, но многие его коррекции, внесенные в перевод А.К. Тимирязева, который вошел в 3-й том академического собрания сочинений Ч. Дарвина, изданный в 1939 г., были использованы Я.М. Галлом, Я.И. Старобогатовым и А.Л. Тахтаджяном при подготовке нового издания, вышедшего в серии «Классики науки» (Дарвин, 1991).

Настоящим историко-научным открытием стала публикация «Красной записной книжки» Ч. Дарвина (Darwin's the Red notebook, 1980). Она состоит из двух частей. Первая писалась во время путешествия с мая по конец сентября 1836 г. и посвящена проблемам геологии. Труднее установить дату написания второй части. Скорее всего, она была написана в конце марта 1837 г., поскольку принятая в ней классификация вымерших и современных животных дается Ч. Дарвином в той форме, в какой она сложилась после консультаций со специалистами. Интересно, что «Красная записная книжка» может рассматриваться в качестве переходной между «морскими» и «сухопутными» записями Ч. Дарвина. Она представляет хорошую комбинацию геологических, зоологических и ботанических данных, которые отражают широкие познания гениального натуралиста. «Красная записная книжка» – общий предок будущих основных интересов и исследовательских устремлений Ч. Дарвина. Эту книжку можно рассматривать начальным звеном цепи явлений, которые идут от зарождения веры в мутабильность видов через его замечания о естественном отборе и затем, спустя 20 лет, к публикации «Происхождения видов ...» (Herbert, 1980. P. 16).

Анализ «Красной записной книжки» действительно позволяет сконструировать вполне определенную первую модель эволюции Ч. Дарвина. В этой книжке он оставил записи по таким кардинальным вопросам, как происхождение видов, адаптация и вымирание. Модель Ч. Дарвина не подтверждает широко принятое мнение о том, что эволюционная идея в геологии дала ключ к построению первоначального варианта теории биологической эволюции (Ghiselin, 1969; Gruber, 1974). Напротив, пытаясь объяснить эволюцию и вымирание видов, весной 1837 г. Ч. Дарвин начал двигаться в «антилайелевском» направлении (Kohn, 1980). Одновременно и теми же идеями он нанес удар и по Ж. Ламарку, отрицая градуальную картину филетической эволюции.

Из каких же источников вырос трансформизм Ч. Дарвина, изложенный в «Красной записной книжке!»? Думается, прежде всего, из личного опыта путешествия на «Бигле», а также из контактов с учеными, которые описывали его коллекции. Однако до публикации «Красной записной книжки» никто не мог представить себе, что первоначальная система взглядов Ч. Дарвина на эволюцию носила сальтационистский характер.

С. Херберт (Herbert, 1980) высказала предположение, что из множества контактов Ч. Дарвина со специалистами в Лондоне наиболее важными были встречи с Р. Оуэном (Herbert, 1980). Вместе с тем в «Красной записной книжке» Ч. Дарвин прежде всего внимательно проанализировал результаты описаний Дж. Гулдом двух видов страуса. 14 марта 1837 г. Дж. Гулд доложил на заседании Лондонского Зоологического общества о том, что Ч. Дарвин открыл в Южной Америке интересную форму страуса, которая имеет меньшие размеры тела, чем известный вид (*Rhea americana*) (Gould, 1837c). Дж. Гулд возвел новую форму в ранг самостоятельного вида и в честь Ч. Дарвина назвал его *Rh. darwini*. Ч. Дарвин присутствовал на этом заседании общества, и такая информация не могла не подтолкнуть его к размышлениям. На «Бигле» Ч. Дарвин сомневался в том, были ли описанные Дж. Гулдом виды настоящими видами или вариететами. Но Дж. Гулд обладал высочайшим авторитетом как орнитолог-систематик (см. Sulloway, 1982, 1984).

Что же следовало из новой информации и опыта Ч. Дарвина? Ч. Дарвин знал, что ареалы двух близкородственных видов страуса частично перекрываются. Уже эта информация могла побудить его к рассуждениям, противоречащим воззрениям Ч. Лайеля. Как, например, два близкородственных вида могут выжить в области перекрывания ареалов? Ведь подобная ситуация всегда анализировалась Ч. Лайелем в аспекте конкурентного вытеснения видов. Далее Ж. Ламарк утверждал, что между близкородственными видами существует нечувствительная градация. В данном случае близкородственные виды резко различались по размерам.

Ч. Дарвин получил также важную информацию от Р. Оуэна относительно вымерших и современных неполнозубых Южной Америки. Лама – характерный вид Южной Америки, который живет в аридной зоне Патагонии. Среди дарвиновой коллекции ископаемых из Патагонии было млекопитающее, которое Р. Оуэн описал как *Macrauchenia* и отнес к Camellidae. Ч. Дарвин постоянно держал в уме эту вымершую ламу. Климат Патагонии существенно не изменился со времени существования вымершей ламы. Естественно, встал вопрос, как объяснить вымирание?

Проблемы страусов и ламы решались Ч. Дарвином удивительным образом: больший вид покушается на меньшего. Изменение не является прогрессивным: создается одним ударом, если вид изменяется. Необходим толчок, чтобы вымершая лама (Llama) должна была умереть не в связи с изменением обстоятельств. Его не покидает мысль, что виды животных сотворены на определенный срок: они не исчезают вследствие изменения обстоятельств (Darwin's the Red note book, 1980. P. 63, 66).

Далее рассуждения Ч. Дарвина основаны на совместном рассмотрении биогеографической и палеонтологической информации (страусы и лама). Согласно Дарвину, тот же самый вид отношения существует между страусами и между вымершей и современной ламой: в первом случае страусы и в последнем ламы отображали положение во времени (или последовательные изменения в промежутке времени). Не градуальное изменение или дегенерация [вымирание] в зависимости от обстоятельств. Если вид изменяется в другой, то это должно происходить посредством сальтации (per saltum) или же вид может погибнуть. Общий эволюционный вывод о сальтационном видообразовании Ч. Дарвин сделал на основе синтеза данных биогеографии и палеонтологии. При этом он впервые перевел биогеографические факты (горизонтальные отношения) во временной аспект (вертикальные связи).

Вначале рассмотрим более внимательно первые два примера. В случае со страусами Ч. Дарвин выдвинул ряд альтернативных гипотез. «Больший [вид] покушается на меньшего». В современном понимании это означает, что больший вид вытесняет меньшего. Эта идея основана на предположении о вымирании как результате межвидовой конкуренции и целиком совпадает с воззрениями Ч. Лайеля. Затем он констатирует, что «один вид изменяется». Чтобы объяснить эволюционное изменение, Ч. Дарвин предлагает два возможных способа. Первый – изменение не является прогрессивным. Скорее всего, он подразумевал идею Ж. Ламарка и отверг ее. Возможно, это случилось по причине, что два вида страуса резко различались в размерах. Другая альтернатива: новый вид «создается одним ударом» из старого вида. В целом представления Ч. Дарвина были совместимы как с эволюционным подходом, так и с сальтационным видообразованием, которое в то время в рамках естественной теологии отождествлялось с творением видов.

Во втором случае, с ламой, Ч. Дарвин прежде всего решал проблему вымирания. Он отклонил точку зрения Ч. Лайеля о том, что вымирание видов происходит в связи с изменениями в обстоятельствах. Более того, он четко склонялся к вере, что смерть вида запрограммирована, т. е. вымирание вида подобно смерти индивида.

При переходе к трансформизму Ч. Дарвин пытался оценить эволюционную значимость разных форм размножения. Аналогия между индивидом и видом составила основу его анализа. Следовательно, между этой аналогией и трансформизом Ч. Дарвина существует прямая связь. В принципе он мог и не касаться этой проблемы. Но уже в «Красной записной книжке» Ч. Дарвин понял, что проблема размножения требует решения в рамках эволюционной методологии. Это не означает, что весной 1837 г. он уже решил все проблемы воспроизведения.

Скорее всего, они были лишь поставлены и получили более полное решение в его следующей модели эволюции. Вначале Ч. Дарвин пытался связать воедино все формы воспроизведения. Но вскоре он понял, что половое и бесполое размножение сильно отличаются друг от друга. Он явно отдавал предпочтение половому размножению – асексуальное воспроизведение лишь копирует родителей (Darwin's the Red notebook, 1980. P. 66).

Итак, весной 1837 г. Ч. Дарвин не только стал эволюционистом, но и предложил свою модель эволюции. Он использовал эволюционизм для объяснения труднейших фактов биогеографии и палеонтологии. При этом Ч. Дарвин целиком отказался от градуализма. Его позиция была исключительно сальтационистской. В то же время он пришел к аналогии «вид как индивид». На этой основе Ч. Дарвин объяснял вымирание как процесс старения вида. Эта же аналогия, или метафора, позволила ему связать проблемы воспроизведения и эволюции. Он не нашел идеи, позволившей объединить половое и бесполое размножение в единую теоретическую конструкцию. В итоге его сальтационизм лучше уживался с представлениями о ведущей роли полового размножения в эволюции.

Градуальная модель эволюции без естественного отбора. Записные книжки Ч. Дарвина по трансмутации явились базовыми для реконструкции его эволюционных взглядов в ранний период творчества. В итоге сложилась международная школа исследователей творчества молодого Ч. Дарвина. Совершенно определенно наметились два принципиально различных подхода к анализу становления его эволюционных взглядов. При первом подходе записные книжки рассматриваются как зародыш теории естественного отбора и даже «Происхождения видов …». Более того, сторонники более радикальных взглядов утверждают, что уже в Первой записной книжке Ч. Дарвин высказывался о естественном отборе или даже обладал теорией естественного отбора, быть может, и в чем-то ограниченной (Beer, 1963; Vorzimmer, 1965, 1978; Ruse, 1975; Schweber, 1977).

Вторая, и значительно меньшая по числу, группа исследователей полностью отказывается от изучения творчества Ч. Дарвина путем экстраполяции концептуальной структуры «Происхождения видов ...» на прошлое в качестве историко-методологического ориентира (Kohn, 1980; Ospovat, 1981). Ч. Дарвин в 1830-е гг. разработал несколько оригинальных теорий, и из анализа его эволюционных построений еще не следует, что он обязательно должен был создать «Происхождение видов ...». При этом в творческом развитии Ч. Дарвина имело место взаимодействие разных моделей, в результате которого могло меняться отношение к, казалось бы, ранее отброшенным идеям. Хороший пример тому – Ч. Лайель и Ж. Ламарк. В одной модели они резко критикуются, а в другой – занимают «теоретикообразующее» место, даже если их имена и не упоминаются. Sloan, (1985. P. 71) отмечал, во-первых, что интеллектуальное развитие Дарвина должно прочитываться не как последовательные фазы, но как кумуляция пластов, каждый с различной сетью внутренних проблем, но все способны плодотворно взаимодействовать вокруг одной и той же точки, а во-вторых, что если при изучении творчества Ч. Дарвина игнорировать множественные тематические линии, выпячивая одну из них, то результат исследования будет крайне однобоким.

Ранее я [*Я. Г.*] стремился по возможности выявить творческие линии, которые привели Ч. Дарвина к идее эволюции. Что же касается реализации этого подхода к реконструкции самих моделей эволюции, то уже на примере первой такой модели видно, что эта задача значительно сложнее.

Адаптация посредством генерации. Свою Первую записную книжку по трансмутации видов Ч. Дарвин начал с обсуждения полового и бесполого размножения. Его основной интерес сосредоточился вокруг полового размножения. Уже в первых записях, анализируя половое размножение, Ч. Дарвин дал ответ на вопрос о его эволюционном значении. Мир подвержен циклу изменений температуры и всех других обстоятельств, которые воздействуют на живые существа. Можно видеть, что молодь живых существ непрерывно изменяется или подвергается варьированию в соответствии с обстоятельствами: семена растений при посеве в плодородную почву производят много форм, между тем как новые особи, произведенные почками, константны, следовательно, размножение, по-видимому, здесь есть средство

варьирования или адаптации. Кроме того, в процессе образования потомства даже разум и инстинкт находятся под воздействием [условий существования] (Darwin's notebook…, 1960a. P. 41). Здесь в сжатом виде Ч. Дарвин уже сформулировал ключевые моменты своей теории. Изменения в обстоятельствах, по Ч. Дарвину, влияют на генеративный процесс, вызывая создание молоди, которая отличается от их родителей. Эти отличия носят адаптивный характер. Таким образом, перемена во внешних условиях создает «тенденцию варьировать». Предполагается, что органические изменения автоматически являются адаптивными.

Прямая и однозначная связь между изменчивостью и адаптацией точно подтверждается записью, сделанной в этой же записной книжке, но чуть позднее. В соответствии с точкой зрения Дарвина на протяжении веков и, следовательно, изменений [в условиях среды – *Я. Г.*] каждое животное имеет тенденцию изменяться. В силу этого затруднение с доказательством [в отношении – *Я. Г.*] кошек и других животных из Египта не являлось возражением, так как времени прошло мало и не произошло никаких значительных изменений [2]. Дарвин считал наличие двух видов страусов в Южной Америке серьезным доказательством возможности такого изменения в пространстве и во времени (Darwin's notebook…, 1960a. P. 43).

Ч. Дарвин ответил Ж. Кювье и Ч. Лайелю, почему у египетских животных не произошло изменений. «Египетский материал» всегда был одним из главных возражений трансформизму (см. Coleman, 1964. P. 146; Канаев, 1976). В этой связи Ч. Дарвин вновь обратился к страусам и удачно показал, что биогеография может служить надежным доказательством трансформизма, т. е. изменения в пространстве могут отражать изменения во времени.

Ч. Дарвин довольно подробно изложил свое понимание воспроизведения организмов и его участия в создании адаптивных изменений. Идея состоит в том, что при половом размножении зародыш проходит через серию стадий, которые являются рекапитуляцией анцестрального организма. Организм наделен известным своеобразием (и наделен силой адаптации при посредстве истинного воспроизведения), имеется в виду, что каждая ступень прогрессивного возрастания организации, будучи повторена в матке, воспроизводит путь, который был пройден в процессе формирования данного вида (Darwin's notebook…, 1960a. P. 40). Как же этот процесс создает адаптацию? В сентябре 1838 г. Ч. Дарвин вновь вернулся к вопросу о том, что каждая теория воспроизведения существа проходит через целую серию форм, чтобы приобрести различия (Darwin's notebook…, 1960c. P. 150).

Во Второй записной книжке этот вопрос изложен более подробно (Darwin's notebook…, 1960b. P. 76). Как и ранее, Ч. Дарвин не дает ответа на вопрос, почему изменения в яйце всегда создают адаптивные изменения в потомстве. Возможно, что отрывок из Третьей записной книжки дает наиболее полное объяснение взглядов Ч. Дарвина на роль полового размножения в эволюции. Согласно Дарвину, истинная генерация дает силу адаптации. Вероятно, существует закон природы, что любой орган, который не используется, должен поглощаться. Этот закон действует против наследственной тенденции вызывать абортивные органы. Происхождение этого закона есть часть репродуктивной системы. Значение части хорошо для целого (Darwin's notebook…, 1960c. P. 147).

Теперь следует собрать вместе все рассуждения Ч. Дарвина о размножении, изложенные в первых трех записных книжках. Внешние перемены воздействуют на репродуктивную систему организмов и «информируют» о потребностях потомства. В результате возникают вариации. При этом воздействие условий на репродуктивную систему может происходить у животных через ум или привычки родителя. Если все это имеет место, то, кажется, проблема решена. Может ли желание родителя создать какой-либо признак в потомстве? Если да, то адаптивность вида посредством генерации объяснена (Darwin's notebook…, 1960a. P. 67).

В этот период Ч. Дарвин остался верным двум центральным положениям своей теории: органическое изменение есть аккомодация к обстоятельствам, и эта аккомодация происходит преимущественно через половое размножение.

[2] Ж. Кювье исследовал мумии кошек из египетских пирамид. Не обнаружив каких-либо отличий в сравнении с современными кошками, он утвердился в своем убеждении о неизменности видов.

Адаптация – конечная причина генерации. Здесь важно следующее. Если в теории естественного отбора вариации размножаются и уже на них действуют борьба и естественный отбор, то в более ранней теории вариации сами по себе адаптивны.

В сальтационистской модели подразумевалась ключевая роль монстров (уродов, сальтаций) в видообразовании. Каково отношение Ч. Дарвина к этой проблеме в связи с созданием теории адаптации посредством генерации? Он предположил, что монстры отличаются от адаптивных новшеств лишь тем, что они не сохраняют адаптивное значение на протяжении всей своей жизни. Этот вопрос Ч. Дарвин обсуждал несколько раз (Darwin's notebook…, 1960a. P. 65; 1960b. P. 84–85). Анализ этих материалов привел историков к иной точке зрения (Limoge, 1970. P. 46, 76; Kohn, 1980. P. 126). Они единодушно полагают, что случай с монстрами свидетельствует о том, что Ч. Дарвин развил идею «несовершенной» адаптации. Д. Кон (Kohn, 1980. P. 126) пошел еще дальше: «Он (Ч. Дарвин – *Я.Г.*) признавал, что адаптация является относительной по отношению к обстоятельствам».

Если высказывания Ч. Дарвина об адаптивности монстров рассматривать сами по себе, то в них можно найти любую современную идею. Но Д. Осповат обратил внимание на то, что принцип адаптации посредством генерации Ч. Дарвин рассматривал как жесткий закон, входящий в систему других законов природы. Именно с таких позиций и следует рассматривать материалы о монстрах (Ospovat, 1981. P. 43). Закон адаптации посредством генерации был направлен на объяснение Гармонии и Баланса природы. Подобные законы искали многие современники Ч. Дарвина. Теоретические конструкции были направлены прежде всего на объяснение Гармонии между органическим и неорганическим мирами. В 1830-е гг. хорошо известный принцип адаптации имел под собой солидную фактическую основу. Принцип адаптации и другие законы трактовались как благожелательная деятельность Творца. Вот почему Ч. Дарвину так трудно было найти свой трансформистский вариант связи между размножением и адаптацией. Еще больше усилий потребовалось от Ч. Дарвина для того, чтобы приложить законы размножения и наследственности к эволюционному объяснению явлений. Именно приложение законов превращало трансформацию в факт.

Законы природы и градуализм. Закон адаптации посредством генерации находился в тесной связи с другими законами. Историки науки выделяют 4 закона в «предмальтусовский» период Ч. Дарвина: 1) закон слитной наследственности, или закон смешанных (отдаленных) браков (law of intermarriages); 2) закон гибридов, включая стерильность и реверсию к родительским формам; 3) закон наследственного фиксирования признаков; 4) закон потери признаков при близкородственном скрещивании. История генетики во времена Ч. Дарвина довольно хорошо освещена в литературе (Olby, 1966; Vorzimmer, 1970; Гайсинович, 1988). Широко бытовало мнение, что потомство, которое создается объединением двух особей, по своим признакам является промежуточным между родителями. Это положение Ч. Дарвин также принял и в начале Первой записной книжки отчетливо об этом писал (Darwin's notebook…, 1960a. P. 41).

В те годы любая общебиологическая теория должна была объяснить то, что виды представляются постоянными во времени и в пространстве. Тенденция к варьированию путем генерации, по мнению Ч. Дарвина, находилась в конфликте с массой фактов из разных разделов естественной истории. Например прекрасный закон смешанных браков, сочетающих признаки обоих родителей, согласно которому эти признаки увеличиваются до бесконечности (Darwin's notebook…, 1960a. P. 41). Теория трансформации была вложена в идею о важности полового размножения. Но Ч. Дарвин, как отметил Д. Кон (Kohn, 1980. P. 89), говорил о половом размножении в новом свете, в терминах отдаленного скрещивания. В новой трактовке половое размножение является бóльшим, чем просто физиологическая функция индивида. Скорее, Ч. Дарвин обсуждал половое размножение как процесс, который связывает особи. Такой подход к полу открыл Ч. Дарвину новые исследовательские линии. Но вряд ли можно согласиться с мнением, что концепция полового размножения была шагом к созданию теории естественного отбора (Kohn, 1980. P. 88).

Закон отдаленных скрещиваний Ч. Дарвин обсуждал в связи с постоянством или трансформацией вида в пространстве и во времени. В этом аспекте явление слитности имеет место среди представителей одного вида, живущего в границах определенного ареала. Слитность как закон представляла для Ч. Дарвина не физиологическое, а биогеографическое значение. Но чем благоприятна слитность? При слитности возникающие вариации будут равномерно распределяться среди «поселенцев» страны. Отсюда вытекает очевидная константность видов. Она, кажется, существует вопреки тенденции варьировать посредством генерации (Darwin's notebook…, 1960a. P. 41). Представление о слитном характере наследственности было характерно для Ч. Дарвина и в 1837, и в 1859 гг., но оно не служило тормозом для развития эволюционных идей. Существовала полная совместимость между слитной наследственностью [генетикой] и дарвиновым эволюционизмом.

В июле 1837 г. и позднее Дарвин четко сформулировал свою градуальную модель эволюции. Трансформация видов идет градуально вслед за длительными средовыми изменениями. Филетический взгляд на эволюцию как на ступенчатый линейный процесс в ограниченном смысле напоминал концепцию Ж. Ламарка. Но самое интересное состоит в том, что в «Красной записной книжке» такой тип градуализма Ч. Дарвин начисто отвергал. В 1837–1838 гг. он как бы вывел градуализм из «полового механизма». Проблема слитной наследственности оказалась столь важной в теории Ч. Дарвина, что он возвращался к ней и при обсуждении многих других проблем.

Ч. Дарвин хорошо понимал, что для его теории должны быть найдены законы, которые были бы способны объяснить сохранение изменения, после того как оно возникло. Для решения этой проблемы он собрал много фактов и обобщений из селекции, естественной истории, которые имеют отношение к скрещиванию и гибридизации (Vorzimmer, 1970). Гибриды должны быть стерильными, они склонны к большему сходству с одним из родителей. Когда фертильное потомство возникает в результате скрещивания, то в следующих поколениях оно имеет тенденцию возвращаться к родительским типам. Среди форм, достаточно несхожих, существует «отвращение к отдаленным скрещиваниям», и чем больше они отличаются друг от друга, тем более скрещивание становится физически невозможным. Уже в Первой записной книжке Ч. Дарвин отмечал эти ситуации в связи с эволюцией и даже более конкретно – с видообразованием: как только какой-либо вид образовался посредством сегрегации или перемен в части страны, отвращение к скрещиванию не столь близких сородичей поддерживается в нем (Darwin's notebooks…, 1960a. P. 44).

Третий закон достаточно важен и разнороден. Ч. Дарвин называл его «моя теория генерации». Существуют признаки, которые наследственно инертны, т. е. они сохраняются в большом числе поколений. Как правило, это признаки, которые более закреплены в самом начале своего возникновения. Они-то и становятся наследственными. Этот закон был заимствован Ч. Дарвином из работ британского ихтиолога и орнитолога У. Ярелла (William Yarell, 1784–1856). При скрещивании гибриды более похожи на более старые расы; признаки старейшего вариетета выражены в потомстве более ярко (Darwin's notebook…, 1960a. P. 57). Далее теория генерации обсуждается в связи с градуальностью эволюции. Является ли допущением сказать, что генерация создает молодь, которая способна производить себе подобных? Наследственны ли монстры? Имеет ли атавизм отношение к этому закону? Локальные вариететы образуются с крайней медленностью, даже когда изоляция от общих обстоятельств эффектна. В отношении теории генерации по Дарвину факт отсутствия руки у родителя не значит отсутствие руки у ребенка. Его теория генерации правильна. Ч. Дарвин привел и другие примеры, по его словам, ненаследования признаков монстров (Darwin's notebooks…, 1960b. P. 88–92).

Наиболее важная сторона закона наследственной инертности состоит в его эволюционном приложении. Этот аспект проблемы также изложен во Второй записной книжке. Ч. Дарвин обнаружил тесную связь между законом наследственной инертности и законом генерации. Первый закон был прямо приложен Ч. Дарвином к объяснению кумуляции и сохранению изменений. В этом отношении

закон наследственной фиксации был уже собственным творением Ч. Дарвина и был выдвинут в качестве доказательства теории трансформации.

Четвертый закон – закон инбридинга – был принят многими селекционерами, и задача Ч. Дарвина состояла в том, чтобы этот закон интегрировать в свою теорию. Закон инбридинга, скорее всего, указывает путь эволюционных изменений в малых популяциях, где частота близкородственных скрещиваний неизбежна. В больших же популяциях инбридинг не создает эволюционных изменений: когда два очень схожих индивида объединяются, их потомство будет похожим на обоих. Кроме того, как пишет Ч. Дарвин, инбридинг подобен асексуальному размножению, делая всех особей схожими (Darwin's notebooks …, 1967. P. 164–165).

Итак, к сентябрю 1838 г. Ч. Дарвин обладал набором принципов, или законов, которые, как он думал, объяснили роль полового размножения в формировании эволюционных изменений. Даже постоянно слабые перемены в среде (суровость зимы, локальные перемещения животных) вызывают слабые индивидуальные различия в строении, инстинкте, уме. Эти слабые различия, естественно, сливаются или подвергаются реверсии (см.: Darwin's notebook…, 1960c. P. 149). Из закона Ч. Дарвина о наследственности признаков следует, что одни структуры более изменчивы, чем другие. Именно постоянно медленные геологические изменения способны создавать альтерации, которые затрагивают более стабильные внутренние части организмов. Если большие внешние перемены воздействуют на особи, населяющие часть непрерывного ареала вида, то скрещивание с неизменившимися формами может предотвратить полную адаптацию. Но если такие перемены воздействуют на все особи, населяющие непрерывный континентальный ареал, или если они воздействуют на изолированную основную группу особей вида, то органическое изменение будет кумулироваться. Альтерации, которые сохраняются во многих поколениях, все более становятся фиксированными в наследственной конституции. Следовательно, если новый вид приходит в контакт с неизменным родительским видом, то они будут скрещиваться, а если это произойдет, то потомство будет стерильным. Слияние, таким образом, не сгладит изменения.

Хотя законы генерации сами по себе не могли объяснить адаптацию, Ч. Дарвина это не очень беспокоило. Эти законы служили другим целям, таким, например, как объяснение однообразия видов, стерильности гибридов, реверсии и др. Но каково основание для существования законов? Скорее всего, они существуют как Система Творца и служат целям пригонки между органическим и неорганическим мирами. Таким образом, трансформизм вполне укладывался в телеологическое видение мира. Ведь законы генерации как уникальный продукт Творца являются законами трансформации.

Адаптация и вымирание. К весне 1838 г. Ч. Дарвин вполне очевидно пришел к заключению, что теория трансформации должна одновременно объяснить адаптацию и вымирание. Причем объяснения должны быть «вписаны» в более широкую картину Гармонии и Совершенства мира. Именно эта исследовательская задача планировалась еще в конце Первой записной книжки. Если теория верна, то следует вскрыть причины изменений способа адаптации (желание родителей?), инстинкт и строение становятся сполна темой рассуждения и линией наблюдения (Darwin's notebooks …, 1960a. P. 68–69).

Замысел Ч. Дарвина был грандиозен. Он предполагал, что его «теория» может реорганизовать изучение всей естественной истории. План может быть реализован лишь при открытии закона адаптации. Вся Вторая записная книжка свидетельствует о том, как много он размышлял над проблемой адаптации, искал разные варианты объяснения. Например, Ч. Дарвин предполагал, что длительное упражнение привычек и поведенческих инстинктов в ответ на средовые изменения вызывает изменения в строении. Перед изменением структуры изменяется инстинкт. Наиболее точная формулировка теории «привычка–инстинкт–структура» следует из высказывания Дарвина о том, что действие привычки, вероятно, есть первый этап. Но почему тогда некоторые действия становятся наследственными и инстинктивными, а другие нет? Дарвин предполагает, что они действуют через много поколений. Структура изменяется медленно. Поэтому она может изменяться тогда,

когда действие проходит через поколения в том же самом направлении ((Darwin's notebooks …, 1960b. P. 87, 89, 102–103).

Это, конечно, доктрина Ж. Ламарка, которую Ч. Дарвин якобы слегка реализовал и свободно включил в свою теорию генерации. Здесь возникает сложный вопрос об отношении Ч. Дарвина к Ж. Ламарку. Действительно, Ж. Ламарк полагал, что изменения в привычках предшествуют структурным изменениям. Эта идея составила основу его понимания отношений между организмом и средой. Но находился ли Ч. Дарвин под прямым влиянием Ж. Ламарка? Определенный ответ очень трудно «выудить» из записных книжек. Уверенно можно лишь сказать, что в период работы над Второй и Третьей записными книжками Ч. Дарвин оценивал Ж. Ламарка значительно выше, чем в начальный период деятельности. Он сравнивал его с Дж. Геттоном в геологии (см. Darwin's notebooks …, 1960b. P. 93).

И все же теория «привычка–инстинкт» – изобретение Ч. Дарвина. Связь между идеей о том, что изменения в привычке предшествуют структурным изменениям, и дарвиновой теорией генерации даже более тесная, чем предполагают историки науки (Kohn, 1980; Ospovat, 1981). «Ламаркистская идея» появилась у Ч. Дарвина при решении ключевых трудностей, с которыми столкнулась его теория. Новые разновидности могут возникать, если привычка предотвратит «заболачивающие» эффекты при скрещивании (Darwin's notebooks …, 1960b. P. 84). Инстинкты предотвращают родственные вариететы от скрещиваний до того, как структурные различия возникнут, чтобы сделать скрещивание полностью невозможным. Таким образом, Ч. Дарвин использовал привычку в качестве причины, создающей репродуктивную изоляцию.

Существуют несколько линий рассуждений Ч. Дарвина о вымирании, и все они тесно связаны. Самая простая нить рассуждений выражена в дарвиновом афоризме: вымирание есть результат «потери адаптации при изменении обстоятельств». Вторая линия прямо связана с концепцией экономии природы Ч. Лайеля. Последний и многие его современники верили в предустановленную приспособленность вещей. В мире в данное время существует вполне определенное число стаций, и они населены растениями и животными, которые в совершенстве адаптированы к ним. Когда происходят геологические и другие изменения, некоторые организмы становятся неприспособленными. Творец создает хорошо адаптированные формы, и они замещают своих предшественников (сукцессия). В итоге поддерживается Гармония природы. Сторонники трансформации (например Ж. Ламарк) отрицали вымирание как явление.

Конструируя свою теорию, Ч. Дарвин сделал почти невозможное. Он был трансформистом и признавал вымирание. Ч. Дарвин также был сторонником идеи Гармонии природы и одновременно признавал дисгармоничное явление как вымирание. Как все это вместе уживалось? Уже в 1830-е гг. у Ч. Дарвина не было сомнений в реальности явлений вымирания видов. Это он хорошо усвоил как собиратель ископаемых млекопитающих Южной Америки. На теоретическом уровне Ч. Дарвин должен был создать свою концепцию Гармонии природы, в которой вымирание должно стать неизбежной частью процесса эволюции. Такая концепция была создана. В записных книжках Ч. Дарвин неоднократно писал, что число видов на Земле в масштабе геологического времени должно быть постоянно. Ясно, что этой идее Ч. Дарвин был обязан Ч. Лайелю. И это не случайно. В те годы Ч. Лайель был единственным ученым, кто пытался синтезировать геологию и биологию (Ospovat, 1977). Органический мир, по Ч. Лайелю, периодически флюктуирует с большими циклами климата. Между идеей о постоянстве числа видов на земле и рассуждениями Ч. Дарвина о филетическом ветвлении существует тесная связь. Уже в самом начале своих рассуждений Ч. Дарвин допускал, что эволюция, скорее, есть ветвление, чем линейный процесс. Географическая изоляция и перемены в условиях могут вести к увеличению числа видов. Но Гармония природы запрещает увеличение числа видов. На первый взгляд кажется парадоксальным, что Ч. Дарвин одновременно верил в Гармонию природы и филетическое ветвление. Но дело в том, что филетическое ветвление предполагает веру в вымирание части видов. Это следствие из своих построений Ч. Дарвин изобразил в виде древа жизни.

Многие историки биологии утверждали, что палеонтологические находки Ч. Дарвина одним

ударом решили всю проблему вымирания. Все выглядит куда сложнее. Ч. Дарвин полагал, что предки («отцы») после перемен во внешних условиях теряют свою адаптивность и вымирают. Потомки же «отцов» должны обладать более высокой адаптивностью и выживать. Но как доказать ветвящийся характер эволюции и, главное, как это согласуется с постоянством числа видов на земле? Большие южноамериканские млекопитающие, которые открыл Ч. Дарвин, указывали на то, что родители современных форм вымерли и при этом новые формы не развились. Исчезновение определенных форм из Южной Америки (независимо от внешних причин) рассматриваются Дарвином весьма вероятным (Darwin's notebooks …, 1960a. P. 45).

Итак, решая проблему вымирания видов, Ч. Дарвин внес новый элемент в проблему адаптации. Виды чаще всего вымирают не потому, что они плохо адаптированы, а для того, чтобы поддержать постоянное число видов и Гармонию природы. Следует полагать, что нарушение скрещивания или геологические перемены, по Ч. Дарвину, – это опосредованное объяснение проблемы по сравнению с идеями Баланса и Гармонии Природы (Ospovat, 1981).

Видообразование и филогения. Именно во взглядах Ч. Дарвина на видообразование вполне четко видны контуры его первой градуальной модели эволюции. Эта модель, скорее всего, родилась из его первоочередной задачи объяснить географическое распространение видов. Уже из «Красной записной книжки» видно, что биогеография была важнейшим источником доказательств, превративших его в трансформиста.

Ч. Дарвин рассматривал две основные биогеографические ситуации: широко расселенные материковые виды и малочисленные изолированные виды, обитающие на островах. Когда он приложил свою теорию генерации к первой ситуации, то пришел к выводу, что материковые виды являются, как правило, высокостабильными. Эта константность и морфологическое однообразие поддерживаются законом отдаленных браков. Поэтому эволюция у таких видов имеет пределы, которые сдерживают увеличение числа видов (видообразование).

Чтобы все-таки решить проблему видообразования, Ч. Дарвин обратился к анализу островных видов. Именно обращение к островам дало возможность Дарвину решить «континентальную» проблему и проблему мультипликации видов. При этом он сделал это в рамках предложенного «полового механизма». Действительно, слитный характер наследственности вполне совместим с дарвиновым видением трансформизма. Виды кажутся постоянными, но они медленно изменяются во все времена. Это был не только градуализм, но вполне законченный филетический взгляд на эволюцию.

Однако «островной» подход позволил Ч. Дарвину создать новую модель эволюции, которая включала географическую изоляцию и инбридинг. Ч. Дарвин вновь начал с уже упомянутого примера, который постоянно цитирует Ч. Лайель. Египетские кошки, и собаки, и ибисы – те же, что и в древности, но отделите какую-нибудь пару и поместите ее на острове – весьма сомнительно, останутся ли они неизменными; не говорят ли эти факторы о том, что близкородственные браки ухудшают расу, т. е. изменяют ее форму в каком-то направлении (Darwin's notebooks …, 1960a. P. 42). В отличие от Ж. Ламарка Ч. Дарвин представил свой аргумент в пользу эволюции египетских мумий. Этот аргумент вытекал из его опыта изучения островного видообразования. Изоляция в новых условиях обеспечивает наследственную адаптацию и, следовательно, трансформацию вида. Новая идея Ч. Дарвина была также основана на другом аспекте полового воспроизведения – инбридинге. Изоляция пары особей давала возможность сохранить тенденцию варьировать путем генерации.

В историческом контексте важно отметить, что объяснение Ч. Дарвином видообразования путем изоляции оказало самое разнообразное воздействие на его теорию. Идея пространственной изоляции позволила Ч. Дарвину найти сильный аргумент в пользу эволюционизма. Такие авторитетные историки, как Д. Кон (Kohn, 1980) и Ф. Соллвей (Sulloway, 1984), точно подметили, что идея изоляции позволила Ч. Дарвину разработать новую стратегию для объяснения быстрой эволюции и увеличения числа видов. В конечном итоге идея быстрой мультипликации видов привела его к идее ветвящейся филогении.

Ч. Дарвин предложил две модели происхождения видов: видообразование путем

кумулятивного изменения (строго линейный трансформизм) и видообразование посредством изоляции. Каждое объяснение было стимулировано географическим началом: непрерывные области для линейного изменения и острова для увеличения числа видов путем изоляции. Согласно этой точке зрения, животные на изолированных островах должны стать различными, если достаточно долго содержать их раздельно в слегка различных условиях. Таковы, например, галапагосские черепахи, пересмешники, фолклендская лисица, лисицы с о-ва Чилоэ (Darwin's notebooks…, 1960a. P. 42).

Ключевым моментом для обсуждения связи между видообразованием и филогенией служит то, что изменения в пространстве могли происходить и во времени (Darwin's notebooks …, 1960a. P. 43). Эта дарвинова идея обосновывается ссылкой на южноамериканских страусов, т. е. на континентальные виды, а не на виды, обитающие на островах. Затем, когда Ч. Дарвин пришел к первой из двух диаграмм древа (коралла) жизни, он показал, что ветвление может начаться с одной точки. Еще раньше он особо отметил, что организованные существа представляют собою древо, нерегулярно ветвящееся (Darwin's notebooks…, 1960a. P. 43). Метафора древа жизни представляет собой комбинацию двух моделей видообразования. Прямолинейная модель дает нерегулярность, а «изоляционная» – ветвление (рис. 1).

Обе модели видообразования возникли из взаимодействия между предложенным Ч. Дарвином половым механизмом и фактами географического распространения видов. Поэтому можно утверждать, что в конечном итоге и метафора древа жизни возникла из взаимодействия упомянутых факторов. Следует отметить, что первые шаги перехода от видообразования к происхождению высших таксонов обсуждались до изображения ветвящейся филогении. Так, например, Ч. Дарвин писал, что согласно представлению о последовательном образовании видов, можно видеть, почему какая-либо форма специфична для континентов: все [виды одного рода] – потомки одного предка. Вслед за этим Ч. Дарвин начал конструировать свою концепцию ветвящейся филогении. Каждое последующее животное ветвится вверх, ведя к образованию различных типов организации ((Darwin's notebooks…, 1960a. P. 42–43). И лишь после этих слов он впервые употребил выражение «древо жизни». Эта метафора стала для Ч. Дарвина символом и эмблемой не только филогении, но и всей теории.

В целом в теории Ч. Дарвина преобладал гармоничный взгляд на природу, что нашло свое выражение в идее совершенной адаптации. Сама попытка Ч. Дарвина открыть строгие законы природы говорит о том, что он рассматривал мир как гармоничную систему творения. В этом отношении Ч. Дарвин оставался в рамках британской культуры первой четверти X1X в. (Cannon, 1978). С. Кэнон полагает, что здесь нет никаких противоречий, так как идея трансформизма не требовала каких-либо резких уклонений от традиционных концепций. Д. Осповат верно полагает, что альтернативная перспектива появилась у Ч. Дарвина лишь после того, как он сформулировал теорию естественного отбора (Ospovat, 1981. P. 59).

Томас Мальтус и Адам Смит: интеллектуальный взрыв. А.В. Яблоков (1991) точно подметил, что возникновение идеи естественного отбора требует многостороннего анализа

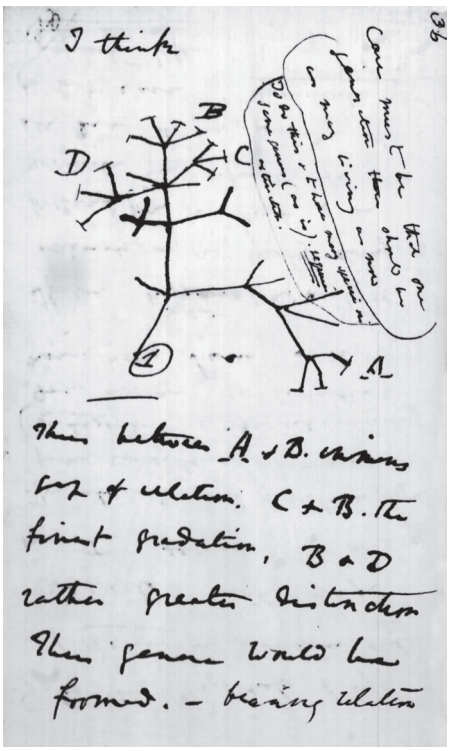


Рис. 1. Ветвление видов в пределах рода (Darwin's notebook..., 1960a. P. 36).

жизни и деятельности Ч. Дарвина с учетом особенностей викторианской Англии.

Историки науки в 1970–1980 гг. пришли к единодушному мнению, что шотландские экономисты предшествовавшего Дарвину поколения сыграли доминирующую роль в возникновении теории естественного отбора. Чтение Ч. Дарвином труда Т. Мальтуса в сентябре–октябре 1838 г. вызвало интеллектуальный взрыв и было решающим эпизодом в радикализации теории эволюции. Суть идеи Т. Мальтуса состоит в том, что любая популяция животных и человека склонна увеличиваться в геометрической прогрессии. Но запас пищи увеличивается в прогрессии арифметической. Поэтому между членами популяции будет происходить интенсивная индивидуальная борьба за пищу. Численность любой популяции держится на постоянном уровне еще и потому, что лимитирующими факторами выступают болезни и эпидемии.

Сейчас проявляется огромный интерес к творчеству Т. Мальтуса. В 1986 г. в Великобритании вышло 8-томное собрание его сочинений. Во введении к этому изданию, опубликованному в первом томе сочинений, шотландский экономист Е. Врагли (Wrigley, 1986) указал, что Т. Мальтус был первым, кто сконструировал всестороннюю социальную науку. По его мнению, ни один из экономистов прошлого не оказал такого решающего влияния на развитие экономической мысли в XX в., как Т. Мальтус (см. Porter, 1987; Thomson, 1998). С. Гулд (Gould, 1990) полагает, что влияние А. Смита на Ч. Дарвина было еще более сильным. Действительно, теперь хорошо известно, что в течение решающих месяцев 1838 г. он изучал учение А. Смита (см. Manier, 1978; Gordon, 1989). Теория естественного отбора очень сходна с главной доктриной рыночной экономики. На философском языке это означает, что две теории являются изоморфными, т. е. структурно сходными, хотя предметы исследования у них разные. Суть свободной экономики состоит в том, что отсутствует какое-либо вмешательство в систему при помощи высших законов. Индивиды просто борются за персональную выгоду. В этой борьбе неэффективные устраняются и наступает равновесный баланс. Система Ч. Дарвина, по С. Гулду, работает точно в такой же манере, только еще более безжалостно. Организмы борются за выживание и репродуктивный успех, и сверху нет никакой регуляции. «Невидимая рука» в экономике А. Смита действует и на эволюционной сцене, и ведет к элиминации Бога.

При чтении трудов А.Смита Ч. Дарвин обратил внимание на рассуждения об обществе, состоящем из свободных индивидов. Уже здесь был заложен импульс к популяционному мышлению, на важности которого так настаивают М. Гизелин (Ghiselin, 1969) и Э. Майр (Mayr, 1982, 1991).

В разных источниках Ч. Дарвин указал, что круг его чтения в 1837–1839 гг. был необычайно широк. Много литературы он читал по философии, социологии и демографии (У. Уэвелл, Дж. Гершель, Д. Брэстер, О. Конт, У. Дирхэм) и статистике (А. Кэтле). В августе 1838 г. Ч. Дарвин прочитал обзор Д. Брэстера «Курс позитивной философии Конта», где имелись ссылки на исследования А. Кэтле (см. Herbert, 1977). Такого рода материалы могли способствовать концентрации внимания Ч. Дарвина на количественных закономерностях в популяциях. Чтение обзора работ Кэтле помогло Дарвину понять популяционный рост по Мальтусу (Schweber, 1977. P. 236). Идеи А. Кэтле были хорошо известны в Англии. В 1833 г. он в очередной раз посетил Кембридж и на встречах с британскими учеными предлагал организовать статистическое общество, которое и было создано в 1834 г. в Лондоне. А. Кэтле вел активную переписку с У. Уэвеллом. У. Уэвелл и Ч. Дарвин часто встречались в 1837–1839 гг. на заседаниях Лондонского геологического общества. Деятельность этого общества существенно отличалась от работы других научных обществ: на его заседаниях всячески поощрялась дискуссия по теоретическим и философским проблемам (Rudwick, 1963. P. 336).

В 1830-е гг. в Англии начала интенсивно развиваться философия науки, и Ч. Дарвин внимательно следил за литературой и дискуссиями. Так, в 1837–1842 гг., когда Ч. Дарвин жил в Лондоне и работал над проблемой вида, шли дискуссии между У. Уэвеллом и Дж.С. Милем по проблеме научного метода. Дискуссия во многом касалась понятия «индукция». Она повлияла и на воззрения Ч. Дарвина. Хорошо извест-

но, что термин «индукция» первоначально был использован Ф. Бэконом в противоположность «дедуктивному методу» Аристотеля. Ф. Бэкон был родоначальником научной революции, но ведущие британские философы (Гершель, Уэвелл, Миль) понимали, что наука состоит не только из индуктивного метода. Почитая Ф. Бэкона, британские философы употребляли термин «индуктивный» в смысле «научный». Для Дж. Гершеля и Дж. Миля индукция – открытие эмпирических законов в фактах. В «Автобиографии» Ч. Дарвин указал, что он следовал бэконовскому методу. При оценке этих слов надо помнить обстановку в британской философии науки. Важно и то, что в трудах британских философов и социологов идея индивидуальной конкуренции в капиталистическом обществе излагалась в виде количественной закономерности. Идея о конкуренции среди индивидов была ближе к мыслям Ч. Дарвина, чем типологические идеи биологов, геологов и теологов о межвидовой конкуренции, поддерживающей Баланс и Гармонию природы (Ghiselin, 1969, 1982; Limoge, 1970; Gale, 1972; Schweber, 1980, 1985; Mayr, 1982, 1991).

С середины 1837 по 1839 гг. Ч. Дарвин постоянно обращался к анализу причин наследственной изменчивости. Он, очевидно, полагал, что освещение этих вопросов существенно для объяснения механизма эволюции. Именно изучение проблем изменчивости привело Ч. Дарвина к широкому использованию материалов по гибридизации, селекции и доместикации. Во Второй записной книжке (февраль–июль 1838 г.) возражения против эволюционной роли сальтаций и монстров черпались Ч. Дарвином из материалов по селекции и доместикации. Из этих же источников формировался набор аргументов против взглядов на универсальную роль гибридизации в эволюции (Darwin's notebooks …, 1960b). Вместе с тем даже после открытия естественного отбора элементы сальтационизма встречаются в записных книжках и других рукописях Ч. Дарвина. Нет убедительных доказательств, что к идее случайной вариации Ч. Дарвин пришел до открытия идеи естественного отбора или одновременно с ее появлением.

С июля 1838 г. постепенно начали складываться новые взгляды Ч. Дарвина на наследственную изменчивость. Записи, сделанные в Четвертой записной книжке (октябрь 1838 г.–июль 1839 г.), свидетельствуют о том, что даже спустя несколько недель после чтения Т. Мальтуса идея случайной вариации еще не стала частью его теории. 4 октября 1838 г. Ч. Дарвин сделал такую запись: изменение формы является иногда адаптацией расы к некоторым измененным обстоятельствам (Darwin's notebooks …, 1960d. P. 160). Это высказывание звучит так же, как в предмальтусовский период, так как указание на расу подразумевает, что все особи варьируют в одном направлении. И об этом Ч. Дарвин писал несколько раз. Скорее всего, лишь к марту 1839 г. случайная вариация стала важной частью теории Ч. Дарвина (см. Darwin's notebooks …, 1960d. P. 172). Любопытно, что, обсуждая роль случайных вариаций в эволюции, Ч. Дарвин использовал сельскохозяйственный материал. Это еще раз подтверждает, что сельскохозяй-ственный и доместикационный материалы сыграли важнейшую роль в формировании новых взглядов Ч. Дарвина на изменчивость.

Э. Майр тонко подметил, что из исследований животноводов Ч. Дарвин приобрел ряд ценных концепций. Наиболее важной среди них было подчеркивание индивидуальности каждого члена стада. Это было важнее, чем практика искусственного отбора (Mayr, 1982. P. 486, 493). Под воздействием исследований животноводов Ч. Дарвин, по мнению Э. Майра, начал переходить от эссенциализма к популяционному мышлению. М. Рьюз (Ruse, 1975) обратил внимание на то, что в середине 1838 г. Ч. Дарвин читал брошюры по разведению животных, написанные Дж. Себрайтом и Дж. Уилкинсом. Оба автора писали о действии искусственного отбора по аналогии с гибелью животных в природе. Ссылки Ч. Дарвина на упомянутые труды во Второй записной книжке дали М. Рьюзу повод для предположения о наличии у него ограниченной концепции естественного отбора. Такой вывод вовсе не противоречит, как считал М. Рьюз, приверженности Ч. Дарвина гипотетико-дедуктивному методу исследования. После того как Ч. Дарвин оценил многочисленные эффекты популяционного давления, он создал собственно теорию естественного отбора.

Безусловно, доместикационный материал

сыграл важную роль в становлении идеи естественного отбора. Но и М. Рьюз (Ruse, 1975) и С. Швейбер (Schweber, 1977, 1985) слишком форсируют события, стараясь всячески доказать, что Ч. Дарвин обладал идеей случайной вариации до знакомства с трудом Т. Мальтуса. Но и позднее Ч. Дарвин продолжал настаивать на том, что в природе проявляется деятельность Творца через «большую систему законов» (Gruber, 1974. P. 416–419).

Все сказанное ведет к выводу, что Ч. Дарвин еще не сформулировал четко идею случайной вариации. При отсутствии такой идеи эволюционизм Ч. Дарвина по-прежнему уживался с идеей предустановленной гармонии. Отсюда становятся понятными слова Ч. Дарвина, относящиеся к ноябрю 1838 г.: «Я не знаю законов видового изменения». И далее: «Законы вариации рас, может быть, наиболее важны в понимании законов видового изменения» (Darwin's notebooks…, 1960d. P. 164). Создание теории естественного отбора растянулось у Ч. Дарвина на многие годы. И все же приведенные материалы свидетельствуют о том, что возникновение самой идеи естественного отбора происходило в неком общем контакте или тесном взаимодействии различных областей знания: социальной, биологической и сельскохозяйственной.

В целом же путь к созданию теории естественного отбора был слишком сложным, чтобы его можно было бы свести к какому-либо одному фактору, например, изучению практики животноводов, прочтению трудов Т. Мальтуса и А. Смита или исследованиям по островной биогеографии Галапагосских островов. Теория естественного отбора не была создана в один прием и в один день.

В конце 1830-х гг. взгляды Ч. Дарвина на изменчивость и адаптацию были еще принципиально иными, чем они известны по «Происхождению видов …». Трудно поверить, чтобы ученый в один день изменил свое мировоззрение. Когда Ч. Дарвин читал Т. Мальтуса и А. Смита, он не сразу отбросил свою веру в совершенную адаптацию и в Гармонию природы. Даже в 1840-е гг. он сохранил некий теологический контекст в своей теории.

И все же столь быстрое влияние Т. Мальтуса и А. Смита, по-видимому, было продиктовано предшествующей научной деятельностью, характером чтения и размышлениями. Кроме того, в историческом контексте прежде всего нужно учитывать уровень теоретизирования Ч. Дарвина в период, связанный с чтением Т. Мальтуса, на значении влияния которого так энергично и однозначно настаивают историки науки.

Что же конкретно могло дать Ч. Дарвину чтение книги Т. Мальтуса в конце сентября–начале октября 1838 г.? Представления об экспоненциальном росте численности популяций в идеальных условиях (при отсутствии лимитирующих факторов) могли породить количественные оценки интенсивности индивидуальной конкуренции. Не обладая даже идеей случайной вариации, Ч. Дарвин сумел соединить сам факт изменчивости с принципом конкуренции за ограниченные ресурсы. Как раз эта логическая связь послужила основанием для появления теории естественного отбора. Именно после чтения Т. Мальтуса перед Ч. Дарвином открывалась принципиально новая творческая перспектива, связанная с зарождением популяционного подхода.

Но у Ч. Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора, поэтому аналогия между естественным и искусственным видами отбора в какой-то мере служила компенсацией. Концепция искусственного отбора, как и вся деятельность в области доместикации, выполняла роль полигона, на котором шла проверка следствий теории естественного отбора (Gall, 1983; Галл, 1993). Первое письменное утверждение Ч. Дарвина об аналогии между сорто-, породообразованием и эволюцией в дикой природе датируется 16 декабря 1838 г. Порядок изложения идей в цитате, скорее всего, отражает последовательность их формирования. «Самая замечательная часть в моей теории состоит в том, что доместицированные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее» (Darwin's notebooks…, 1960d. P. 167 [Пер. – *Я.Г.*]). В «Происхождении видов ...» порядок изложения идей противоположный. Новая последовательность изложения идей, по мнению Ч. Дарвина, позволит лучше понять теорию.

***

Подведем некоторые итоги. Весну 1837 г. следует считать кульминационным моментом в переходе Ч. Дарвина от креационизма к эволю-

ционизму. Из теоретического освоения научных результатов путешествия на «Бигле» Ч. Дарвин прежде всего формировал нестандартные эволюционные доказательства. Нет надежных данных о том, что его путь к идее эволюции был связан с изучением какой-либо одной или нескольких конкретных групп животных во время путешествия или позднее (вымершие неполнозубые Южной Америки или вьюрки Галапагосских островов). Так, например, Ч. Дарвин не знал об адаптивной природе различий в размерах клюва у вьюрков. Без таких знаний невозможно реконструировать направления адаптивной эволюции группы, показать эволюционную роль естественного отбора.

От принятия идеи эволюции до открытия эволюционной роли естественного отбора прошло 13–14 месяцев. Этот короткий период характеризуется необычайно высокой творческой активностью. Путь к идее естественного отбора не был прямолинейным и не совпадает с порядком изложения этой концепции в «Происхождении видов ...» или в современных монографиях и учебниках. Прежде чем стать селекционистом, Ч. Дарвин как бы прошел путь сальтациониста и механоламаркиста. На самом же деле смена концепций была еще более сложной, и каждая из них включала идеи, которые сейчас кажутся логически несовместимыми. К лету–осени 1838 г. Ч. Дарвин развил критику сальтационизма и механоламаркизма и как будто остался без какой-либо руководящей идеи. Разочарование в ранних идеях в итоге завершилось пониманием важнейшей роли естественного отбора. Процесс этого понимания шел постепенно с ускорением темпов.

Не следует забывать, что становление эволюционизма Ч. Дарвина происходило в период его тесных контактов с Р. Оуэном и Дж. Гулдом, которые всю жизнь оставались креационистами. Ч. Дарвин опирался на доказательства, которые были хорошо известны его современникам. Р. Оуэн, Дж. Гулд и другие систематики превосходили его как специалисты, но Ч. Дарвин превосходил их в области теоретических обобщений. Для Ч. Дарвина было характерно уникальное сочетание энциклопедизма, оригинальности теоретического мышления и глубокого эмпиризма. Именно эти качества были необходимы ему для изложения идеи эволюции в виде естественнонаучной теории.

Несмотря на принципиальную смену концепций, в творчестве Ч. Дарвина можно проследить глубокую преемственность идей, отражающих влияние науки и культуры в целом. На различных этапах творчества он верил в совершенную адаптацию и Гармонию природы. Природа как гармонизированная система создана Богом при помощи целесообразных законов. Эта вера в свое время была исключительно полезной и оказала широкое влияние на натуралистов XIX в. Но в отличие от современников Ч. Дарвин полагал, что эволюция – это факт, и она выполняет функцию поддержания порядка и гармонии, возникших в результате Творения. Антиэволюционные, теологические представления сыграли ключевую роль в определении путей теоретизирования Ч. Дарвина в области эволюции.

Более того, даже первая версия идеи естественного отбора возникла в качестве объяснения механизма поддержания Гармонии природы. И здесь прослеживаются преемственность научных представлений и влияние культурологического фактора. Историки науки часто отмечают, что теория естественного отбора была создана для того, чтобы объяснить адаптацию. Думается, что этот вопрос сложнее. И здесь нужно упомянуть, что для естественного теолога или политэкономиста важно было показать, что существующий социальный и политический порядок есть порядок, установленный Богом. За много лет до того как Ч. Дарвин начал записи по эволюции, натуралисты установили, а теологи быстро восприняли идеи совершенной адаптации и целесообразной вариации в качестве «очевидной характеристики мира». Ч. Дарвин воспринял эти идеи, и они даже вошли в первый набросок теории естественного отбора.

Ч. Дарвин не был интеллектуально изолированным одиночкой. Он прорабатывал самую разнообразную литературу и действовал как член научного сообщества и представитель британской культуры. Тем не менее на протяжении всей жизни он сохранил оригинальность и самобытность мышления. Окруженный крупнейшими учеными с традиционными взглядами, Ч. Дарвин оставался интеллектуально независимым.

Ранний период творческих поисков Ч. Дарвина в области эволюции, вероятно, самый

трудный для реконструкции. В дальнейшем четко выделяются два периода работы Ч. Дарвина над теорией эволюции (1842–1844 гг.) и (1856–1858 гг.) (см. Галл, 1993). Самым трудным остается вопрос или даже очень крупная проблема – почему произошла незапланированная «задержка» в работе Ч. Дарвина над теорией эволюции в период с 1846 по 1854 гг. Хорошо известно, что в это время он работал над систематикой подкласса усоногих раков. Но столь длительная работа не входила в творческие планы Ч. Дарвина. В 1969 г. была начата многогранная работа по изучению наследия Ч. Дарвина в области зоологии морских беспозвоночных. Исследования начались с описания трудов предшественников Ч. Дарвина с целью выявления научного фона, на котором начала формироваться его деятельность, и была выполнена первая работа по отчленению оригинального вклада Ч. Дарвина (Winsor, 1969). В это же время было выполнено всестороннее исследование по выявлению значения работ Ч. Дарвина по усоногим ракам для решения проблем эволюции (Ghiselin, 1969). Известный зоолог и историк науки М. Гизлн выполнил проект по развитию теории эволюции в трудах Ч. Дарвина и сумел в рамках этого проекта поднять практически все важнейшие проблемы систематики, эмбриологии, морфологии, корреляативной вариации, гомологии и пола, которые обсуждались в монографиях Ч. Дарвина по Cirripedia (Darwin, 1851, 1854) (рис. 2).

Совершенно очевидно, что такая гигантская работа по систематике морских беспозвоночных животных требовала массу времени и больших творческих усилий, и, естественно, систематический замысел Ч. Дарвина прервал его работу над теорией эволюции и повлиял на объем и стиль изложения «Происхождения видов». Исследования Ч. Дарвина по морским беспозвоночным, начатые в Эдинбурге еще в 1826 г. под руководством известного зоолога Р. Гранта и продолжавшиеся на протяжении всей жизни в аспектах стратиграфии, геологии, биологии и эволюции, до сих остаются интригующими темами для многих исследований. Интегральное объяснение интереса Ч. Дарвина к усоногим содержится в работах последних лет (Browne, 1995; Love, 2003).

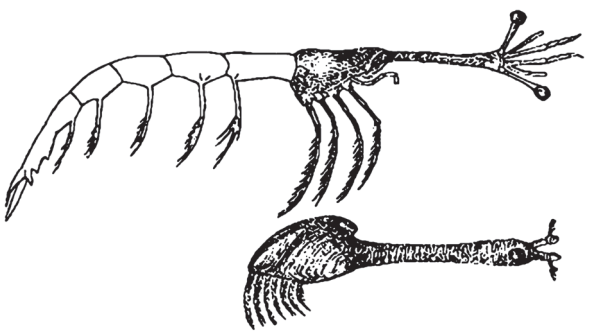


Рис. 2. Иллюстрация гомологий между личинками *Stomapod crustecean* и *Lepas barnacle* (по: Darwin, 1851).

Благодарности

Автор искренне благодарит Наталью Берегой за помощь в работе.

Работа поддержана грантом РФФИ № 09-06-00074.

Литература

Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М: Наука, 1988. 422 с.

Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л.: Наука, 1976. 156 с.

Галл Я.М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория / Под. ред. Я.М. Галла. Л.: Наука, 1984. С. 109–152.

Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб.: Наука, 1993. 139 с.

Галл Я.М. Г.Ф. Гаузе: эколог и эволюционист. СПб.: Альманах, 1997. 160 с.

Дарвин Ч. Записная книжка о трансмутации видов. Собр. соч. в 9 томах / Под. ред. В.Н. Сукачева. М.; Л., 1959а. Т. 9. С. 90–127.

Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография. Собр. соч. в 9 томах / Под. ред. В.Н. Сукачева. М.; Л., 1959б. Т. 9. С. 166–242.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Научное редактирование текста: Я.М. Галл, Я.И. Старобогатов, А.Л. Тахтаджян. СПб.: Наука, 1991. 539 с.

Канаев И.И. Жорж Кювье: 1769–1832. Л.: Наука, 1976. 212 с.

Кафанов А.И. Чарлз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской

биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина / Под ред. А.И. Кафанова. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 8–48.

Кафанов А.И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. 206 с.

Ляйэлль [Лайель] Ч. Основные начала геологии или новейшие изменения Земли и ее обитателей / Пер. с послед. англ. изд. А. Мина. М.: А.И. Глазунов, 1866. Т. 2. 462 с.

Рубайлова Н.Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. М.: Наука, 1981. 197 с.

Яблоков А.В. Зарождение теории естественного отбора в Записных книжках Ч. Дарвина // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь / Пер. с 6-го изд. Лондон, 1872. Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Научное редактирование текста: Я.М. Галл, Я.И. Старобогатов, А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, 1991. С. 448–456.

Ayala F. In William Paley's shadow: Darwin's explanation of design // Ludus Vitalis. 2004. V. 12. № 21. P. 53–66.

Barlow N. Darwin and Galapagos islands // Nature. 1935. V. 136. №. 3446. P. 391.

Beer de G. The Wilkins lecture: The origin of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1962. V. 155. № 960. P. 321–338.

Beer de G. Charles Darwin, Evolution by Natural Selection. London: Nelson, 1963. 282 p.

Browne J. Charles Darwin. Voyaging. Volume 1 of a Biography. London: Pimlico, 1995. 605 p.

Cannon S. Science in Culture: The Early Victorian Period. L.–N. Y: London Univ. Press, 1978. 296 p.

Coleman W. Lyell and the «Reality» of species: 1830–1833 // ISIS. 1962. V. 53. № 173. Pt 3. P. 315–331.

Coleman W. Georges Cuvier Zoologist: A Study in the History of Evolution Theory. Cambridge; Mass: Harvard Univ. Press, 1964. 143 p.

Darwin Ch. A Monograph of the Sub-Class Cirripedia, With Figures of All Species. The Lepadidae; or, Pedunculated cirripedes. London: The Ray Society, 1851. 400 p.

Darwin Ch. A Monograph of Sub-Class Cirripedia. With Figure of All Species. The Balanidae. London: The Ray Society. 1854. 684 p.

Darwin Ch. More Letters of Charles Darwin / Eds F. Darwin, A.C. Seward. London: Murray, 1903a. V. 1. 494 p.

Darwin Ch. More Letters of Charles Darwin / Eds F. Darwin, A.C. Seward. London: Murray, 1903b. V. 2. 489 p.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt. I / Ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1960a. V. 2. № 2. P. 42–73.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt. II / Ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1960b. V. 2. № 3. P. 77–117.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt. III / Ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1960c. V. 2. № 4. P. 118–150.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt. IV / Ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1960d. V. 2. № 5. P. 153–183.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt. VI. Pages excised by Darwin / Ed. G. de Beer, M.J. Rowlands, B.M. Skramovsky // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist Ser. 1967. V. 3. № 5. P. 129–176.

Darwin's ornitological notes / Ed. N. Barlow // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1963. V. 2. № 7. P. 203–278.

Darwin's the Red notebook / Ed. S. Herbert // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1980. V. 7. № 1. P. 31–164.

Darwin F. Introduction to the sketch 1842 and the essay of 1844 // Darwin Ch., Wallace A. Evolution by Natural Selection. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1958. P. 23–40.

Diamond J. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition // Amer. Sci. 1978. V. 66. № 3. P. 322–331.

Gale B. Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in extrascientific origin of scientific ideas // ISIS. 1972. V. 6. № 218. P. 321–344.

Gall Ya.M. On the nature of Darwinian method // General questions of evolution: Proc. Intern. Colloq. / Eds V. Novak, K. Zemek. Praha: Czechoslovak. Acad. Sci., 1983. P. 49–52.

Ghiselin M. The Triumph of the Darwinian Method. Berkeley; Los Angeles: California Univ. Press. 1969. 287 p. Reprinted: Mineola, N.Y: Dover Publ. House, 2004 With a new preface: P. VII–XII.

Ghiselin M. The intellectual path to natural selection // New Sci. 1982. V. 94. № 1301. P. 156–159.

Gordon S. Darwin and political economy: the connection reconsidered // J. Hist. Biol. 1989. V. 22. № 3. P. 437–459.

Gould J. Observations of the raptorial birds in Mr. Darwin's collection, with characters of the new species // Proc. Zool. Soc. London. 1837a. Pt. 5. P. 9–11, 28.

Gould J. Remarks on group of ground finches from Mr. Darwin's collection, with characters of the new species // Proc. Zool. Soc. London. 1837b. Pt. 5. P. 4–7.

Gould J. On a new *Rhea* (*Rhea darwini*) from Mr. Darwin's collection // Proc. Zool. Soc. London. 1837c. Pt. 5. P. 35.

Gould S. Darwin and Paley: Meet the invisible hand // Nat. Hist. 1990. № 11. P. 8–16.

Gould S. Modified Grandeur // Nat. Hist. 1993. № 3. P. 14–20.
Gruber H. Darwin on Man: A Psychological Study of Scientific Creativity. Chicago: Chicago Univ. Press. 1974. 310 p.
Herbert S. The place of man in the development of Darwin's theory of transmutation // J. Hist. Biol. 1977. V. 10. № 2. P. 155–227.
Herbert S. Introduction to Red notebook of Ch. Darwin. Darwin Ch The Red notebook / Ed. S. Herbert. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. 1980. V. 7. № 1. P. 5–29.
Hodge M. Darwin and the laws of the animate part of the terrestrial system (1835–1837); on the Lyellian origins of the zoonomical explanary programme // Stud. Hist. Biol. 1983. V. 7. P. 1–106.
Huxley T. Obituary; 1888 // Huxley T. Darwiniana: Collected essays. London: Macmillan and Co., 1893. V. 2. P. 274–275.
Kingsland S. Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology. Chicago and London: Chicago Univ. Press, 1985. 267 p.
Koerner L. Linnaeus: Nature and Nation. Cambr. Mass.: Harvard Univ. Press, 2001. 298 p.
Kohn D. Theories to work by: rejected theories, reproduction and Darwin's path to natural selection // Stud. Hist. Biol. 1980. V. 4. P. 67–100.
Lack D. Darwin's Finches. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1947. 208 p.
Limoge C. La Selection Naturelle. Paris: Presses Universitaires de France, 1970. 184 p.
Love A. Darwin and Cirripedia: prior to 1946: exploring the origins of the Barnacle research // J. His. Biol. 2003. V. 35. № 1. P. 251–289.
Lyell Ch. Address to the Geological Society // Proc. Geol. Soc. London. 1838. V. 2. P. 479–523.
Manier E. The Young Darwin and His Cultural Circle. Boston: Reidel, 1978. 242 p.
Mayr E. The Growth of Biological Thought: Evolution and Inheritance. Cambridge; Mass: Harvard Univ. Press. 1982. 975 p.
Mayr E. One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. London: Penguin Books, 1991. 195 p.
Olby R. Origins of Mendelism. London: Coustable, 1966. 204 p.
Ospovat D. Lyell's theory of climate // J. Hist. Biol. 1977. V. 10. № 2. P. 317–339.
Ospovat D. The Development of Darwin's Theory. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1981. 301 p.
Paley W. Natural Theology; or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, Collected from Appearances of Nature. London: Baynes, 1802. 896 p.
Porter R. Malthus and Darwin // Hist. Sci. 1987. V. 25. № 68. Pt. 2. P. 215–216.
Rudwick M. The foundation of the geological society of London: its scheme for co-operative research and its struggle for independence // Brit. J. Hist. Sci. 1963. V. 1. № 4. Pt. 4. P. 325–356.
Ruse M. Charles Darwin and artificial selection // J. Hist. Ideas. 1975. V. 36. № 2. P. 339–350.
Schweber S. The origin of the origin revisited // J. Hist. Biol. 1977. V. 10. № 2. P. 229–316.
Schweber S. Darwin and the political economist: divergence of character // J. Hist. Biol. 1980. V. 13. № 2. P. 195–290.
Schweber S. The Wide British Context in Darwin's Theorizing // The Darwinian Heritage / Ed. D. Kohn. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985. P. 35–70.
Sivervo B. EvoDevo. Darwin's finch beaks, Bmp4, and the developmental origins of novelity // Heredity. 2005. V. 94. P. 141–142.
Sloan Ph. Darwin's invertebrate programm, 1826–1936: preconditons for transformist // The Darwinian Heritage / Ed. D. Kohn. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985. P. 71–120.
Sulloway F. The Beagle collections of Darwin's finches (Geospizinae) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). 1982. V. 43. № 2. P. 49–94.
Sulloway F. Darwin and Galapagos // Biol. J. Linn. Soc. 1984. V. 21. № 1. P. 29–59.
Thomson K. 1798: Darwin and Malthus // Amer. Sci. 1998. V. 86. № 3. P. 226–229.
Vorzimmer P. Darwin's ecology and its influence upon his theory // ISIS. 1965. V. 56. P. 148–156.
Vorzimmer P. Charles Darwin: The Years of Controversy. Philadelphia: Temle Univ. Press, 1970. 300 p.
Vorzimmer P. The Darwin reading notebooks // J. Hist. Biol. 1978. V. 10. № 1. P. 107–155.
Wilson L. Ch. Lyell: The Years to 1841: The Revolution in Geology. New Haven and London: Yale Univ. Press, 1972. 553 p.
Winsor M. Barnacle larvae in the nineteenth century: a case study in taxonomic theory // J. Hist. Med. 1969. V. 29. P. 294–309.
Wrigley E. Introduction to the works of Thomas Malthus (P. 1–VIII) // Malthus R. The Works / Eds E. Wrigley, D. Souden. London: Pickering, 1986. V. 1. An essay on the principle of population: the first ed. (1798). 139 p.

THE GROWTH OF THE EVOLUTIONARY IDEAS IN EARLY CREATIVE ACTIVITIES OF CHARLES DARWIN. THE LONG DELAY IN WORK OVER THE EVOLUTIONARY THEORY

Ya.M. Gall

St. Petersburg Branch of the Institute for the History of Science and Technology, St. Petersburg, Russia; Leningrad State University of Pushkin, Pushkin, Russia, e-mail: yasha@ig7549.spb.rdu

The article presents historical-scientific reconstruction of development of Darwin's views on the evolutionary process which have been described in notebooks on transmutation of species and in «Red» notebook (1836/1837–1839). The growth of Darwin as evolutionist began after his journey when he began to work in scientific societies of London close to other outstanding naturalists (Ch. Lyelle, W. Wavell, J. Gould, R. Owen). New perusal of Darwin's early notebooks does not confirm widely accepted opinion that the evolutionism of Charles Darwin results from the gradualism of Charles Lyelle. Darwin has offered the first real model of evolution in a form of saltationism. Elements of saltationism appeared in records of Darwin all the time up to the time when he came to the idea of natural selection. In his other models of evolution Darwin tried to discover hard nature laws that would have described the evolution in analogy of God's intervation. Developing of the theory of natural selection by Darwin was made in a wide context of interaction of scientific and socio-cultural knowledge. The great role in this development had the interest of Darwin to the Scotch school of economists (T. Malthus, A. Smith). Also, this article pays attention to the question of the long «delay» of preparation of multivolume work on the evolutionary theory which Darwin planned to start to write in 1846, right after he had finished his «Geology of South America» (1846). The «delay» took place because he had devoted 8 years to all-round studying of sub-class Cirripedia, and this formal regular work was intended to find solutions to multiple problems of embryology, homology, reproductive biology, correlative variation and explanation of the nature of species. Materials of zoology of marine invertebrates were widely used by Darwin in geological works, and only in his multivolume treatise on systematic of barnacle he addressed key problems of zoology. Apparently, the «delay» has affected Darwin's search for the solutions to the problem species, role of embryology structures at classification, geographical distribution of species, morphogenesis and recapitulation. These most difficult problems were raised by him later, in the «Origin of species ...».

ДАРВИН И УОЛЛЕС: ДРАМА СОАВТОРСТВА И НЕСОГЛАСИЯ

М.Д. Голубовский

Университет Беркли, Калифорния, 94720, США, e-mail: mdgolub@gmail.com

Если бы удалось искусственно создать живой организм, это было бы торжество материализма, но в равной мере – идеализма, так как доказывало бы возникновение жизни из мертвой природы путем творческого акта

В.Я. Александров

В статье прослежена драматическая ситуация, когда Дарвин и Уоллес оказались соавторами и соперниками концепции возникновения видов путем естественного отбора. Несмотря на одновременную публикацию их статей, Уоллес всегда признавал приоритет Дарвина. Вместе с тем их взгляды различались в двух аспектах: 1) какова область действия естественного отбора: является ли он необходимым и достаточным для объяснения всех загадок эволюции (как считал Уоллес) или же сфера его ограничена и надо постулировать действие других факторов (как полагал Дарвин); 2) эволюционное происхождение человека и роль отбора в этом процессе. Уоллес решительно отрицал роль естественного отбора в происхождении интеллекта и психики человека и таких способностей, как математические, музыкальные. Он допускал, что эволюция психики идет по своим законам. Естественный отбор не может создавать органы и структуры, намного опережающие их непосредственное использование, как это очевидно для высших психических и интеллектуальных способностей человека. С этих же позиций Уоллес критиковал взгляды социальных дарвинистов.

Ключевые слова: Дарвин, Уоллес, Лайель, эволюция, история науки.

Десятилетия готовил Дарвин материал для «Происхождения видов …», заносил наблюдения и заметки в обширные записные книжки, начатые во время пятилетнего плавания на «Бигле». Эти книжки стали доступны в полном объеме лишь к концу 1970 гг. Дарвин вел обширную переписку со многими выдающимися и рядовыми натуралистами того времени. Досконально исследовано, что Дарвин пришел к выводу о трансформации видов под действием естественного отбора задолго до «Происхождения видов …» (Воронцов, 1999; Галл, 2007). В 1842 г. он сделал краткий очерк своей концепции, затем переписал набело в 1844 г., посвятив в его содержание только двух своих друзей и научных коллег. Первым был его ментор, великий геолог Ч. Лайель (Lyell, 1797–1875). Незадолго до отплытия «Бигля» вышел первый том фундаментального труда Лайеля «Принципы геологии». По совету своего учителя и научного опекуна кембриджского профессора минералогии и ботаники Дж. Генслоу (John Henslow, 1796–1861), Дарвин взял том Лайеля с собой в путешествие, изучил его и проникся геологическим видением прошлого и настоящего разных областей Земли, которые он посетил во время кругосветного плавания. Другим конфидентом и, пожалуй, самым близким другом Дарвина был его младший последователь потомственный ботаник Дж. Гукер (Hooker, 1817–1911). Он отправился в экзотическое путешествие в Индию и Тибет, получив наставления Дарвина и взяв с собой как образец книгу Дарвина о плавании на «Бигле». Впоследствии Дж. Гукер стал директором знаменитого Королевского Ботанического сада в Кью в окрестностях Лондона, первым основателем и директором этого сада был его отец. Гукер стал наиболее частым посетителем поместья Дарвина, щедро консультируя его по всем во-

просам классификации растений и ботанической географии. Именно ему Дарвин доверил разбор и систематизацию своих гербариев, собранных во время плавания на «Бигле».

Дж. Хаксли в историко-научном эссе «Возникновение дарвинизма (Huxley, 1992) прослеживает шаг за шагом, как Дарвин готовился к своему главному труду. Очерк концепции Дарвина 1844 г. по существу представлял собой книгу объемом в 230 страниц и включил в принципе все разделы будущего «Происхождения видов …».

Однако Дарвин все еще медлил в течение 14 последующих лет.

Почему Дарвин медлил

Так совпало, что как раз в 1844 г. в Англии анонимно вышла книга «Следы естественной истории творения», которая мгновенно стала бестселлером и выдержала к 1860 г. 11 изданий. Автор аргументировал, что виды возникли не внезапно, а в ходе их размножения, постепенно от низших форм к высшим вплоть до человека, согласно естественным законам, без непосредственного вмешательства Творца. От Творца лишь исходили принципы и исходный импульс творения. По этим же естественным законам происходило становление звездных и планетных систем. Автор не ставил себе задачей выявить эти законы и ответить на вопрос, почему и как происходит эволюция.

Имя автора оставалось тайной и было раскрыто только в 1884 г. в посмертном 12 издании. Им оказался известный шотландский просветитель, издатель энциклопедий, биографий и справочников Р. Чамберс (Chambers, 1802–1871). Он принадлежал к плеяде удивительных шотландцев, разносторонних талантов-самоучек, восходящих к высотам культуры благодаря страстной любви к знаниям, трудолюбию и упорству. Сенсационный успех книги сочетался с ее резкой критикой и со стороны теологов, и со стороны биологов, обвинениями в ереси, материализме, в недостатке биологических знаний и доказательств. Предвидя такую опасность, Чамберс по всем канонам детектива принял меры к сокрытию своего авторства. Копии рукописей и правки посылались издателю через нескольких посредников без указания города. О тайне Чамберса знали только два человека – его жена Анна и брат Уильям. «Викторианская сенсация» – так названо вышедшее несколько лет назад историко-научное исследование о книге Чамберса, с характерным подзаголовком «Необычная публикация, восприятие и секретное авторство свидетельств естественной истории творения» (Huxley, 1992).

Поначалу отношение Дарвина к этой книге было снисходительно-критическим (обычное отношение профессионала к любительским или научно-популярным изданиям). Однако затем Дарвин признал, что «Мистер Свидетельства» (или «Mister Vestiges» – как называли в обществе анонимного автора) во многом расчистил путь для его концепции естественного отбора. Другой же создатель теории естественного отбора – А. Уоллес – сразу же воспринял книгу Чамберса с энтузиазмом. Она побудила его к поискам доказательств изменяемости видов во времени и пространстве непосредственно в природе. Впоследствии благодаря сходству их мировоззрений Уоллес сблизился с Чамберсом и написал статью о спиритуализме в издаваемой Чамберсом энциклопедии.

Дарвин хорошо представлял взрывной характер своей теории и потому намеревался со свойственным ему тщанием подготовить ее биологическое обоснование в нескольких томах. Как парадоксально, в духе дзенбуддизма, заметил Н.В. Тимофеев-Ресовский, Дарвин был «гениальный, но осторожный и умный человек». Проведенный Дж. Хаксли историко-научный анализ подтверждает этот парадокс. Если бы Дарвин, – заключает Хаксли, – бросился публиковать в 1838 г. свои выводы в краткой и обнаженной форме, это было бы мертворождением. Идея эволюции должна была быть усилена твердым фактическим основанием, а идею естественного отбора необходимо было тщательно проработать во всех вариантах (Secord, 2003). Хаксли уверен, что даже публикация в 1844 г. солидного наброска теории не была бы так эффективна, как выход в свет книги «Происхождение видов …» именно в 1859 г. Семя, чтобы прорасти, должно попасть в подготовленную почву. 1855–1860 гг. были наилучшими, по мнению Хаксли, для публикации труда Дарвина. Однако неторопливый ход событий был неожиданно прерван.

Альфред Уоллес – неожиданный соперник

Летом 1858 г. события приняли для Дарвина драматический оборот. В обширный круг его респондентов входил в то время молодой путешественник и натуралист А. Уоллес (1823–1913). «Путешествие на Бигле» произвело на него неизгладимое впечатление и он решил последовать примеру Дарвина. Пятилетнее плавание Дарвина на «Бигле» вместе со слугой оплатил его отец, кроме того, ему помогали именитые кембриджские учителя. А. Уоллес был из бедной семьи и «университетов не кончал». Он был гениальный самоучка, движимый страстью к естествоиспытанию во всех его проявлениях и к загадкам эволюции живого мира. Уоллес отправился путешествовать, добыв скромный кредит, практически «за свой счет», оплачивая кредит сбором образцов для музеев, биологов и коллекционеров.

В опасное 4-летнее путешествие в дебри Амазонки Уоллес отправился в 1848 г. вместе со своим другом Г. Бэйтсом, тоже страстным коллекционером жуков и бабочек. Бэйтс стал затем известен в теории эволюции как автор селективной концепции мимикрии. Младший брат Уоллеса тоже сопровождал его, однако вскоре трагически умер от желтой лихорадки. Трудно представить отчаяние Уоллеса, когда корабль, на котором он вез свои 4-летние сборы в Англию загорелся посреди океана и затонул. Уоллес чудом спасся, но все коллекции насекомых, птиц и рептилий, все дневники пропали. Однако несмотря на трагедию, Уоллес за 1,5 года после возвращения в Англию из Бразилии публикует 6 академических статей и две книги, посвященные путешествию по Амазонке. Молодой биолог приобретает имя в научной среде и подготавливает новую 8-летнюю экспедицию на острова Малайского архипелага (1854–1862). Эта экспедиция была выдающейся по своим научным результатам, числу собранных образцов и новых открытых им видов. Уоллес собрал около 125 000 образцов разных видов, в том числе около 80 тыс. видов жуков. Он открыл и описал около 1 тыс. новых видов жуков, бабочек и других организмов, в их числе летающую лягушку; впервые описал в тропических лесах о-ва Борнео орангутана. Все это, несомненно, замечательные достижения выдающегося натуралиста. Книга Уоллеса «Малайский архипелаг» (1869) снискала такую же известность, как книга Дарвина о путешествии на «Бигле».

В 1855 г. Уоллес, будучи застигнутым на севере о-ва Борнео, в Сараваке, сезоном дождей и испытывая приступ малярии, пишет короткую заметку под названием «О законе, который регулирует интродукцию новых видов». В этой заметке, опубликованной в сентябре 1855 г. в английском журнале естественной истории, сделан важный вывод о том, что появление каждого нового вида в природе соответствует во времени и пространстве тем близкородственным видам, которые существовали до него. Это положение, условно названное в истории эволюционных теорий как «Саравакский закон», сразу привлекло внимание Лайеля, который увидел в нем сходство с потаенными построениями Дарвина. Лайель посещает Дарвина весной 1856 г. и советует ему поторопиться с публикацией своей концепции, ссылаясь на заметку Уоллеса. Однако заметка не показалась Дарвину важной. 3 мая 1856 г. он пишет Лайелю: «Мне ненавистна идея писать ради приоритета, хотя, конечно, мне будет неприятно, если кто-либо опубликует мою доктрину до меня». Но эта неприятность вскоре настигла Дарвина, причем в очень трудный период его жизни – тяжелая болезнь дочери и смерть маленького сына.

В феврале 1858 г. Уоллес оказался на маленьком о-ве Тернейт, к востоку от Целебеса и вновь испытал приступы малярии. Прикованный к постели ученый продолжает думать о происхождении видов и вспоминает о статье Мальтуса, прочитанной им 12 лет назад. Его озаряет идея об естественном отборе и выживании наиболее приспособленных как о столь долгожданном законе природы, который решает проблему возникновения новых видов. За два вечера Уоллес набрасывает статью и посылает ее с очередной почтой Ч. Дарвину. Рукопись, которую получил Дарвин в июне 1858 г., называлась «О тенденции разновидностей постоянно отклоняться от существующего типа».

Дарвин открывает пакет Уоллеса и затем в полном потрясении пишет своему ментору и другу Ч. Лайелю: «Ваши слова о том, что меня опередят, оказались справедливым возмездием. ... Никогда не видел я более поразительного совпадения: если бы Уоллес имел мой рукописный

очерк 1842 г., он не смог бы составить лучшего извлечения! Даже его термины выглядят словно названия глав моей книги. Таким образом, вся моя оригинальность, сколько бы ее не было, будет уничтожена». Возникла неприятная для Дарвина ситуация приоритета. Уоллес напрямую не просил Дарвина о направлении статьи в печать, а лишь о пересылке ее Лайелю. Отчаяние Дарвина было велико. Он готов был скорее сжечь свой труд, нежели получить упреки в заимствовании или в недостойном поведении («that I had behaved in a paltry spirit»). К тому же и в семейной жизни Дарвина в это время случилось горе: тяжело заболела дифтерией дочь Генриетта, внезапно заболел скарлатиной и вскоре умер маленький сын. Ввиду эпидемии, охватившей округу, всех детей пришлось срочно эвакуировать из поместья в Дауне.

Деликатное соглашение

Никакое изложение событий не передаст драматизма ситуации, как доверительные письма самого Дарвина 18–29 июня 1858 г., полные смятения, отчаяния и трогательных просьб о помощи, своим близким друзьям. [Переводы писем приведены в конце статьи – *ред*.]. Сам Дарвин в сложившейся ситуации был не в состоянии отыскать какой-либо достойный выход и во всем положился на своих друзей – Лайеля и Гукера. И они нашли деликатное и достойное решение, действовали решительно и быстро. В истории эволюционизма этот эпизод получил даже специальное название – *Delicate Arrangement* или Деликатное соглашение (Milner, 1990). Уже 1 июля 1858 г. «вне очереди» и в отсутствие обоих авторов Лайель и Гукер представили на заседании Линнеевского об-ва извлечения из очерка Дарвина 1842 г. вкупе с отрывками из его писем к американскому ботанику А. Грею, где излагались его идеи, а также статью Уоллеса. В тот же день Дарвин в Дауне хоронил своего полуторагодовалого сына...

Решение о совместной публикации было принято без извещения Уоллеса. Телеграфа и телефона тогда не было, а на согласительные письма Уоллесу в Малайзию и обратно ушло бы несколько месяцев. Статьи Дарвина и Уоллеса с вступительным замечанием Лайеля и Гукера были опубликованы в следующем же томе Линнеевского общества 20 августа 1858 г. Однако они остались практически незамеченными вплоть до выхода книги Дарвина. После того, как его приоритет был защищен, Дарвин сконцентрировал усилия на написание «Происхождения видов …». Книга вышла спустя 13 месяцев, и Дарвин послал ее Уоллесу. С некоторым опасением ждал он реакции своего соперника. Но она оказалась джентльменской. Уоллес с радостью узнал о публикации своей заметки вместе с материалами столь почитаемого им Дарвина, да еще при содействии двух корифеев Лайеля и Гукера. Уоллес писал, что его статья сама по себе не выдержала бы напора критики. По возвращении в Англию в 1862 г. Уоллес вскоре посетил Дарвина. Благополучный финал этой приоритетной коллизии напоминает мне библейскую историю о встрече братьев-близнецов Иакова и Исава после конфликта с первородством. Иаков очень опасался гнева вспыльчивого Исава, но брат все ему простил. Выход книги Дарвина все собой затмил, и Уоллес сразу оказался в тени. Между тем, его первостепенное значение в истории эволюционной мысли специально подчеркивается историками науки накануне дарвиновского юбилея (Berry, Browne, 2008).

В августе 2008 г. в Англии вышла книга журналиста и научного обозревателя «Би-Би-Си» Р. Дэвиса (R. Davies) с громким скандальным названием «Заговор Дарвина: Происхождение научного преступления» (The Darwin conspiracy: Origin of scientific crime), в которой автор старается доказать, что пакет со статьей Уоллеса пришел раньше, чем в середине июня 1858 г., и что Дарвин скрытно скорректировал свою рукопись, используя заметку Уоллеса. Я полагаю, это ложная сенсация. Об этом говорит не только весь компендиум фактов, но и дальнейшее отношение двух ученых друг к другу.

В 1869 г. Уоллес публикует два тома натуралистических записок о Малайском архипелаге с титульным посвящением Ч. Дарвину – «не только как свидетельство личного уважения и дружбы, но также как выражение моего глубокого восхищения его гением и его трудами». Н.Н. Воронцов считает это посвящение примером истинно джентльменских отношений двух ученых, поставленных логикой развития науки в положение соперников (Воронцов, 1999).

С. Гулд, пожалуй, самый авторитетный знаток теории и истории эволюционного учения, приводит важный обмен репликами из переписки между двумя учеными (Gould, 1980). В 1864 г. Уоллес пишет Дарвину: «Что касается самой теории естественного отбора, то я всегда буду утверждать, что она в действительности Ваша и только Ваша. Вы разработали ее в деталях, о которых я не думал, и на много лет раньше, чем я имел какие-то проблески по этому поводу. Моя статья сама по себе никого бы не убедила и была отмечена лишь не более чем изобретательная спекуляция, тогда как Ваша книга революционизировала изучение Естественной Истории и пленила лучших людей нашего времени». В свою очередь, Дарвин пишет Уоллесу в 1870 г.: «Я надеюсь, что Вы с удовлетворением воспринимаете – и мало что в моей жизни доставляет мне такое же удовлетворение – что мы никогда не чувствовали ревности друг к другу, хотя в определенном смысле соперники».

Несогласие: границы отбора и эволюция человека

В 1889 г. Уоллес публикует полное изложение своих эволюционных взглядов под названием «Дарвинизм». С тех пор этот термин утвердился в эволюционной биологии. Стоит заметить, что включение имени автора в название научного направления несет за собой «первородный грех» смешения или амбивалетности смыслов. Ведь сам Дарвин находился в постоянном поиске, уточняя свои позицию и формулировки, корректируя, дополняя разные издания книги. Да и динамика знаний в любой области ведет к смысловой трансформации, переопределению понятий, нередко со смыслом, сильно отличным от оригинала. Под дарвинизмом стали понимать не только систему взглядов Дарвина, но и всю сферу эволюционной биологии, включая учение об эволюции жизни на Земле, видообразование, и адаптациогенез. Это вряд ли оправданно, как аргументировал в свое время зоолог-эволюционист и историк науки А.А. Любищев.

Вместе с тем в обыденном сознании произошло то, чего опасался Дарвин, – под его теорией стали понимать лишь вывод о происхождении человека от обезьяны или от общего с обезьяной предка. Отсюда идут подмена и путаница второго порядка: критику взглядов Дарвина и его последователей на роль естественного отбора или антропогенез нередко отождествляют с отрицанием эволюции. Чтобы как-то уменьшить эту неизбывную путаницу, мне кажется интересным чуть остановиться на втором драматическом этапе в судьбе творческих отношений Дарвина и Уоллеса. А именно, на их резком расхождении по двум существенным вопросам теории эволюции:

1) какова область действия естественного отбора: является ли он необходимым и достаточным для объяснения всех загадок эволюции или же сфера его ограничена и надо постулировать действие других факторов;

2) эволюционное происхождение человека и роль отбора в этом процессе.

Реальная история науки далека от хрестоматийного глянца. Возникшие различия между Дарвином и Уоллесом по этим двум вопросам остаются в тени. Однако «водораздел» в этом смысле продолжает разделять и позиции современных биологов.

Прежде всего необходимо отметить выдающуюся роль Уоллеса как создателя биогеографии – науки о закономерностях распределения фауны и флоры на земле в пространстве и времени. Он обосновал выделение на Земле шести биогеографических областей. Кроме того, он открыл парадоксальную «линию Уоллеса» – резкую границу между фаунами Азии и Новой Гвинеи–Австралии. Граница проходит между островами малайского архипелага. При этом контраст между животным миром двух соседних островов, Бали и Ломбок, разделенных проливом шириной около 24 км, оказывается больше, нежели между фаунами Англии и Японии! Смысл этой причудливой линии оставался загадкой, хотя она и совпадала с наибольшими глубинами океана. Истолкование было получено лишь сто лет спустя в рамках мобильной тектоники А. Вегенера: «линия Уоллеса» в точности совпадает с периметром австралийской плиты, которая около 55 млн лет назад откололась от древнего суперматерика Гондваны и стала дрейфовать в сторону юго-восточной Азии. Палеогеологическая материальная «инкарнация линии Уоллеса» – один из самых замечательных триумфов натуралистических исследований и эволюционизма в целом. Я бы даже сравнил

это с тем, как эмпирические правила Менделя получили в XX в. материальное истолкование в двоичности хромосом в геноме, их независимом попарном расхождении при образовании половых клеток и в свойствах двойной спирали ДНК.

Теперь о других «линиях Уоллеса», по которым проходил его «водораздел» со взглядами Дарвина. Дарвин принимал ведущую роль естественного отбора в эволюции, но не считал его достаточным; например, он указывая на действие других факторов – законов роста, корреляции частей, принцип смены функций органов, влияние «упражнения и неупражнения». Дарвин выдвинул также дополнительную идею об особом половом отборе для объяснения повсеместно распространенного в природе полового диморфизма. Хвост самцов павлина приводил Дарвина в трепет, ибо невозможно представить, как это великолепное пиршество природы возникло в ходе постепенного отбора. Понадобилась гипотеза об особом половом отборе, где доминируют красота, эстетика, связанная с половым соперничеством и предпочтением.

Уоллес же полагал, что и в этих случаях действует обычный всемогущий естественный отбор. Но, будучи селекционистом или «дарвинистом» даже более, чем Дарвин, Уоллес решительно отрицал роль естественного отбора в происхождении «нравственной и умственной природы человека». Один из последних параграфов его книги «Дарвинизм» называется «Непосредственное доказательство того, что математические, музыкальные и художественные способности развились не под влиянием отбора». Тело человека, будучи сходным по облику с телом приматов, развилось под влиянием отбора, но не мозг с его потенциалом размышлять даже о собственной эволюции – полагал Уоллес.

Для истолкования эволюции человека Уоллес пришел к концепции, близкой панпсихизму. Уоллес допускал, что некая космическая духовная субстанция, или «невидимый универсум Духа», разлита в мире. На первом уровне наделение живого этой субстанцией произошло уже в момент порождения жизни. Человек обладает ее особым высшим уровнем. «У человека существует нечто, не доставшееся ему от его животных предков. Это духовная сущность природы, возможность ее прогрессивного развития в процессе внутренней сознательной работы», – писал Уоллес. Представление Уоллеса вполне созвучно взглядам французского биолога, антрополога и теолога Т. де Шардена в его известной книге «Феномен человека». В определенной степени оно сходно с позицией мыслителей, которые полагают, что в основе мироздания лежит не хаос, а порядок, законы. (Известна метафора Эйнштейна, что Бог не может играть в кости). Очевидно и перекрывание со взглядами современных сторонников концепции интеллектуального дизайна. Согласно оценкам института Гэллапа, 38 % опрошенных в США согласны с утверждением: «Человек возник в ходе эволюции в миллионы лет от менее прогрессивных форм жизни, но Творец руководил этим процессом, включая творение человека» (Milner, 1990).

Миропонимание Уоллеса можно рассматривать и как вариант панпсихизма, идущего от восточных религиозно-философских учений и от концепции монад Лейбница – неких психических элементов, присущих всему сущему. Близко это и к декартовскому разделению телесного и психического миров. Уоллес твердо верил в паранормальные явления, экспериментировал с гипнозом и открыто защищал медиумов и проводимые ими сеансы. Кстати, один из подобных сеансов, сильно повлиявший на поступки героев, красочно описан Толстым в романе «Анна Каренина», что еще раз свидетельствует о широком распространении спиритуализма в те годы. Непоколебимым сторонником спиритуализма был и А. Конан Дойль, по объему его книги на эту тему превышают сочинения о Шерлоке Холмсе.

Подобный взгляд на эволюцию человека был не только чужд Дарвину, но он прямо писал своему молодому соавтору, что делать для человека исключение от действия естественных сил природы и отбора равносильно «подлинному убийству» его теории. В 1871–1872 гг. Дарвин выпустил две новые книги о выражении эмоций и половом отборе у человека, в которых показал эволюционное психологическое сходство человека и мира животных. Из этих книг следовало, что в сфере эмоций и психологии ничего нового, а лишь постепенное усиление свойств, уже имеющихся у животных,

включая, в конце концов, возникновение речи и разума. Уоллес с этим решительно не соглашался. Парадоксально, но одной из причин его несогласия была вера во всемогущество естественного отбора, который не может создавать органы и структуры, намного опережающие их непосредственное использование, как это очевидно для высших психических и интеллектуальных способностей человека. О степени разногласия говорят два отрывка из писем Дарвина Уоллесу, датированных 1869–1870 гг.: «Я надеюсь, что Вы не доведете до смерти Ваше и мое дитя». «Я огорчен различию между нами. Это просто ужасает меня и постоянно выводит из себя. Я чувствую, мы никогда не поймем друг друга» (Gould, 1980).

Различие во взглядах Дарвина и Уоллеса привело к их косвенной конфронтации в 1876 г. в истории с профессиональным медиумом Г. Слэйдом, которого во время платного сеанса уличил в трюкачестве молодой последователь Дарвина биолог Р.Э. Ланкастер (Milner, 1990). Ланкастер подал в суд на медиума за обман. Оказывается, деньги на процесс выделил Дарвин, а активным защитником медиума и спиритуализма в целом на процессе выступил А. Уоллес. Он заявил, что медиум в «такой же степени искренен, как любой университетский исследователь в естественных науках». Судье пришлось туго, и, в конце концов, он принял решение осудить Слэйда по старому закону против хиромантов и предсказателей. Однако Слэйд никогда не был в тюрьме. По процессуальным причинам решение было отменено, и Слэйд уехал в Европу.

Казалось бы, постоянные случаи подделок, жульничества и обмана в атмосфере спиритических сеансов выбивали почву из-под ног их защитников. Но это никак не повлияло на мнение Уоллеса, что экстрасенсорные явления реальны. Да, говорил он, пусть даже 90 % случаев описаний подобных явлений, включая сеансы спиритизма, оказываются недостоверными или сопряжены с недостатком критического отношения или излишней верой. Ну и что же, возражал Уоллес, а разве подобные же огрехи не свойственны традиционной науке? Действительно, в пользу этого довода Уоллеса свидетельствует излишняя вера в находки «недостающего звена» между человеком и высшими приматами, что неоднократно приводило к заблуждениям, а то и громким фальшивкам. Это было в случае с пильтдаунским черепом в 1912 г. Кроме того, примерно каждые 10–15 лет антропологи обнаруживают новые находки в линиях предков человека, успешно применяются современные методы палеогенетики ДНК или сравнительной геномики, включая изучение генома неандертальцев. В результате существенно пересматриваются «древеса предков человека». Однако новые находки быстро рекламируются и создают впечатление: наконец-то прямой предок человека найден... Замечу, что гораздо более скромное явление – столь разрекламированное доказательство «эволюции в действии», как индустриальный меланизм у бабочек, оказалось уязвимо с точки зрения постановки опытов, сопряжено с явной необъективностью, вплоть до прямого конструирования желаемых фактов и полуфальсификации (Иванов, 2004). Стоит помнить об осторожности, основательности и сомнениях самого Дарвина.

В 1893 г. Уоллес с убеждением писал о своей позиции защитника панпсихизма и экстрасенсорных явлений, включая гипноз, месмеризм, спиритуализм и т. д.: «Мой самый главный урок в исследовании этих темных областей знания состоит в том, чтобы никогда не придавать какой-либо вес недоверию знаменитых людей или их обвинениям в обмане или невежестве, когда их мнению противостоят повторные наблюдения других честных и правдивых людей. Вся история науки показывает, что когда образованные или интеллигентные люди в любой эпохе отрицали факты других исследователей априори, на основе их абсурдности или невозможности, то они всегда оказывались неправы» (подробнее см. на специальном сайте, посвященном Уоллесу wku.edu/~smitch).

История науки подтверждает вывод Уоллеса, как убедительно показал в своей статье А.А. Любищев (2000). Приведу в этой связи поразивший меня недавно пример из истории метеоритики. Когда в конце 18 в. Э. Хладни – экстравагантная личность, музыкант, пионер акустики и маг-демонстратор, открывший создаваемые колебаниями струны «фигуры Хладни», пытался доказать внеземное происхождение метеоритов, это считали полным абсурдом: метеориты полагали последствиями взрывов вулканов либо ураганов, поднимающих камни высоко в небо.

Аспекты несогласия Дарвина–Уоллеса

Оппозиция Дарвин–Уоллес в отношении того, что представляет собой человек, каково эволюционное происхождение его психического мира и есть ли пропасть в этом смысле между человеком и животными, не исчезла. В разных воплощениях эта оппозиция возникает в каждом поколении и не ясно, можно ли будет достичь согласия и получить окончательный ответ. Позицию современной антропологии ясно выразил известный лингвист и культуролог академик В.В. Иванов: «Никакой общий предок до сих пор не найден... Гоминиды существовали рядом друг с другом, преимущественно в Африке, но, тем не менее, нет оснований думать, что они прямо происходят друг от друга или что мы прямо происходим от них» (Иванов, 2004. С. 64). Желание слишком пылких последователей Дарвина как можно быстрее найти промежуточные или недостающие звенья (missing links) приводили не только к открытиям, но и к самогипнозу, конфузам и мистификациям, в принципе не отличающимся от сеанса медиумов.

В декабре 1912 г. газеты Англии вышли с сенсационными заголовками: недостающее звено в цепи обезьяна-человек найдено, и теория Дарвина доказана. При раскопках на юге Англии в районе городка Пильтдаун был найден череп, сочетающий в себе черты обезьяны и человека. Сразу возникли сомнения в его древности. Однако многие авторитетные английские антропологи подтвердили подлинность, или аутентичность, черепа. В числе главных авторитетов был и сэр Р. Ланкастер – к тому времени многолетний директор Британского музея естественной истории и автор многих книг об эволюции, включая книгу «Вымершие животные» (1905 г.) с иллюстрациями их реконструкций. Именно эта книга инициировала Конан Дойля написать его столь известный «Затерянный мир» (1912), где упоминается и Ланкастер. Вплоть до 1950 г. пильтдаунский череп фигурировал как выдающееся открытие во всех учебниках по эволюции. Но оказалось, что это обман, подделка, авторство не установлено до сих пор.

Пильтдауновская мистификация остается одной из самых интригующих загадок в истории науки, утверждается в энциклопедии эволюции (Milner, 1990). Выдвинуто около 10 версий. Одна из них называет возможным автором мистификации другого твердого защитника спиритуализма – Конан Дойля, который никогда не мог простить Р. Ланкастеру суда над медиумом. Оказывается, дом Конан Дойля был всего в 12 км от места раскопок. Будучи по профессии врачом, он отлично знал анатомию человека, а будучи творцом знаменитого Шерлока Холмса, мог выбрать самый искусный и правдоподобный сценарий обмана. Предполагаемые мотивы Конан Дойля – акт возмездия, желание продемонстрировать, как легко научные эксперты, считающие себя объективными жрецами, могут некритически воспринимать факты, которые соответствуют их вере и убеждениям.

И опять же вспоминается замечание Тимофеева-Ресовского, что Дарвин был гениальный, но очень умный и очень осторожный человек. Это действительно редкая комбинация свойств. Ибо гениальность встречается редко, а среди умных вполне обычна дихотомия на осторожных и неосторожных.

О необходимости осторожности в суждениях о ходе эволюции живых организмов напоминает творчество известного эволюциониста Э. Геккеля (Haeckel, 1834–1919), которого называют «немецким Дарвином». Геккель получил прекрасное образование в трех университетах Германии, имея наставниками крупнейших зоологов и сравнительных анатомов Германии. Затем в течение ряда лет он, как и Дарвин, совершает морские путешествия по Средиземноморью и Канарским островам, изучает видовое разнообразие морских беспозвоночных – радиолярий, известковых губок и медуз. Уже в 1862 г. Геккель выпускает обширный труд по радиоляриям – одноклеточным организмам морского и океанического планктона. Неутомимый путешественник, он провел свою последнюю экспедицию на Суматру и Яву в возрасте 67 лет! Геккель открыл около 4 тысяч новых видов морских беспозвоночных (Milner, 1990).

Трудно представить себе современную биологию без таких введенных Геккелем терминов, как *экология*, *онтогенез*, *филогенез*, *гетерохрония*. Именно Геккель стал представлять линии происхождения разных групп организмов в виде родословных ветвистых древ на основе принципа тройного параллелизма: сравнитель-

ная морфология, сравнительная эмбриология и палеонтология. Сам Дарвин, будучи осторожным исследователем, рассмотрел лишь принципиально возможные пути эволюционного происхождения видов. Он не строил никаких конкретных древес, ибо ясно видел палеонтологическую неполноту и отсутствие многих блоков в эволюционной мозаике. В отличие от Дарвина Геккель, по словам Н.Н. Воронцова, «не чурался философии, не боялся умозрительных гипотез, сам их создавал и активно проповедовал».

Соблазны воодушевления и неоправданной экстраполяции дарвиновского принципа естественного отбора, а также неумеренный парциальный дух в борьбе с религиозным миросозерцанием привели Геккеля к пропаганде социал-дарвинизма. Вульгаризация учения Дарвина в отношении к человеку вызвала ехидный протест Л. Толстого. Известна саркастическая ремарка Толстого: «И люди читают это, учат, называя наукой, и никому в голову не приходит сделать естественно представляющийся вопрос о том, что если убивать дурных полезно, то кто решит, кто вредный. Я, например, считаю, что хуже и вреднее г-на Геккеля я не знаю никого. Неужели мне и людям одних со мною убеждений приговорить г-на Геккеля к повешению? Напротив, чем грубее заблуждения г-на Геккеля, тем больше я желал бы ему образумиться и ни в коем случае не желал бы его лишить этой возможности» (цит. по: Воронцов, 1999).

Толстой, конечно, здесь прав, как бы предвидя в принципе возникновение будущего немецкого этнонацизма. Он неточен лишь в утверждении, что никому в голову не пришло сделать естественное возражение взглядам социал-дарвинизма. На самом деле не кто иной как А. Уоллес, соавтор теории естественного отбора, ставил запрет отбору применительно к человеку. Он вполне предвидел, что отсутствие такого запрета способно привести к извращениям. К концу жизни Уоллес открыто объявил себя сторонником социализма и даже стал председателем Общества национализации земли. В своей последней книге «Социальная среда и моральный прогресс» (Social Environment and Moral Progress, 1913) он выступил резким критиком системы капитализма (не уступая в этом Толстому) и был в ярости, когда защитники существующей социальной несправедливости ссылались в свое оправдание на закон естественного отбора: «мне просто поразительно слышать, будто я не знаю, что такое естественный отбор и к чему он ведет». Он протестовал против прямолинейных выводов ранних евгенистов о возможности и желательности селекции в человеческом обществе. Уоллес считал это «опасным и отвратительным», способным привести к разрушительным последствиям.

Несмотря на идейные различия и даже косвенное противостояние, где имплицитно в основе лежали различия их позиций на эволюционную природу человека, на невозможность достичь компромисса, Дарвин и Уоллес оставались джентльменами. Когда возник вопрос о пенсии Уоллесу и друг Дарвина Дж. Гукер решил отклонить ходатайство, ссылаясь на поддержку Уоллесом спиритуализма, то Дарвин и Т. Гексли выступили в поддержку, и пенсия Уоллесу была назначена.

Парадоксы на уровне ДНК, отбор и ультрадарвинизм

Различия во взглядах на роль отбора в эволюции, роль адаптивных и неадаптивных факторов, выявившиеся между сотворцами и соперниками Дарвином и Уоллесом, сохраняются и приводят к дискуссиям в каждом поколении биологов. Позиция исследователя в этом отношении вовсе не второстепенна. Ибо она определяет направление поисков и исследований, истолкование многих парадоксальных данных молекулярного разнообразия живых организмов, включая структуру хромосом, организацию ДНК и эволюцию геномов.

Приведу пример недавних и не затихнувших еще жарких споров о причинах так называемого С-парадокса или резких межвидовых различий в количестве ДНК (величина С-размер ДНК в числе нуклеотидных пар в одном наборе хромосом генома). Когда в начале 1960 гг. исследователи приступили к систематическому изучению ДНК у близких видов, то среди большинства молекулярных биологов царило неявное убеждение, что раз ДНК – вместилище генов или «самая главная молекула», то все ее закрепившиеся в эволюции изменения не случайны, а напрямую связаны с отбором и

адаптацией. Тут-то обнаружился С-парадокс (Голубовский, 2000).

Оказалось, что близкие виды нередко отличаются по количеству ДНК в несколько раз, хотя число генов у них, несомненно, сходно. Далее обнаружилось явное несоответствие между величиной С и эволюционным положением видов. «Кто бы мог подумать, – с удивлением признавался в конце 1970 гг. Д. Уотсон, соавтор открытия двойной спирали ДНК, – что размер ДНК у некоторых рыб и земноводных в 25 и более раз больше, чем у человека». В составе ДНК практически всех видов были обнаружены разные блоки повторов, причем некоторые из них относительно короткие, повторены миллионы раз и заведомо не несут генов. Порой целое плечо хромосомы образовано из таких тысячекратных повторов. В большинстве случаев они не транскрибируются и не транслируются, как это свойственно генам, кодирующим структуру белков. Наконец, сами гены у высших организмов оказались мозаичными, построенными из кодирующих полипептиды блоков – экзонов, которые перемежаются серией ДНК-вставок или интронов. Интроны вырезаются из генной молекулы ДНК как ненужный баланс при ее считывании. О совершенной непредсказуемости этого открытия другой соавтор двойной спирали ДНК Ф. Крик писал: «Когда я приехал в Калифорнию в сентябре 1976 г., у меня даже мысли не возникало, что обычный ген может быть расщеплен на несколько кусков. Я сомневаюсь, чтобы кто-либо подозревал об этом».

С-парадокс бросил вызов жестким селекционным представлениям. В 1980 г. группа молекулярных генетиков и в их числе Ф. Крик сделали попытку истолковать С-парадокс не вне селективного постулата, а исходя из структурно-функциональных особенностей самой молекулы ДНК. Они предположили, что некоторые ее сегменты, прежде всего мобильные элементы, получают преимущество в репликации копий, число их в хромосоме возрастает, и они могут эгоистично расселяться по геному. Такой процесс не вызван отбором. На авторов гипотезы эгоистичной ДНК обрушился шквал обвинений со стороны большинства биологов, которые свято уверовали в положение об обязательной адаптивности любых элементов структуры и особенно организации главной молекулы ДНК. Оппоненты приводили факты о той или иной функциональной роли некодирующих повторов и блоков. Однако сторонники концепции эгоистичной ДНК вовсе не отрицали возможной или реальной роли повторов ДНК и мобильных элементов в эволюции. Они были лишь против неявного предположения о том, что подобные элементы возникли и закрепились в геномах в результате естественного отбора и сохраняются отбором в связи с их настоящей или возможной функцией в клетке (Голубовский, 2000). Смысл споров помогает понять метафора Р. Киплинга в его сказках-притчах о причинах возникновения отличительных структур у разных животных. Это «just so stories» – удивительные истории. Можно называть эти метафоры как «принцип слоненка Киплинга». Слоненок был любопытным и желал узнать, что ест крокодил на обед. Крокодил в ответ схватил его за нос и стал тянуть. Образовался хобот, который поначалу сильно опечалил слоненка, но потом оказался полезной штукой, ибо позволял срывать листья с деревьев, обливаться водой, отгонять мух и раздавать тумаки задиристым братцам. Однако все эти полезные функции хобота никакого отношения к причине его возникновения не имеют! Организм сам нашел ему применение.

Идею о возможной эгоистичности некоторых генов и сегментов ДНК выдвинул зоолог и этолог, автор многих научно-популярных книг по эволюционной биологии Р. Доукинз в широко известной книжке «Эгоистичный ген» (Доукинз, 1993). Идея оказалась в определенной степени плодотворной. Но Доукинз, называя себя «страстным дарвинистом», расширил свое предположение за пределы его применимости. Он полагает, что живые организмы со всеми их морфологическими особенностями – лишь устройство для размножения генов: «живые организмы – это машины, они словно роботы запрограммированы, чтобы сохранять эгоистичные молекулы, известные как гены». Единица дарвиновского отбора, по Доукинзу, – только гены, которые конкурируют внутри организма за более успешную репликацию и передачу потомкам.

Однако тут возникает естественное возражение. Клетки и организмы – вовсе не пассивные вместилища реплицирующих генов, которые составляют лишь элементы целостной коорди-

нированной системы. От функции всей системы зависят и самовоспроизведение генов, и их роль в ходе развития организма в его конечном фенотипе в определенных условиях среды. Напомним, датский биолог В. Иогансен ввел в 1909 г. понятие «ген» как удобную фикцию для более общего понятия «генотип», который обозначает наследственную конституцию всего организма. Просто поразительно, что еще в начале XX в. В. Иогансену, автору терминов «ген», «генотип» и «фенотип», был свойственен целостный системный подход: «Живой организм нужно понимать как целую систему не только во взрослом состоянии, но и в течение всего его развития ... Было бы неправильным представлять бесконечную расчленяемость фенотипа живого организма на отдельные элементы, отдельные явления».

Подобным расчленением и грешит подход Доукинза, который он проповедует со страстью и полнейшей убежденностью в своей правоте. Любой признак организма, скажем, пятипалость, зависит от координированного действия множества генов, их иерархически соподчиненных сетей, взаимодействующих между собой в развитии. В целостной наследственной системе действие одних генов может погашаться полностью либо усиливаться, могут создаваться новые типы непредсказуемого взаимодействия. Вслед Иогансену можно только повторить, что организм не может быть жестко анатомизирован, расчленен на отдельные признаки с соотнесением каждого из них определенному гену, даже если известно, что повреждение данного гена имеет существенное влияние на данный признак. Ген, это в конце концов лишь сегмент ДНК, спрятанный внутри клетки, – замечает С. Гулд, возражая Доукинзу (Gould, 1980).

Уже на уровне клетки обнаружены удивительные системы самоподдержания и репарации ДНК, механизмы «естественной генетической инженерии», контрольные пропускные точки (check points) в делении клетки, когда определенный этап в этом процессе прерывается в случае обнаружения повреждений. Наследственная система способна нейтрализовать или делать функционально полезными (как хобот у слоненка) случайно возникающие мутационные изменения генов и хромосом. Клетка может целенаправленно реконструировать геном в зависимости от ее физиологии, одомашнивать «взбесившиеся» эгоистичные сегменты, подавляя их репликацию и транскрипцию. Наконец, клетка может впускать в свой геном посторонние блоки ДНК, вплоть до образования симбиотических ассоциаций. Известны два афоризма выдающегося цитолога В.Я. Александрова, отдавшего изучению клетки 60 лет: «Впечатление, что клетки по мере их изучения сами себя усложняют, чтобы остаться непознанными» (Воронцов, 1999) и «Без решения проблемы свободы воли не понять и суть жизни клетки». Как это далеко от представлений биологов конца XIX в. о клетке как о «комочке протоплазмы»! (Галл, 2007).

Доукинз неправомерно расширяет здравую мысль об эгоистичности ряда ДНК сегментов за пределами ее применимости. Феномен неоправданной экстраполяции довольно част в истории науки, он сродни синдрому Пигмалиона. Прямотаки фанатичная вера Доукинза в адаптивность любых признаков организма принимает курьезные формы. Так, в главе о половом отборе его книги «Эгоистичная ДНК» он задается вопросом, почему человек утратил приапову кость или бакулум, «ведь у многих млекопитающих в пенисе и в самом деле имеется бакулум – кость, придающая ему жесткость и помогающая поддерживать эрекцию... есть она даже у ближайших родичей человека шимпанзе, хотя она у них очень мала». Селективная гипотеза Доукинза, которую любопытно сопоставить со спором Дарвина и Уоллеса о половом отборе, такова. Самки сородичей и предков человека, под действием естественного отбора совершенствуя свои диагностические способности, «отбирают по крупицам всевозможные данные о состоянии здоровья самца и судят о его способности справляться со стрессовыми ситуациями по напряженности и положению пениса. Однако наличие кости помешало бы этому! Не нужно быть особенно стойким, выносливым, чтобы иметь кость в пенисе: это доступно всякому. Таким образом, селективное давление со стороны женщин привело к утрате мужчинами бакулума, потому что только по-настоящему здоровые мужчины способны на действительно стойкую эрекцию, позволяющую женщинам поставить без помех правильный диагноз» (Доукинз, 1993).

Огрехи подобного рода чисто селективного толкования состоят в том, что гипотезы изобретаются постфактум и по всякому случаю новые, исходя из убежденной веры во всемогущество естественного отбора и адаптивности любых различий между видами и между полами. Ведь если бы у мужчин сохранился бакулум (пусть и не в таких величественных размерах, как у моржа – около полуметра и более), то Доукинз столь же остроумно на основе селектогенеза придумал бы, почему сие так и должно быть. Скажем, в стрессовых условиях пещерной жизни, в которых жили десятки тысяч лет предки человека, акт репродукции должен быть надежным и не зависим от одной силы мышц и усиленного кровотока, обеспечивающих эрекцию. Поэтому, мол, у человека и сохранился бакулум. Какова цена подобного рода объяснительных селективных гипотез, о которых вполне серьезно пишет Доукинз? «Три копейки в базарный день», – вспоминается громогласный приговор Н.В. Тимофеева-Ресовский в его лекциях. Почему же Доукинз, а вслед за ним другие «страстные дарвинисты» продолжают выдвигать подобные постфактумные селективные истолкования. Видимо, следует согласиться с Гулдом о «склонности западной научной мысли к атомизму, редукционизму и детерминизму» (Gould, 1980).

Литература

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: УНЦ ДО, 1999.

Галл Я.М. Формирование эволюционной теории Дарвина. СПб, 2007.

Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб, 2000.

Доукинз Р. Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993.

Иванов В.В. Наука о человеке. Введение в современную антропологию. М., 2004.

Любищев А.А. Уроки истории науки // Любищев А.А. Наука и религия. СПб: Алетейя, 2000.

Berry A., Browne J. The other beetle-hunter // Nature. 2008. V. 453. № 26. P. 1188–1190.

Gould St.J. The Panda's Thumb. N.Y.; London: Norton and Co., 1980.

Hooper J. On men and moths. The untold story of science and the Pepperred moth. N.Y.: W.W. Norton, 2002.

Huxley J. The emergence of Darwinism // J. Huxley. Evolutionary Humanism. Prometheus Books, 1992. P. 9–34.

Milner R. The Encyclopedia of Evolution. Humanity's Search for its Origin. N.Y.: Henry Holt and Co., 1990.

Secord J.A. Victorian Sensation. University Chicago Press, 2003.

Приложение

Письма Ч. Дарвина Ч. Лайелю[1] и Дж. Гукеру[2] после получения статьи Уоллеса (перевод М.Д. Голубовского).

Лайелю, 18 июня 1858 г.

Мой дорогой Лайель,

Несколько лет назад Вы рекомендовали прочесть статью Уоллеса в Анналах. Поскольку я с ним переписывался, и, зная, что он будет польщен, я написал ему об этом. Сегодня он прислал мне прилагаемый манускрипт и просил передать Вам. Мне кажется, что статья несомненно заслуживает чтения. Ваши слова, что меня опередят, оказались справедливым возмездием. Вы сказали мне это, когда я изложил кратко мои взгляды о «Естественном отборе», основанном на борьбе за существование.

Если бы Уоллес читал мою рукопись 1842 г., он не смог бы сделать лучшего извлечения. Даже его термины выглядят словно заголовки глав моей книги. Верните мне, пожалуйста, этот манускрипт, о котором он не говорит, чтобы я представил его к публикации. Но я, конечно, напишу и

[1] Лайель Чарлз (1797–1874) – английский ученый, основоположник геологии, автор труда «Основы геологии» (1830–1833), ментор и друг Дарвина.

[2] Гукер Джозеф (1817–1911) – английский ботаник и путешественник, директор Ботанического сада Кью под Лондоном, самый близкий друг Дарвина.

предложу для публикации в каком-либо журнале. Таким образом, вся моя оригинальность, какова бы она ни была, будет уничтожена. Хотя моя Книга, если она будет иметь какую-либо ценность, не пострадает. Ибо весь труд состоит из приложений к теории.

Я надеюсь, Вы одобрите статью Уоллеса, чтобы я мог написать ему об этом.

Искрене Ваш Ч. Дарвин

Дж. Гукеру, 23 июня 1858 г.

Мой дорогой Гукер,

Бедняжка Этти[3] сильно больна дифтеритом (или чем-то сходным), но сегодня утром ей получше, я почти уверен. Эта болезнь доставляет страдания, ибо сильно воспалена вся глотка. Она будет поправляться и требует постоянного внимания. Мы оба в полном расстройстве и не имеем сейчас сил кого-либо видеть, даже Вас. Кажется, судьба распорядилась помешать нашей встрече. Я чувствую, Вы будете расстроены этим отказом.

Хорошо, что Вы не приехали в прошлую субботу, ибо именно в то утро начался приступ, и наши друзья вынуждены были уехать. Некоторые почувствовали заражение, и это еще одна причина, почему Вам лучше не приезжать. Слава Богу, я чувствую себя значительно лучше, вся опасность миновала, но доктор еще не был, он мучил нас долго вчера.

Мой дорогой друг

С самыми теплыми чувствами Ч. Дарвин

Лайелю, 25 июня 1858 г.

Мой дорогой Лайель,

Я очень сожалею, зная о Вашей занятости, что беспокою Вас своим чисто личным делом. Но если Вы поделитесь своим просвещенным мнением, то окажете мне самую большую услугу, на которую способен человек, ибо я всецело доверяю Вашему чувству справедливости и достоинства.

Мне не следовало посылать письмо без достаточного размышления, ибо я сейчас полностью выведен из себя, но я пишу, чтобы выкинуть все из головы. Я признаю, что никогда не допускал, что Уоллес мог кое-что узнать из Вашего письма к нему.

В заметке Уоллеса нет ничего более того, что гораздо полнее изложено в копии моего очерка 1844 года, который Гукер читал около 12 лет назад. Примерно год назад я послал Аза Грею[4] короткое извлечение из моих мыслей (предназначенное некоторым адресатам). Так что я могу с полной правдой утверждать и доказать, что я ничего не заимствовал от Уоллеса. Я был бы чрезвычайно рад, если бы именно сейчас были опубликованы основные мои выводы в заметке страниц на двенадцать. Однако я не могу убедить себя, что это было бы достойно. Уоллес ничего не пишет о публикации, и я посылаю Вам его письмо.

Однако, поскольку ранее у меня не было намерения публиковать этот набросок, могу ли я сейчас сделать это достойно, поскольку Уоллес уже прислал мне изложение своих идей. Я скорее сожгу свою книгу, нежели он или кто-то другой будет думать, что я поступил нечестно. Думаете ли Вы, что прислав мне свою статью, Уоллес как бы связал мне руки? По крайней мере, я не думаю, что он пришел к своим идеям из моих писем к нему.

Мы различаемся только тем, что я пришел к своим взглядам на основании работ по искусственному отбору у животных. Я мог бы послать Уоллесу копию моего письма Аза Грею, чтобы показать, что я не украл его доктрину... Однако мне неясно, не будет ли это основанием в нечестности, таково мое первое впечатление.

Не стоило бы беспокоить Вас по такому мелочному поводу, но Вы не представляете, насколько я был бы признателен получить Ваш совет. Не будете ли Вы возражать, послав заранее это

[3] Этти – дочь Дарвина Генриетта (1843–1929), 4-й ребенок в его семье.

[4] Грей Аза (1810–1888) – американский ботаник и теолог, автор книги «Флора Северной Америки», профессор ботаники ун-та в Гарварде, пропагандист учения Дарвина в Америке; однако считал, что эволюция и теология не противоречат друг другу.

письмо и Ваш ответ Гукеру. Ибо после этого я буду знать мнение двух моих самых лучших и добрых друзей...

Я опасаюсь, что у нашего малыша скарлатина. Этти слаба, но поправляется.

Мой дорогой любезный друг, простите меня. Это письмо написано наскоро и под влиянием мелочных чувств.

Всецело преданный Вам Ч. Дарвин.

Я никогда более не буду беспокоить Вас или Гукера по этому поводу

Чарлзу Лайелю 26 июня 1858 г.

Мой дорогой Лайель,

Простите меня за это P.S., но я хочу высказать наиболее сильный довод против меня самого. Уоллес может сказать: «Вы же не собирались публиковать резюме ваших взглядов до получения моего письма. Справедливо ли извлекать преимущество из свободного знакомства с моими идеями и, не спросив меня, тем самым препятствовать моему первенству». Трудно сознавать, что таким образом я вынужден потерять мой приоритет и результаты моих многолетних размышлений. Но я вовсе не уверен, что это оправдывает несправедливый поступок. Первые впечатления обычно всегда правильны. И я с самого начала чувствую, что моя публикация именно сейчас была бы недостойна...

Всецело преданный Вам Ч. Дарвин.

Дж. Гукеру, 29 июня 1858 г.

Мой самый дорогой Гукер,

Вы и миссис Гукер будете очень опечалены узнав, что наш малыш умер вчера вечером. Я полагаюсь на Бога, что малыш не страдал слишком сильно. Внезапно ему стало плохо. Это оказалась скарлатина. Наибольшим смягчением было видеть мягкое выражение его бедного невинного личика, когда смерть пришла во сне.

Слава Господи, что он более не будет страдать в этом мире.

Я получил Ваши письма. Сейчас я совсем не в состоянии думать по этому поводу, напишу вскоре. Но я вижу, что Вы и Лайель действовали с величайшей добротой, хотя я и знал о Вашей благорасположенности.

Я легко отыщу копию моего письма к Аза Грею, но оно довольно коротко.

Бедная Эмма[5] все это время держалась стойко, и я не могу представить, как она все это вынесла. Когда она смогла дать волю своим чувствам, наступило благословенное освобождение.

Да хранит Вас Бог.

Я Вам напишу, как только буду в состоянии.

Любящий Вас Ч. Дарвин.

Дж. Гукеру, 29 июня 1858.

Я в полном изнеможении и ничего не могу делать. Я только посылаю манускрипт Уоллеса и резюме моего письма к Аза Грею, где говорится лишь о путях, но не обсуждаются причины изменчивости видов. Я полагаю, что все уже поздно.

Я не в состоянии заниматься этим. Но Вы необычайно щедры и добры, уделяя мне столько времени и заботы. Это высочайшая доброта и величайшая щедрость. Я посылаю Вам мою рукопись 1844 года, чтобы Вы видели по своим поправкам, что Вы действительно читали ее в то время.

У меня нет сил смотреть на нее. Не тратьте более время. Вся эта моя забота о приоритете выглядит ничтожной. Содержание моего очерка говорит само за себя. Я напишу сходную, но краткую заметку для Линнеевского журнала. Сделаю, что смогу.

Благослови Вас Бог, мой дорогой добрый друг.

Я более не могу писать и посылаю это письмо со слугой в Кью.

---

[5] Эмма – жена Дарвина, его двоюродная сестра Эмма Веджвуд.

DARWIN AND WALLACE: COAUTHORSHIP AND DISAGREEMENT

M.D. Golubovsky

Berkeley University, California 94720, USA, e-mail: mdgolub@gmail.com

Summary

The paper analyses the dramatic situation, in which Darwin and Wallace appeared both co-authors and rivals in the period of discovery of conception of speciation by natural selection. In spite of simultaneous publication of their papers Wallace always had underlined Darwin's priority. However two biologists disagree in two important aspects: aspects: 1) the limits of natural selection action as an evolutionary factor, is it enough for an explanation of all evolutionary phenomena (as thought Wallace) or there are other evolutionary forces as always recognized Darwin; 2) The role of natural selection in human origin. Wallace decidedly denied the role of natural selection in the origin of higher intellectual and psychological human abilities like mathematical, musical, artistic et al. He had supposed independence of psychic evolution and supported spiritualism. Natural selection can not create organs and structures which so anticipate their immediate usage as human intellect. On this background Wallace criticized diverse applications of natural selection concept for a social life (social Darwinism).

О РОЛИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

Л.А. Першина

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

Рассмотрено развитие представлений о роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений, начиная с работ Карла Линнея. Подчеркнута роль дупликации геномов на ранних этапах эволюции эукариот, обобщены данные о путях видообразования с участием отдаленных гибридов и полиплоидов у растений. Приведены примеры гомоплоидного гибридного пути видообразования, недавнего видообразования на основе аллополиплоидов у покрытосеменных растений, обсуждены вопросы образования и распространенности разных типов полиплоидов среди высших растений.

Ключевые слова: отдаленная гибридизация, полиплоидия, высшие растения, видообразование.

Развитие представлений о роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции

Значение отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции оценивалось по мере накопления фактов о распространенности отдаленных гибридов и полиплоидов среди растений разных таксономических групп во флорах всего мира, а также механизмах их образования в экспериментальных условиях.

Впервые комплексная работа в этом направлении была выполнена 250 лет назад К. Линнеем. На основании изучения особенностей строения цветка льнянки (*Linaria vulgaris*) Линней предположил, что этот вид произошел в результате межвидовой гибридизации. Его заинтересовала отдаленная гибридизация, и он провел скрещивания по получению искусственного гибрида между видами козлобородника *Tragopogon pratensis* × *T. porrifolius*, у самоопыленных потомков которого изучал особенности проявления признаков. Возможность образования новых видов на основании межвидовой гибридизации Линней сформулировал в работе «О существовании пола у растений», за которую в 1760 г. был удостоен премии Санкт-Петербургской Академии наук (www.philos.msu.ru/libfiles/Linney1).

Вслед за К. Линнеем свои соображения о роли межвидовой гибридизации в видообразовании растений высказал член Санкт-Петербургской Академии наук И. Кельрейтер, автор работ по отдаленной гибридизации табака, продемонстрировавший в 1765 г. возможность ресинтеза вида при возвратных скрещиваниях межвидовых гибридов с материнским видом (Лобашев, 1967). Позднее другой член этой же Академии П. Паллас в 1784 г. развил идею о роли отдаленных скрещиваний в происхождении пород домашних животных (Вавилов, 1960).

К воззрениям Палласа критически отнесся Ч. Дарвин, обобщивший результаты работ по отдаленной гибридизации растений и животных, выполненных к середине девятнадцатого столетия, в главе «Гибридизация» своего труда «О происхождении видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (Дарвин, 1991). Судя по приведенным и обсужденным в этой главе данным, у Дарвина не было достаточных оснований придавать особое значение роли отдаленной гибридизации в эволюции.

Вместе с тем Ч. Дарвина интересовала возможность использования признаков стерильности у отдаленных гибридов в качестве критерия для определения видовой принадлежности их родительских форм. В связи с этим он

рассматривал следующие вопросы. Следует ли относить к разным видам родительские формы, если они в результате скрещивания дают фертильные (плодовитые) гибриды? Или такие формы относятся к более близким в таксономическом отношении группам – разновидностям? В итоге Дарвин пришел к выводу, что «пониженная фертильность как первых скрещиваний, так и их гибридов не может служить надежным критерием для различения видов». Позднее этот вывод был обоснован, когда установили, что механизмы несовместимости при скрещивании и восстановлении фертильности у разных межвидовых гибридных комбинаций, как правило, проявляются в неодинаковой степени, что зависит от происхождения вовлеченных в гибридизацию видов и совместимости их геномов (Карпеченко, 1935; Шулындин, 1978).

Кроме того, Ч. Дарвин выявил и ряд других важных аспектов проблемы отдаленной гибридизации, которые оставались спорными или невыясненными в течение длительного времени и продолжают представлять интерес и сегодня. К ним относятся следующие: проявление разной степени фертильности у гибридов первого поколения и их потомков, в том числе и под влиянием внешних факторов; отсутствие строгого параллелизма между трудностью получения гибридов первого поколения и стерильностью у полученных гибридов; различия морфологических признаков, жизнеспособности и фертильности у реципрокных гибридов. К настоящему времени выявлено, что такие различия у реципрокных гибридов являются следствием ядерно-цитоплазматического конфликта (Керкис, 1934; Tsunewaki, 1996; Бадаева и др., 2006), крайнее проявление которого – гибридный дисгенез, который наиболее хорошо изучен на примере межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* (O'Hare *et al*., 1992).

Что касается отношения к отдаленной гибридизации как фактору видообразования, то в течение девятнадцатого и двадцатого столетий оно выражалось по-разному: от полного скептицизма до полной абсолютизации ее значения (Вавилов, 1960; Stebbins, 1971; Rieseberg, 1995). Так, по свидетельству Н.И. Вавилова, в первой половине двадцатого столетия проходила острая дискуссия между сторонниками эволюционной теории Дарвина и сторонниками школы голландского ботаника Лотси (Вавилов, 1960). Выводы работ Лотси, опубликованных с 1911 по 1931 гг., представляли крайнюю точку зрения на межвидовую гибридизацию растений и домашних животных как важнейший фактор эволюции и единственный источник наследственной изменчивости. При этом не учитывались явления мутационной изменчивости и недооценивалась роль отбора.

Следует отметить, что сам Н.И. Вавилов придавал большое значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции растений. Его выше цитируемая работа содержит анализ результатов, полученных к 1937 г. отечественными и зарубежными исследователями по созданию и использованию отдаленных гибридов в селекции, а также существовавших к тому времени точек зрения на значение отдаленной гибридизации в эволюции.

Развитие исследований по отдаленной гибридизации стимулировало выполнение в начале XX в. работ, связанных с полиплоидией. В этот период были введены понятия «полиплоидия» (Winkler, 1916), «автополиплоидия» и «аллополиплоидия» (Kihara, Ono, 1926); обнаружены механизмы восстановления фертильности у отдаленных гибридов растений за счет спонтанного удвоения числа хромосом, приводящие к образованию аллополиплоидов (Digby, 1912; Clausen, Goodspeed, 1925; Карпеченко, 1927). Сформулированная в этот период гипотеза о роли полиплоидии в видообразовании растений (Winge, 1917) позднее нашла широкое подтверждение во многих работах, обобщенных в ряде обзоров (Stebbins, 1971; Grant, 1981; Otto, Whitton, 2000), в которых приведены классификации полиплоидов, рассмотрены цитологические и генетические критерии их дифференциации, особенности полиплоидных таксонов и их географическая распространенность.

Интерес к изучению проблем, связанных с полиплоидией и отдаленной гибридизацией, резко возрос в постгеномную эру начиная с 2000 г. Это было обусловлено тем, что на основании анализа данных, полученных в результате секвенирования геномов, представления о роли полиплоидии в эволюции претерпели существенные изменения. Было установлено, что полиплоидия имела место в течение ранней эволюционной истории всех эукариот, а виды,

ранее считавшиеся диплоидными, являются древними полиплоидами (палеополиплоидами), возникшими в результате дупликации геномов (Wolfe, 2001; Cui *et al*., 2006). У палеополиплоидов наследование проявляется по дисомному типу, и их предки-прародители не могут быть идентифицированы с использованием цитологических методов или ДНК-маркеров, но выявляются с помощью биоинформационных технологий.

С тем чтобы различать палеополиплоиды и полиплоиды, возникшие на более поздних этапах эволюции, было введено понятие «неополиплоиды» (Otto, Whitton, 2000). Однако, как оказалось, это понятие стали использовать для обозначения разных по происхождению полиплоидов. В одних случаях для полиплоидов, которые возникли не более 150 лет назад (Abbott *et al*., 2005), в других – для обозначения ранних поколений вновь возникших полиплоидов, у которых все еще продолжается процесс реорганизации геномов, сопровождающийся цитогенетической нестабильностью и проявлением низкого уровня фертильности у растений (Ramsey, Schemske, 2002).

По представленности полиплоидов в современных флорах и фаунах можно судить, что на более поздних этапах эволюции полиплоидия по-прежнему имела значение для видообразования, но в значительно большей степени для растений, чем для животных. Среди животных это беспозвоночные (например среди насекомых) и позвоночные (рыбы, амфибии, рептилии), размножающиеся партеногенетическим путем (Becak M., Becak W., 1998; Otto, Whitton, 2000).

Обобщая имеющиеся на сегодня данные, можно выделить следующие пути видообразования с участием отдаленных гибридов и полиплоидов.

1. Видообразование на основе автополиплоидов, т. е. полиплоидов, имеющих кратное увеличение числа наборов хромосом одного вида (Stebbins, 1971; Chen, Ni, 2006).

2. Видообразование на основе аллополиплоидов, т. е. гибридных организмов, у которых произошло удвоение числа хромосом (Soltis D., Soltis P., 1999; Otto, Whitton, 2000; Pires *et al*., 2004). (В том случае, если родительские хромосомы аллополиплоидов содержат и гомологичные, и гомеологичные участки, то их относят к сегментным аллополиплоидам (Chen, Ni, 2006)).

3. Гомоплоидное гибридное видообразование – развитие новых видов без увеличения числа хромосом у исходных гибридов (Gross, Rieseberg, 2005; Lai *et al*., 2005).

Примеры гомоплоидного гибридного пути видообразования

К результатам гомоплоидного гибридного видообразования относят происхождение ряда видов покрытосеменных растений (Rieseberg, 1991; Arnold, 1993; Brochmann *et al*., 2000; Gross, Rieseberg, 2005; Hagen *et al*., 2008), представителя голосеменных – сосны горной *Pinus desata* (Wang, Szmidt, 1990; Gross, Rieseberg, 2005), а также некоторых видов беспозвоночных (McFadden, Hutchinson, 2004) и пресноводных рыб (DeMarais *et al*., 1992; Gross, Rieseberg, 2005).

Гомоплоидное гибридное видообразование имеет место в тех случаях, когда формируются гибриды между видами, у которых в процессе дивергенции и последующей эволюции не произошло существенных перестроек в хромосомах. По этой причине у межвидовых гибридов первого поколения проявляется определенная степень фертильности, которая поддерживается и в последующих самоопыленных поколениях (Ungerer *et al*., 1998; Buerkle *et al*., 2000).

Наиболее хорошо механизмы гомоплоидного гибридного видообразования у покрытосеменных растений изучены на примере отдельных видов подсолнечника *Heliantus*. Установлено, что существующие в настоящее время виды *H. annuus* и *H. petiolaris* являются предковыми для трех других – *H. anomalus*, *H. deserticola* и *H. paradoxus* (Gross, Rieseberg, 2005), появлению которых предшествовали следующие события.

При скрещивании *H. annuus* ($2n = 34$) и *H. petiolaris* ($2n = 34$) развитие получили частично фертильные 34-хромосомные гибриды первого поколения, которым передалась половина хромосом от каждого из родителей. Ввиду того, что между родительскими хромосомами существует достаточно высокий уровень гомеологии, в мейозе у гибридов между парами

частично гомологичных хромосом шло образование бивалентов, в которых при кроссинговере происходил обмен участками хромосом. Возникновение новых обменов продолжалось в каждом последующем самоопыленном поколении гибридов, что постепенно приводило к появлению полностью гомологичных рекомбинантных пар хромосом. По этой причине гибридное гомоплоидное видообразование иначе называют рекомбинантным видообразованием (Ungerer *et al*., 1998).

В процессе эволюции одна и та же гибридная комбинация подсолнечника *H. annuus* × *H. petiolaris* стала родоначальником трех новых видов, что определилось условиями экологических ниш в Северной Америке, к которым адаптировались гибридные потомки, имевшие разные рекомбинантные сочетания. Вид *H. anomalus* распространился на песчаных дюнах и болотистых низинах; *H. deserticola* – на пустынной равнине, а *H. paradoxus* – на соленых болотах (Buerkle *et al*., 2000; Gross, Rieseberg, 2005). Теоретическое моделирование показало, что для завершения всего процесса формирования видов, включающего образование рекомбинантного генома, формирование механизмов репродуктивной изоляции и экологической разобщенности, могло потребоваться от 1 тыс. до 4 тыс. поколений (Buerkle *et al*., 2000).

Образование и распространенность полиплоидов среди высших растений

На основании данных сравнительной геномики было построено раннее филогенетическое древо геномных дупликаций, которые произошли в процессе эволюции покрытосеменных растений (Bowers *et al*., 2003; Paterson *et al*., 2004). Согласно этим данным, дивергенции между предковыми формами голосеменных и покрытосеменных растений предшествовала дупликация геномов, имевшая место около 300 млн лет назад. Затем эволюция покрытосеменных сопровождалась еще несколькими раундами дупликаций геномов с последующей их структурно-функциональной диплоидизацией. Возвращение генома к диплоидноподобному состоянию сопровождалось потерей многих дуплицированных генов или их сайленсингом, активацией мобильных генетических элементов и появлением мутаций (Levy, Feldman, 2002; Chen, Ni, 2006), перестройками хромосом и как следствие таких геномных изменений – дивергенцией на независимые филогенетические древа (Wang *et al*., 2005).

Так, некоторые из событий геномной дупликации в эволюции покрытосеменных растений определили как имевшие место около 70 млн лет назад (до дивергенции между злаками и другими однодольными), около 20 млн лет назад (до появления независимых таксонов *Oryza*, *Sorgum* и *Hordeum*) (Paterson *et al*., 2004).

Способность к скрещиванию у покрытосеменных растений из разной степени дивергировавших групп давали гибридные комбинации, которые после очередной дупликации геномов могли стать родоначальниками новых видов. Считают, что вследствие таких событий около 11,4 млн лет назад появилась кукуруза *Z. mays* ($2n = 20$) – древний сегментный аллотетраплоид (Gaut, Doebley, 1997). Другой пример образования аллотетраплоидов относится к видообразованию у хлопчатника *Gossypium* (Adams *et al*., 2003). Данные, полученные при изучении видов этого рода, показали, что примерно 7,5 млн лет назад от общего предка произошло два диплоидных вида хлопчатника *G. herbaceum* ($2n = 26$; AA) и *G. raimondii* ($2n = 26$; DD), а около 1,5 млн лет назад с участием этих видов возник аллотетраплоид ($2n = 56$; AADD). Этот аллотетраплоид стал родоначальником пяти новых видов, распространившихся на разные территории Центральной и Южной Америки, два из которых, *G. hirsutum* и *G. barbadense*, в настоящее время возделываются в качестве технических культур.

Формирование многих полиплоидных таксонов у покрытосеменных растений происходило многократно, о чем свидетельствует наличие полиплоидных рядов и у однодольных и у двудольных (Stebbins, 1971; Grant, 1981). Так, появление гексаплоидной (мягкой) пшеницы *T. aestivum* ($2n = 42$; BBAADD) обусловлено двумя независимыми, сравнительно недавними событиями межвидовой гибридизации, завершившимися дупликацией и диплоидизацией геномов около 9,5 тыс. лет назад (Levy, Feldman, 2002). Следует отметить, что в процессе доместикации мягкой пшеницы появились новые геномные перестройки, среди которых

внутригеномные и межгеномные транслокации обнаружены примерно у 30 % изученных сортов (Badaeva *et al*., 2007).

Результаты внутривидовой гибридизации с последующим удвоением числа хромосом привели к образованию большого многообразия автополиплоидных видов, а межвидовой – аллополиплоидных. Среди покрытосеменных растений, по разным оценкам, насчитывают от 30 до 80 % полиплоидных видов (Soltis *et al*., 2003).

Полиплоидия имела значение и для видообразования других отделов высших растений, за исключением голосеменных, у которых выявлено лишь около 1,5 % полиплоидных видов (Grant, 1981). Полиплоиды описаны у псилотовидных, моховидных, плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных (Stebbins, 1971; Жизнь растений, 1978). У папоротниковидных примерно 95 % растений – полиплоиды (Grant, 1981). В этом отделе обнаружены самые высокополиплоидные среди всех высших растений виды – *O. reticulatum* ($2n$ = 1260 = 84x) и *O. pycnostichum* ($2n$ = 1320 = 88x) (основное число хромосом x = 15) (Жизнь растений, 1978). Предполагается, что видообразование в этих отделах растений происходило с участием отдаленных гибридов, но четких доказательств этого не приводится.

Подсчитано, что у папоротниковидных с изменением плоидности связано около 7 % событий видообразования, а у покрытосеменных растений – от 2 до 4 %, причем преимущественно у травянистых двудольных (Otto, Whitton, 2000). Эти авторы считают, что относительно низкая частота встречаемости полиплоидов у покрытосеменных древесных растений, как и у голосеменных, связана с высокой специализацией клеток и тканей этих растений.

Вместе с тем изменение плоидности не всегда ведет к изменению видового статуса. Так, у ряда автополиплоидных видов покрытосеменных растений проявляется внутривидовое варьирование хромосом (Пробатова, 2007). Например, обнаружены разные популяции вида мятлика *Poa platyantha*, распространенные на Дальнем Востоке в России и представленные отдельными цитотипами: $2n$ = 42, 64, 70–72, 84. Основное число хромосом у рода *Poa* (x = 7). Еще большее разнообразие цитотипов обнаружено у мятлика лугового *P. pratensis* ($2n$ = 28, 36, 50, 56, 66, 68, 70, 74, 84, 106, 124), занимающего ареалы от субтропической до тундровой зоны в Европе, Азии, Северной Америке, Северной Африке. Приведенные примеры показывают, что один вид может быть представлен как несколькими полиплоидными цитотипами, так и анеуплоидами, сформировавшимися в результате цитогенетической нестабильности исходных автополиплоидов. Вместе с тем способность многих автополиплоидов сочетать семенной и вегетативный типы размножения и многолетний образ жизни обеспечивает поддержание популяций внутри видов с разным уровнем плоидности.

Хорошо известна способность полиплоидов адаптироваться к экстремальным условиям. Например частота полиплоидных видов варьирует от 37 % в регионе Средиземноморья (о. Сицилия), до 85,9 % на п-ве Земля Пири (о. Гренландия), а высокогорная флора примерно на 80–85 % представлена полиплоидами, в то время как у подножия гор полиплоидных видов не более 40–45 % (Grant, 1981).

Примеры недавнего видообразования у покрытосеменных растений

Интерес для исследователей представляют гибридные зоны, сформировавшиеся из межвидовых и межродовых гибридов и распространенные в ареалах произрастания как покрытосеменных травянистых и древесных растений, так и голосеменных, которые проявляют способность к межвидовым скрещиваниям (Коропачинский, Милютин, 2006; Baack, Rieseberg, 2007). В таких зонах возможно изучение особенностей интрогрессии чужеродных генов от одних таксономических групп растений другим, что происходит в результате последовательных возвратных скрещиваний гибридов с родительскими видами. Кроме того, известны гибридные зоны, где относительно недавно произошли события видообразования и продолжают совместно произрастать как родительские виды, так и образовавшиеся в результате их скрещивания новые виды. В этом отношении наиболее хорошо изучены зоны, связанные с видообразованием кордовой травы – аллополиплоидного вида *Spartina anglica*

(2*n* = 124) на юге Великобритании (Ainouche *et al*., 2004); новых видов крестовника – рекомбинантного тетраплоида *Senecio eboracensis* (2*n* = 40) и аллотетраплоида *S. cambrensis* (2*n* = 60) в центре Великобритании и в Ирландии (Abbott *et al*., 2005); тетраплоидных видов козлобородника *Tragopogon miscellus* (2*n* = 24) и *T. mirus* (2*n* = 24) в Северной Америке (Tate *et al*., 2006).

Следует подчеркнуть, что во всех случаях один или оба родительских вида были интродуцированы из естественных мест их произрастания в другие ареалы, где и произошло образование новых видов, которые за способность быстро захватывать новые территории отнесены к инвазийным (Ellstrand, Schierenbeck, 2000).

Родительские виды *Spartina anglica* (2*n* = 124), *S. maritima* (2*n* = 60) и *S. alterniflora* (2*n* = 62) в разное время были завезены в виде балласта на кораблях в Европу из Северной Америки, где род *Spartina*, включающий 14 видов, распространен на побережьях Атлантического и Тихого океанов. Интродуцированные виды *S. maritima* и *S. alterniflora* в течение девятнадцатого века совместно произрастали вблизи Саутгемптона на юге Великобритании и на Атлантическом побережье Франции и Испании (Raybould *et al*., 1991). В 1870 г. вблизи Саутгемптона был обнаружен стерильный, вегетативно размножающийся гибрид, названный *Spartina* × *townsendii*, а в 1892 г. в Юго-Западной Франции – стерильный гибрид *Spartina* × *neyrautii*. Популяции этих гибридов до настоящего времени продолжают локализоваться в местах своего происхождения. Молекулярный анализ показал, что они произошли в результате независимых событий скрещивания с образованием одной и той же гибридной комбинации *S. alterniflora* × *S. maritima*, но отцовские генотипы, представленные видом *S. maritima*, у них различались между собой (Baumel *et al*., 2003).

Примерно в 1890–1892 гг. в результате удвоения числа хромосом у гибрида *Spartina* × *townsendii* возник фертильный аллополиплоид, быстро размножающийся как семенами, так и корневищами, и названный в 1968 г. *S. anglica* (2*n* = 124) (Raybould *et al*., 1991). Растения *S. anglica* в отличие от растений родительских видов и исходного гибрида *Spartina* × *townsendii* проявляют устойчивость к изменениям внешних условий и способность быстро аккумулировать прибрежные отложения в среде с недостатком кислорода. Благодаря этому популяции *S. anglica* в течение XX в. интродуцировали в Северную Европу, Австралию, Новую Зеландию, Китай для закрепления засоленных болотистых побережий морей и океанов (Ainouche *et al*., 2004).

В настоящее время *S. anglica* отнесен к особо опасным инвазийным видам, и на его уничтожение тратятся большие средства. Это определилось тем, что быстрое и масштабное распространение популяций *S. anglica* вдоль побережий в виде сплошного плотного субстрата привело к подавлению природных экосистем (Ellstrand, Schierenbeck, 2000). Морфологическую и физиологическую пластичность, характерную для этого вида, связывают с сильно выраженными эпигенетическими изменениями, обусловленными изменением метилирования ДНК, которые произошли в результате слияния двух чужеродных геномов и последующей их дупликации (Ainouche *et al*., 2004).

Диплоидный вид крестовника *S. squalidus* (2*n* = 20), ставший одной из родительских форм двух новых полиплоидных видов, был завезен в XVIII в. из Италии в Великобританию, в том числе и в Ботанический сад Оксфорда. Здесь он быстро распространился, а в результате его скрещивания с местным видом *S. vulgaris* (2*n* = 20) и последующих событий полиплоидизации сформировались аллополиплоидные формы, одна из которых стала родоначальником нового вида *S. eboracensis* (2*n* = 40), а другая – вида *S. cambrensis* (2*n* = 60) (Abbott *et al*., 2005).

Что касается козлобородника, то его виды распространены в умеренном климате Старого Света и используются как кормовые культуры и медоносы, а вид *T. porrifolius* – как овощная культура. В начале XX в. диплоидные (2*n* = 12) виды *T. porrifolius*, *T. dubius*, *T. pratensis* были интродуцированы в Северную Америку, где уже к 1950 г. были обнаружены два новых аллотетраплоидных вида козлобородника *T. miscellus* (2*n* = 24) и *T. mirus* (2*n* = 24) (Tate *et al*., 2006). Установлено, что родительскими видами *T. miscellus* являются виды *T. dubius* и *T. pratensis*, а вида *T. mirus* (2*n* = 24) – виды *T. dubius* и *T. porrifolius*.

Таким образом, приведенные примеры показывают, что образование новых видов у покрытосеменных растений на основе отдаленной гибридизации и полиплоидизации стимулируется активной и пассивной антропогенной деятельностью.

Заключение

Исследования, посвященные отдаленной гибридизации и полиплоидии, в настоящее время выполняются по двум основным взаимодополняющим направлениям, получившим развитие более двухсот лет назад. Одно из них, рассмотренное выше, включает работы по изучению роли отдаленной гибридизации и полиплоидизации в процессе видообразования растений. Другое направление, связанное с отдаленной гибридизацией, относится к хромосомной инженерии и ориентировано на увеличение генетического разнообразия культурных растений за счет интеграции в их геномы чужеродных геномов, отдельных хромосом или хромосомных сегментов (Sears, 1972; Першина и др., 2006; Lili *et al*., 2007; Трубачеева и др., 2008). При этом экспериментальные подходы обеспечивают создание исходного материала не только для селекции, но и для моделирования начальных этапов формообразования при отдаленной гибридизации и аллополиплоидизации (Pershina, Shumny, 2000; Ozkan *et al*., 2001; Saha *et al*., 2006), лежащих в основе одного из типов симпатрического видообразования.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальный исследований (проект № 08-04-00598); интеграционного проекта СО РАН № 28; программы РАН «Биологическое разнообразие» (23.28).

Литература

Бадаева Е.Д., Першина Л.А., Бильданова Л.Л. Цитогенетическое исследование нестабильных по проявлению фертильности и жизнеспособности аллоплазматических рекомбинантных линий (*H. vulgare*)–*T. aestivum* // Генетика. 2006. Т. 42. № 2. С. 140–149.

Вавилов Н.И. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции // Избр. тр.: В 5 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 444–460.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, СПб от-ние, 1991. Глава IX «Гибридизация». С. 237–264.

Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. 447 с.

Карпеченко Г.Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleraceae* L. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 3. С. 305–410.

Карпеченко Г.Д. Теория отдаленной гибридизации. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 1–64.

Керкис Ю.Я. Гибридизация *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* в связи с вопросом о причинах стерильности междувидовых гибридов животных // Докл. АН СССР. 1934. № 1. С. 1–3.

Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск.: Изд-во «Гео», 2006. 222 с.

Лобашев М.Е. Генетика. Л.: ЛГУ, 1967. 750 с.

Першина Л.А., Трубачеева Н.В., Раковцева Т.С. и др. Особенности формирования самофертильных эуплоидных линий ($2n$ = 42) в результате самоопыления 46-хромосомных растений BC_1-поколения ячменно-пшеничных гибридов *Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum* Hudson (=*H. geniculatum* All.) ($2n$ = 28) × *Triticum aestivum* L. ($2n$ = 42) // Генетика. 2006. Т. 42. № 12. С. 1683–1690.

Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–103.

Трубачеева Н.В., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г. и др. Получение и изучение с применением комплекса молекулярного и цитогенетического анализа аллоплазматических эуплоидных ($2n$ = 42) и телоцентрически дополненных линий ($2n$ = 42+2t) (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*)–*Triticum aestivum* // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 81–89.

Шулындин А.Ф. Генетические закономерности расщепления отдаленных гибридов растений // Проблемы отдаленной гибридизации растений. София: Болгарская академия наук, 1978. С. 33–44.

Abbott R.J., Ireland H.I., Joseph L. *et al*. Recent plant speciation in Britain and Ireland: origins, establishment and evolution of four new hybrid species // Proc. Roy. Irish Acad. 2005. V. 105B. P. 173–183.

Adams K.L., Cronn R., Percifield R., Wendel J.F. Genes duplication by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 4649–4654.

Ainouche M.L., Baumel A., Salmon A. *Spartina anglica* C.E. Hubbard: a natural model system for analyzing early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes // Biol. J. of the Linn. Soc. 2004. V. 82. P. 475–484.

Arnold M.I. *Iris nelsonii* (Iridaceae): origin and genetic composition of homoploid hybrid species // Am. J. Bot. 1993. V. 80. P. 577–583.

Baack E.J., Rieseberg L.H. A genomic view of introgression and hybrid speciation // Curr. Opin. Genet. Dev. 2007. V. 17. P. 513–518.

Badaeva E.D., Dedkova O.S., Gay G. *et al*. Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution // Genome. 2007. V. 50. P. 907–926.

Baumel A., Ainouche M.L., Misset M.T. *et al*. Genetic evidence for hybridization between the native *Spartina maritima* and the introduced *Spartina alterniflora* (Poaceae) in South-West France: *Spartina* × *neyrautii* re-examined // Plant Syst. Evol. 2003. V. 237. P. 87–97.

Becak M.L., Becak W. Evolution by polyploidy in Amphibia: new insights // Cytogenet. Cell Genet. 1998. V. 80. P. 28–33.

Bowers J.E., Chapman B.A., Rong J., Paterson A.H. Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events // Nature. 2003. V. 422. P. 433–438.

Brochmann C., Borgen I., Stabbetorp O.E. Multiple diploid hybrid speciation of the Canary Island endemic *Argyranthemum sundingii* (Asteraceae) // Plant Syst. Evol. 2000. V. 220. P. 77–92.

Buerkle C.A., Morris R.J., Asmussen M.A., Rieseberg L.H. The likelihood of homoploid hybrid speciation // Heredity. 2000. V. 84. P. 441–451.

Chen Z.J., Ni Z. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids // BioEssays. 2006. V. 28. P. 240–252.

Clausen R.E., Goodspeed T.H. Interspecific hybridization in *Nicotiana* // Genetics. 1925. V. 10. P. 278–284.

Cui L., Wall P.K., Leebens-Mack J.H. *et al*. Widespread duplications throughout the history of flowering plants // Genome Res. 2006. V. 16. P. 738–749.

DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E. *et al*. Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: Implication for evolution and conservation // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1992. V. 89. P. 2747–2751.

Digby L. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula hybrid* // Ann. Bot. 1912. V. 26. P. 357–388.

Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 7043–7050.

Gaut B.S., Doebley J.F. DNA sequence for the segmental allotetraploid origin of maize // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 6809–6814.

Grant V. Plant speciation. NY. Columbia Univ. Press. 1981. 346 p.

Gross B.L., Rieseberg L.H. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation // J. Heredity. 2005. V. 96. P. 241–252.

Hagen B.K. von, Seidler G., Welk E. New evidence for postglacial homoploid hybrid origin of the widespread Central European *Scabiosa columbaria* L. s. str. (Dipsacaceae) // Plant Syst. Evol. 2008. V. 274. P. 179–191.

Kihara H., Ono T. Chromosomenzahlen und Systematishe Gruppierung der Rumex-Arten. 1926. Bd. 4. S. 475–481.

Lai Z., Nakazato T., Salmaso M. *et al*. Extensive chromosomal repatterning and evolution of sterility barriers in hybrid sunflower species // Genetics. 2005. V. 171. P. 291–303.

Levy A.A., Feldman M. The impact of polyploidy on grass genome evolution // Plant Physiol. 2002. V. 130. P. 1587–1593.

Lili Q., Friebe B., Zhang P., Gill B. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement // Chromosome Res. 2007. V. 15. P. 3–19.

McFadden C.S., Hutchinson B. Molecular evidence for the hybrid origin of species in the soft coral genus *Alcyonium* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia) // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 1495–1505.

O'Hare K., Driver A., McGrath S., Johnson-Schlitz D.M. Distribution and structure of cloned *P*-elements from the *Drosophila melanogaster* P strain pi 2 // Genet. Res. 1992. V. 60. P. 33–41.

Otto S.P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annu. Rev. Genet. 2000. V. 34. P. 401–437.

Ozkan H., Levy A.A., Feldman M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops–Triticum*) group // Plant Cell. 2001. V. 13. P. 1735–1747.

Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics // Proc. Natl Acad. Sci. 2004. V. 101. P. 9903–9908.

Pershina L.A., Shumny V.K. Simulating processes of species formation and rise of biodiversity on the base of wide hybridization of cereal // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk: Inst. Cytol. Genet., 2000. V. 1. Pt. 1/2. P. 88–91.

Pires J. C., Lim K. Y., Kovarík A., Matyasek R. *et al*. Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors // Amer. J. Bot. 2004. V. 91. P. 1022–1035.

Ramsey J., Schemske W. Neopolyploidy in flowering plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2002. V. 33. P. 589–639.

Raybould A.F., Gray A.J., Lawrence M.J., Marshall D.F. The evolition of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Gramineae): genetic variation and status of the parental species in Britain // Biol. J. Linn. Soc. 1991. V. 44. P. 369–380.

Rieseberg L.H. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes // Amer. J. Bot. 1991. V. 78. P. 1218–1237.

Rieseberg L.H. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins // Amer. J. Bot. 1995. V. 82. P. 944–953.

Saha S., Jenkins J.N., Wu J. *et al*. Effects of chromosome-specific introgression in upland and agronomic traits // Genetics. 2006. V. 172. P. 1927–1938.

Sears E.R. Chromosome engineering in wheat // Fourth Stadler Symp. / Ed. G. Redei. Univ. of Missouri, Columbia, 1972. P. 23–38.

Soltis D.E., Soltis P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. P. 348–352.

Soltis D.E., Soltis P.S., Tate J. Advances in the study of polyploidy since plant speciation // New Phytologist. 2003. V. 161. P. 173–191.

Stebbins, G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. 1st ed. L. Edward Arnold Publ. Ltd., 1971. 216 p.

Tate J.A., Ni Z., Scheen A.-C. *et al*. Evolution and expression of homeologous loci in *Tragopogon miscellus* (Asteraceae), a recent and reciprocally formed allopolyploid // Genetics. 2006. V. 173. P. 1599–1611.

Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis // Methods of genome analysis in plants / Ed. P.P. Jauhar. Boca Raton (Florida), CRC Press, Inc. 1996. P. 272–299.

Ungerer M.C., Baird J.E., Pan J., Rieseberg L.H. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1989. V. 95. P. 11757–11762.

Wang X.-R., Szmidt A.E. Evolutionary analysis of *Pinus densata* (Masters), a putative tertiary hybrid. 2. A study using species–species chloroplast DNA markers // Theor. Appl. Genet. 1990. V. 80. P. 641–647.

Wang X., Shi X., Hao B.L. *et al*. Duplication and DNA segmental loss in rice genome and their implications for diploidization // New Phytol. 2005. V. 165. P. 937–946.

Winge O. The chromosomes, their number and general importance // CRC Trav. Lab. Carlsberg. 1917. V. 13. P. 131–275.

Winkler H. Uber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit adweichenden Chromosomenzahlen // Ztschr. Bot. 1916. Bd. 8. S. 417–531.

Wolfe K.H. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization // Nat. Rev. Genet. 2001. V. 2. P. 333–341.

ON THE ROLE OF WIDE HYBRIDIZATION AND POLYPLOIDY IN PLANTS' EVOLUTION

L.A. Pershina

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

Summary

Development of the concepts about the role of wide hybridization and polyploidy in plant evolution was considered starting with the research by Carl Linney. The role of ancient duplication of genome at early stages of eukaryote evolution was emphasized, data about directions of speciation with involvement of wild hybrids and polyploids in plants were summarized. The examples of homoploid hybrid speciation and recent speciation on the basis of allopolyploids in angiosperms were cited, the problems of development and spreading of different types of polyploids in plants were discussed.

ГОРИЗОНТАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС ГЕНОВ У ЭУКАРИОТ

С.В. Шестаков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, Москва, Россия, e-mail: shestakovgen@mail.ru

Горизонтальный перенос генов (ГПГ) играет важную роль в эволюции прокариот. Накапливаемая в последние годы информация свидетельствует о том, что ГПГ между филогенетически отдаленными таксонами происходили и у эукариот. Исследования в области сравнительной геномики показали, что перенос бактериальных генов в эукариотические организмы осуществлялся в процессе эндосимбиоза и через системы фаготрофии, осмотрофии и паразитизма. Приобретение чужеродных генов протистами происходило с высокой частотой (сравнимой с ГПГ у прокариот) и имело адаптивное значение. У растений широкое распространение получил горизонтальный перенос митохондриальных генов. Лишь небольшое число ГПГ обнаружено у животных; рассмотрены системы переноса генов от эндосимбиотических бактерий в геномы нематод и насекомых.

В обзоре суммированы сведения о ГПГ у одноклеточных протистов, беспозвоночных, водорослей, грибов, растений. Обсуждается возможная связь ГПГ с функциями мобильных элементов. Изучение событий ГПГ между филогенетически отдаленными организмами вносит существенный вклад в разработку проблем эволюции и экологической диверсификации видов.

Ключевые слова: эукариоты, эволюция, геномика, горизонтальный перенос генов, эндосимбиоз, фаготрофия, паразитизм.

Горизонтальный перенос генов (ГПГ) между филогенетически отдаленными таксонами является одним из ключевых движущих факторов эволюции у прокариот (Ochman *et al.*, 2000; Koonin *et al.*, 2001; Шестаков, 2007). Благодаря исследованиям в области геномики стало очевидным, что ГПГ играл важную роль и в эволюции эукариот (Andersson, 2005; Keeling, Palmer, 2008). События ГПГ документированы у различных групп протистов, водорослей, беспозвоночных животных, грибов, растений. Переносы генов от прокариот к эукариотам могут происходить при прямых физических контактах между организмами, в системах эндосимбиоза, паразитизма, фаготрофии, при поглощении ДНК из среды, через различные каналы генетической коммуникации, в том числе с участием плазмид, вирусов, транспозонов, ретровирус-подобных элементов. Идентификация ГПГ требует масштабного филогенетического анализа каждого из генов у большого числа родственных видов и отдаленных таксонов с целью исключения результатов вертикального наследования, дупликаций и утрат.

Следует подчеркнуть, что горизонтальный перенос может быть связан с перемещением предковых бактериальных генов из субгеномов органелл в ядро (Timmis *et al*., 2004; Keeling, Palmer, 2008). Такого рода внутриклеточные ГПГ относятся к ранним этапам эволюции, но их результаты могут сохраняться по вертикали в геномах современных видов. К другой категории ГПГ относится непосредственное приобретение генов из филогенетически отдаленных организмов. Это сравнительно недавние события, которые могли происходить уже после дивергенции крупных таксонов. Именно таким ГПГ будет уделено основное внимание в данном обзоре. В настоящее время в отношении высших эукариот нет убедительных сведений о фактах ГПГ, имевших место в пределах сотен лет, что важно понимать в свете обсуждения вопросов безопасности использования генетически модифицированных организмов.

Одним из основных доводов в пользу ГПГ является выявление гена (его домена, геномного сегмента) в геноме реципиента и предполагае-

мого донора при отсутствии этого гена у близкородственных организмов. Эффективность реализации ГПГ зависит от многих параметров: особенностей клеточной организации и процессов размножения; систем поглощения и транспортировки чужеродной ДНК; рекомбинационного потенциала, обеспечивающего интеграцию генов; от возможностей экспрессии генов и их встроенности в генные и метаболические сети. Важным условием является фиксация генетически измененных линий в популяции, что возможно при позитивном отборе по признакам, дающим экофизиологические преимущества и повышающим приспособленность организмов в сообществе.

Массивный горизонтальный перенос генов выявлен у представителей пресноводных беспозвоночных. В геноме бделлоидной коловратки *Adineta vaga* идентифицировано 35 генов, гомологичных генам бактерий, грибов, метазоа (Gladyshev *et al.*, 2008). Почти все эти гены локализованы в участках, ассоциированных с теломерами, где сконцентрировано большое число мобильных элементов, составляющих более 5 % всего генома. Среди них выявлены ретротранспозоны типа *Juno* и *Vesta*. Перенесены гены, кодирующие различные дегидрогеназы, гидролазы, пептидазы и др. С помощью метода RT-PCR анализа показана экспрессия генов бактериального происхождения, ответ-ственных за синтез ферментов образования пептидогликанов клеточных стенок. Филогенетический анализ показывает, что большинство этих генов перенесено еще на ранних стадиях эволюции коловраток. Предполагается, что ГПГ у коловраток может заменять им половое размножение.

Анализ полностью секвенированных геномов двух видов свободноживущих диатомовых водорослей – центрического типа *Thalassiosira* (11700 генов) и билатеральной формы *Phaeodactylum tricornutum* (10402 генов) – показал существенные различия между ними по набору генов и физиологическим характеристикам (Bowler *et al.*, 2008). Только 57 % генов являются у них общими. В геноме филогенетически более молодого вида *P. tricornutum*, обитающего в бентосных экосистемах, обнаружено большое число генов прокариотического происхождения (5,6 % генома, что сопоставимо с уровнями ГПГ у многих бактерий). Через пути ГПГ получены гены, ответственные за С-метаболизм (глюконазы, гидролазы), цикл мочевины, синтез и транспорт полиаминов, участвующих в образовании кремнийсодержащих клеточных стенок. Многие гены получены из протеобактерий, цианобактерий, архей, с которыми диатомеи живут в тесных взаимодействиях. Некоторые гены приобретены в результате вторичного симбиогенеза от красных водорослей. В дизайне геномов диатомей первостепенную роль играли геномные перестройки, связанные с мобильными элементами, в том числе ретротранспозонами *copia*-типа, вовлеченными в ГПГ. Констатация высокой степени экологической диверсификации диатомей позволяет понять, почему эта группа фотосинтезирующих эукариот стала доминировать в современных морских экосистемах.

В таблице приведены сведения о ГПГ у некоторых протистов, различающихся по таксономическому положению и образу жизни.

В наиболее выраженной форме ГПГ свойственны протистам, ведущим фаготрофный образ жизни. К ним относятся амитохондриальные жгутиковые дипломонады (*Giardia lamblia*), патогенные паразиты *Entamoeba histolytica* и *Trichomonas vaginalis* (Richards *et al*., 2003), которые захватывают чужеродную ДНК, «переваривая» клетки прокариот или других эукариот. Некоторые протисты заимствовали у разных бактерий гены патогенности, анаэробного метаболизма, систем защиты от окислительного стресса. Очевидно, что большинство приобретаемых генов имеют адаптивное значение, связанное с анаэробной/микроаэрофильной средой обитания. Это касается *Giardia lamblia* (Andersson, 2005; Morrison *et al.*, 2007) и *Entamoeba histolytica* (Loftus *et al*., 2005), у которых обнаружены гены, кодирующие ферменты брожения. Показано, что *G. lamblia* в отличие от *E. histolytica* содержит приобретенные через ГПГ бактериальные гены НАДН-оксидазы и специфической алкогольдегидрогеназы (*Adh3*), полученной от анаэробного термофила (Nixon *et al.*, 2002). От архей в *G. lamblia* перенесен также ген, определяющий синтез богатого цистеином белка (Morrison *et al*., 2007), а от *Pasteurellaceae* – ген ацетилнеураминатлиазы, участвующей у бактерий в метаболизме сиаловой кислоты у патогенных бактерий (Koning *et al.*, 2002).

Таблица

Горизонтальный перенос генов у некоторых одноклеточных эукариот

Организм	Образ жизни	Размер генома Мб / кол-во генов	Кол-во чужеродных генов	Функции некоторых приобретенных генов [1]
Амитохондриальный протист *Entamoeba histolytica*	кишечный патогенный паразит, фаготроф	24 / 9938	> 90	вирулентность, гликозилаза, триозо-6-фосфат-изомераза, НАДН-оксидаза
Дипломонада *Giardia lamblia*	кишечный паразит, микроаэрофил	11,7 / 6470	> 80	НАДН-оксидаза, цистеин-сульфат-трансфераза, глюкозамин-6-фосфат-изомераза
Парабасалида *Trichomonas vaginalis*	патогенный паразит, фаготроф	160 / 25950	>150	алкогольдегидрогеназа, аспартаза, белки клеточной стенки
Протист *Plasmodium falciparum*	паразит, возбудитель малярии	23 / > 6000	> 60	ферменты синтеза жирных кислот, РНК-метилаза, псевдоуридин-синтетаза
Протист *Cryptosporidium pavium*	кишечный патогенный паразит	9,1 / 3807	30	оксидоредуктазы, лейцин-аминопептидаза, пептидил-гидролаза
Жгутиковый протист *Trypanosoma brucei*	патогенный, возбудитель сонной болезни	26,1 / 9068	>50	поверхностный гликопротеин, НАДН-зависимая фумарат-редуктаза, аргинин-киназа
Инфузория *Tetrahymena thermophila*	свободноживущая, фаготроф	104 / 27424	>20	глутамат дегидрогеназа, аланил-ТРНК-синтетаза
Слизевик *Dictyostelium discoideum*	свободноживущий, почвенные экосистемы	34 / 13800	18	альтернативная тимидилат-синтетаза, дипептидазы
Жгутиковый протист *Monosiga brevicollis*	свободноживущий, водные экосистемы	41,6 / 9200	(4)	аскорбат-пероксидаза, метакаспаза I

Примечание. 1 – функциональная гомология с генами из прокариотических организмов, из них более 900 являются псевдогенами.

У патогенной дипломонады *Spironucleus salmonicida*, паразита лососевых рыб, выявлено более 80 генов, предположительно полученных путем ГПГ (Andersson *et al.*, 2007). Большинство генов, контролирующих различные процессы катаболизма, привнесено из бактерий и архей, но часть генов заимствована от других одноклеточных эукариот. Существенная доля ГПГ связана с приобретением активно экспрессируемых генов вирулентности. Возможность экспрессии бактериальных генов у *G. lamblia* и *S. salmonisida*, по-видимому, обусловлена особенностями аппарата транскрипции, который отличается от канонической схемы у эукариот (Andersson *et al*., 2007).

Патогенный микроаэрофильный протист *Trichomonas vaginalis*, филогенетически далекий от *G. lamblia*, также имеет много бактериальных генов, ответственных за процесс брожения, что связано с адаптацией к микроаэрофильным условиям, как и в случае с *G. lamblia* и *E. histolytica*. Характерной особенностью генома трихомонады является наличие в геноме большого массива повторов и транспозируемых элементов, которые занимают более 60 % всей геномной последовательности. Среди них выявлено более тысячи копий транспозона mariner-типа, характерного для животных (Carlton *et al*., 2007).

Многообразны пути ГПГ у возбудителя малярии *Plasmodium falciparum* (Richards *et al.*, 2003). Более 20 ядерных генов приобретены из апикопласта, возникшего в процессе вторичного эндосимбиоза. Ряд генов, кодирующих ферменты синтеза жирных кислот, имеют гомологию с

генами цианобактерий, источником гена псевдоуридин-синтетазы были протеобактерии. Предполагается, что некоторые экспрессирующиеся гены получены в результате поглощения ДНК из лизированных эритроцитов человека (Deitsch *et al*., 2001). В группу патогенных протистов, способных вызывать кишечные заболевания у человека, входит также *Crystosporidium pavium*. Через ГПГ этот протист приобрел более 30 генов, имеющих гомологию с бактериальными генами, кодирующими белки клеточной поверхности, связанные с патогенностью (Huang *et al.*, 2004). В процессе эволюции *C. pavium* получил гены от разных доноров: оксидоредуктазы и тимидин-киназы от протеобактерий, от других таксонов заимствованы гены РНК-метилазы, пептидил-гидролазы и др. Большинство этих генов интактны, экспрессируются (по данным RT-PCR-анализа) и их активность регулируется в ходе клеточного цикла.

Секвенированы геномы двух видов жгутиковой трипаносомы, включая линию, которая является возбудителем сонной болезни. В их геномах суммарно содержится около 50 генов бактериального происхождения, из них 20 уникальны для каждого из видов. Особенностью генома *Trypanosoma brucei* является наличие гена, контролирующего РНК-редактирование, свойственное митохондриям/хлоропластам растений (Berriman *et al.*, 2005). В геноме вида *Trypanosoma crusi* (12570 генов) более 50 % генома занимают повторяющиеся последовательности, в число которых входят ретротранспозоны и гены поверхностных белков, участвующих в процессе патогенеза (El-Sayed *et al.*, 2005).

Явления междоменного и внутридоменного переноса генов описаны также у свободноживущих протистов–«хищников», к которым относятся динофлагелляты и инфузории, в частности *Tetrahymena thermophila* (Eisen *et al.*, 2006), имеющая множественные жгутики, участвующие в захвате жертвы. Высокая частота событий ГПГ выявлена у анаэробных инфузорий, живущих в экосистеме рубца жвачных животных (Ricard *et al*., 2006). В их геномах обнаружено более 4 % генов, полученных путем ГПГ. Большинство генов кодируют ферменты и белки, контролирующие метаболизм, связанный с ассимиляцией различных углеводов. Это эскпрессируемые гены целлюлаз, пектин-лиаз, гликозидаз, лизоцима, хитиназ и др. Через ГПГ получены также гены азотного метаболизма (нитроредуктаз, специфической НАД-глутаматдегидрогеназы) и гены, обеспечивающие колонизацию эпителия ткани. Как и в случае многих других обитателей рубца, эволюционные преобразования геномов этих инфузорий направлены на оптимизацию жизни в анаэробных условиях, что определяет возможность конвергенции экофизиологических характеристик у филогенетически далеких таксонов.

Сложность выявления внутридоменного ГПГ у протистов (Keeling, Palmer, 2008), по-видимому, обусловлена методическими трудностями, поскольку переносы от эукариот к эукариотам в основном связаны с замещением ортологов функционально паралогичными генами донора. На уровне филогенетического анализа, как правило, трудно определить «древность» перенесенного гена из-за неоднозначности оценок результатов вторичного эндосимбиоза с утратами генов в предковых линиях после дивергенции, образования и/или элиминации паралогичных генов. Необходимо также учитывать характер взаимодействия субгеномов органелл и ядерных геномов, высокую вероятность существования промежуточных этапов в процессах переноса.

Особым объектом является свободноживущий «хищный» протист *Dictyostelium discoideum*, обитающий в почвенных экосистемах и конкурирующий с нематодами за «живую» пищу. В неблагоприятных условиях существования *D. discoideum* переходит из одноклеточного состояния в многоклеточный ансамбль с дифференциацией функций, что рассматривается в качестве одного из возможных путей возникновения первичных многоклеточных организмов. В геноме этого объекта (Eichinger *et al.*, 2005) обнаружено большое число генов (см. табл.), но в плане ГПГ зарегистрировано только 18 чужеродных генов (или их доменов), ответственных и за синтез альтернативной тимидилат-синтетазы, дипептидазы, сидерофоров и ряда других белков.

При изучении свободноживущей фотоавтотрофной динофлагелляты рода *Karenia* (токсичный протист, вызывающий цветение водоемов и гибель рыб) выявлено 7 независимых ГПГ от разных доноров (Nosenko, Bhattacharia, 2007). В числе продуктов этих генов аминотрансфераза,

НАДН-эпимераза-дегидратаза, участвующая в биогенезе клеточных стенок арилсульфотаза А и выполняющая транспортную функцию и др. В работе Waller с соавт. (2006) показано, что в динофлагелляту *Karlodinium* от цианобактерий перенесено два ядерных гена, кодирующих фермент биосинтеза шикимовой кислоты (AroB) и О-метилтрансферазу. Эти гены определяют образование нового слитного белка, транспортируемого в пластиду, где он расщепляется с высвобождением активной трансферазы, функция которой в пластиде остается неясной. Этот пример демонстрирует разнообразие событий ГПГ с включением в эукариотический геном бактериальных генов, продукты которых доставляются в органеллу.

Свободноживущие жгутиковые хоанофлагелляты группы *Monosiga* ведут хищный образ жизни в морских/пресноводных экосистемах и близки к предшественникам многоклеточных животных. В секвенированном геноме *Monosiga brevicollis* обнаружены функциональные аналоги генов (аскорбатпероксидаза, метокаспаза I), которые имеют высокое сходство с генами растительного происхождения (Nedelcu *et al.*, 2008). Предполагается, что эти гены, повышающие устойчивость к стрессовым воздействиям, заимствованы путем ГПГ от зеленых водорослей.

У амебоидной жгутиковой водоросли *Bigelowiella natans* способность к фотосинтезу получена в результате вторичного симбиоза от зеленых водорослей. Выявлено более 80 ядерных генов, кодирующих белки, транспортируемые в пластиду; из них 20 % приобретено путем ГПГ от разных доноров (Archibald *et al*., 2003). В мозаичном геноме этой водоросли обнаружены не только бактериальный ген рибулозо-5-фосфат-3-изомеразы, но и гены от красных водорослей, кодирующие дегидрогеназу аминолевулиновой кислоты, β-субъединицу АТФ-синтетазы и др. Вместе с тем у зеленой автотрофной водоросли *Chlamydomonas* следов ГПГ не обнаружено. Высказано предположение, что ГПГ у *Bigelowiella* обусловлены ее способностью к фаготрофии. Уникально наличие у самой маленькой свободноживущей зеленой водоросли *Ostreococcus tauri* (размер генома 11,6 Мб) хромосомы 19, которая существенно отличается от других по ГЦ-составу, высокой плотности упаковки генов, не имеющих гомологии с генами других зеленых водорослей, что указывает на возможность приобретения через ГПГ целой хромосомы (Derelle *et al*., 2006).

Появление в геномах различных таксономических групп эукариот сходных (почти идентичных) бактериальных генов может быть результатом сложного эволюционного пути, при котором ген получен не от первичного бактериального донора, а прошел через серию промежуточных хозяев, в том числе и филогенетически далеких эукариот. Такая ситуация «замаскированных» связей рассмотрена на примере трех разных генов – транскетолазы, глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназы и рибулозо-5-фосфат-эпимеразы (Rogers *et al*., 2007). По мнению авторов, распределение и «генеалогия» этих генов у разных прокариот обусловлены независимыми событиями ГПГ при участии разных доноров. Подобный вывод сделан и в другой работе (Andersson *et al*., 2006), в которой анализировали распределение в геномах различных протистов ряда полученных через горизонтальный перенос генов, кодирующих глюкозамин-6-фосфат-изомеразу, алкогольдегидрогеназу Е, флавопротеин А-типа. Результаты исследования свидетельствуют о том, что *Entamoeba*, *Trichomonas*, *Dictyostelium* и другие протисты различаются между собой по способности к независимому горизонтальному переносу каждого из этих генов, приобретенных из разных источников в различные периоды длительной сетчатой эволюции.

О возможности функционирования приобретенных протистами генов во многих случаях (Ricard *et al*., 2006) судили на основе определения экспрессирующихся последовательностей (EST) и полуколичественного метода оценки уровней обратной транскрипции. Об активности «чужеродных» генов, ответственных за метаболические пути, свидетельствует проявление фенотипических признаков: наличие специфической ферментативной активности, способности утилизировать определенные субстраты, утрата функции при инактивации полученного через горизонтальный перенос гена. Прямым доказательством экспрессии генов могут служить также данные протеомного анализа. Вместе с тем не все приобретаемые гены функционально полноценны, так как в отличие от бактериальных гомологов могут содержать инсерции. Например, у *G. lamblia* из 54 генов,

предположительно полученных через ГПГ, в 11 обнаружены протяженные инсерции (Morrison *et al*., 2007).

Ограниченное число публикаций посвящено ГПГ у грибов, что, вероятно, связано с особенностями структурно-функциональной организации геномов и систем размножения. Известен пример с грибом *Oprinomyces joyonii*, обитающим в анаэробных условиях в рубце желудка коров и овец. В геноме этого гриба обнаружен набор генов, свойственных бактериям (в частности *Fibrobacter succinogenes*), занимающим ту же экологическую нишу. В состав этого набора входят гены гликозил-гидролаз, эндоглюконаз, лихеназ и других ферментов, расщепляющих растительные клеточные стенки (Garcia-Vallve *et al.*, 2000). Этот гриб входит в сообщество, в котором взаимодействуют и обмениваются генами бактерии, протисты и грибы, обеспечивающие совместными усилиями условия для усвоения растительной пищи.

Выявлены множественные ГПГ между филаментозными патогенными грибами и оомицетами, которые относятся к филогенетически далекой группе организмов, живущих в той же экологической нише и также использующих осмотрофию, а не фаготрофию. Идентифицированы переносы генов, кодирующих белки-транспортеры сахаров, пермеазы пуринов, альдозо-эпимеразы (Richards *et al.*, 2006). Предполагается, что такого рода ГПГ реализовывались через образование мицеллиальных анастомозов или/и систем трансдукции. Известны примеры того, как непатогенные виды грибов превращались в патогенные в результате горизонтального переноса генов, кодирующих синтез токсинов (Friesen *et al.*, 2006). Один из штаммов аскомицета *Trichoderma reesei* приобрел через ГПГ кластер транскрибируемых генов, ответственных за ассимиляцию нитратов, что способствовало приспособленности гриба к обитанию в аэробных почвенных экосистемах (Slot, Hibett, 2007).

О потенциальном участии систем ГПГ в эволюции дрожжей свидетельствуют данные о включении некоторых бактериальных генов в геном *Saccharomyces cerevisiae* (Hall *et al.*, 2005). Предположительно от лактобактерий получен ген, кодирующий дигидрооротат-дегидрогеназу, от протеобактерий заимствован ген BDS1, ответственный за арил-сульфатазную активность, которая блокируется у мутанта с инактивированным геном. Приобретение этих генов имеет адаптивный характер, связанный с переходом к анаэробному образу жизни. Однако сравнительный анализ геномов разных видов дрожжей показал, что ГПГ у них является редким явлением и не превышает 0,2 % от общего числа генов (Hall *et al.*, 2005).

Поскольку у высших эукариот (по сравнению с одноклеточными) увеличивается число барьеров для ГПГ, неожиданными оказались факты активного переноса генов у растений (Richardson, Palmer, 2007; Keeling, Palmer, 2008). Высокая частота ГПГ относится преимущественно к митохондриальным генам, тогда как событий горизонтального переноса ядерных генов установлено еще немного. Помимо хорошо известной системы переноса плазмиды из фитопатогенной бактерии *Agrobacterium rhisogenes* в геном табака, в ядерном геноме растений выявлены гены глицерол-аквапорина (Zardoya *et al.*, 2002) и ферментов синтеза глутатиона (Copley, Dhillon, 2002), установлена возможность переноса ядерных транспозонов MULE-типа (Diao *et al.*, 2006).

Перенос митохондриальных генов между растениями был обнаружен при изучении гена *nad1*, кодирующего субъединицу НАДН-дегидрогеназы. Сегмент этого гена, содержащий интрон 1 и часть экзонов, перенесен из покрытосеменного растения в митохондриальный субгеном одной из линий азиатской лианы (*Gnetum*). В митохондриях близкородственных линий этого голосеменного растения сегмент отсутствует (Won, Renner, 2003). В другой работе (Bergthorsson *et al*., 2003) показан горизонтальный перенос генов двух рибосомальных белков rsp2 и rsp11. Аллели этих генов, обнаруженные в митохондриальной ДНК киви (*Actinidia*) и жимолости (*Lonicera*), получены от филогенетически далеких видов цветковых растений. У представителя маковых *Sanguinaria canadensis* функционирование химерного митохондриального гена *rsp11* (половина от однодольного, другая часть от двудольного растения) свидетельствовало о полноценности ГПГ. Из филогенетического анализа геномов следовало, что обнаруженные события ГПГ, по-видимому, происходили в эволюции сравнительно недавно (от 80 до 100

млн лет назад). Следует отметить, что в отличие от митохондриальных генов переносов между растениями пластидных генов не выявлено (Richardson, Palmer, 2007).

Множественный перенос генов митохондрий обнаружен у растения *Amborella trichopoda* (Bergthorsson *et al*., 2004), в митохондриальной ДНК которого наряду с 31 резидентным геном содержится 20 чужеродных генов, каждый из которых имеет интактный гомолог в митохондриальном субгеноме амбореллы. Чужеродные гены получены от разных доноров: 7 от лишайников и 19 (включая гены *nad5* и *atp1*) от различных групп двудольных. Транскрипт приобретенного гена *atp1* редактируется, что свидетельствует о его функционировании, тогда как половина перенесенных горизонтальным путем митохондриальных генов являются псевдогенами. Экологическая особенность этого объекта заключается в том, что эндемический вид *A. trichopoda* растет в уникальных условиях влажного тропического леса в тесном сообществе с различными эпифитами, покрывающими листья и стебель растения. Предполагается, что перенос митохондрий (или их ДНК) обусловлен прямыми физическими контактами в местах поражений или в результате проникновения клеточных экссудатов.

Приобретение митохондриальных генов может происходить различными путями: при слиянии и рекомбинации митохондрий донора и реципиента (что наблюдается при соматической гибридизации с протопластами), через «незаконное» опыление, при участии различного рода векторных систем – бактериального, грибного или вирусного типа, через активное поглощение ДНК, попадающей в организм из почвы и т. д. К числу наиболее эффективных способов ГПГ относится паразитизм. Цветковые растения могут служить как донорами, так и реципиентами. Показан перенос митохондриального гена из паразитических растений (предположительно *Cuscuta*) в неродственную группу видов сорняка *Plantago* (Mower *et al*., 2004), в субгеноме линий которого обнаружен чужеродный псевдоген при наличии интактного гомолога в реципиенте. В работе Davis и Wurdack (2004) сообщается о паразитическом растении раффлезия, которое получило митохондриальные гены от своего хозяина-лианы. К числу таких генов относится ген *atp1*, который, как и у *Amborella*, функционирует, и его транскрипт подвергается правильному редактированию (Barkman *et al*., 2007). Поскольку известно более 4 тыс. видов паразитических растений, то можно полагать, что системы ГПГ «паразит↔хозяин» широко распространены в природе и, очевидно, влияют на эволюцию (коэволюцию) партнеров.

У животных в отличие от протистов и растений достоверных фактов ГПГ выявлено мало (Keeling, Palmer, 2008). При изучении эндосимбиотической системы с участием бактерии *Wolbachia* было показано, что результаты ГПГ зафиксированы у ряда насекомых, клещей, нематод (Kondo *et al*., 2002; Fenn *et al*., 2006). Убедительные доказательства приведены в работе Dunning-Hotopp с соавт. (2007), в которой доказано наличие почти полного генома вольбахии (> 1Мб) в геноме *Drosophila melanogaster* и других видов дрозофилы. Инсерционная последовательность у *D. ananassae*, идентичная бактериальной последовательности, остается в геноме хозяина после удаления эндосимбионта. В перенесенном фрагменте, содержащем ретроэлементы, лишь небольшая часть генов экспрессируется, причем значительно слабее, чем собственные тканеспецифичные гены дрозофилы. Одинаковые последовательности по 45 локусам вольбахии найдены в геномах 14 линий *D. ananassae*, взятых из различных географических регионов, что свидетельствует об общности происхождения единичной геномной инсерции. Другие типы инсерций (> 500 п.о.) обнаружены в геноме осы, комара *Culex pipiens*, а также внутри одного из генов (размером 8 кб) нематоды *Brugia malayi.* В этой статье сделано важное заключение о том, что практикуемое в биоинформатике вычитание прокариотических последовательностей из секвенированных геномов эукариот (из-за опасения бактериальных загрязнений) неправомочно. Возможно, именно из-за такого методического подхода из поля зрения исследователей исчезают события ГПГ у многих эукариот.

В геноме жука *Callosbruchus chinensis* обнаружен интегрированный сегмент, соответствующий почти 30 % генома вольбахии и локализованный в проксимальном районе короткого плеча Х-хромосомы (Nikoh *et al*., 2008). В перенесенном геномном участке, содержащем около

1200 открытых рамок считывания, большинство ОРС имеет дефектную структуру со стоп-кодонами и фрэймшифт мутациями, но небольшая часть генов интактны и транскрибируются. Предполагается, что одноактное событие ГПГ произошло несколько миллионов лет назад, но его физиологическое и эволюционное значение остается неясным. Псевдогенизация бактериального геномного сегмента может быть этапом редукционной эволюции или/и давать материал для возникновения новых генов, важных для функционирования организма хозяина.

С участием вольбахии не связана интеграция 12 генов бактериального происхождения в геном нематоды *Meloidogene*, паразитирующей на корнях растений. Эти способные к экспрессии гены, кодирующие треонин-альдолазу, целлюлазы, пектиназы, белки, подобные Nod-факторам ризобий, по-видимому, получены от предковых клубеньковых бактерий, образующих симбиотическую систему с растениями. Нематода использует приобретенные через ГПГ функции для опознавания хозяина и «нападения» на корни растения (Scholl *et al*., 2003).

Небольшое количество примеров ГПГ у многоклеточных животных может быть обусловлено ограниченностью списка объектов с полностью секвенированными и аннотированными геномами. Нельзя игнорировать и методические сложности филогенетического анализа в контексте явлений эндосимбиоза и паразитизма, которые сопровождаются дифференциальной утратой и реорганизацией геномных сегментов. Появление функционально новых генов ксенологов определить сравнительно легко, но значительно труднее обнаружить случаи замещения генов их гомологами или переноса доменов генов (химеризация), так же, как и учесть последствия дупликаций с последующей избирательной редукцией «ненужных» копий у близкородственных организмов. Очевидно, что реализация ГПГ может лимитироваться особенностями структуры геномов (наличием ретроэлементов, интронов, рекомбиногенных сайтов и т. д.).

Вне данного обзора оставлены недавние публикации о возможной роли ГПГ в эволюции млекопитающих. Эти работы, в которых рассматривается участие мобильных элементов в возникновении регуляторных последовательностей, теломераз, белков, участвующих в контроле ранних этапов эмбриогенеза, и т. п., требуют отдельного обсуждения.

Работа выполнена при поддержке грантов программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция геобиосферных систем» и «Ведущие научные школы» НШ-140.2008.4. Приношу большую благодарность Е.А. Карбышевой за помощь в подготовке статьи.

Литература

Шестаков С.В. Как происходит и чем лимитируется горизонтальный перенос генов у бактерий // Экол. генетика. 2007. Т. 5. Вып. 2. С. 12–24.

Andersson J.O. Lateral gene transfer in eukaryotes // Cell. Mol. Life Sci. 2005. V. 62. P. 1182–1197.

Andersson J.O., Hirt R.P., Foster P.G., Roger A.J. Evolution of four gene families with patchy phylogenic distributions: influx of genes into protist genomes // BMC Evol. Biol. 2006. V. 6. P. 27.

Andersson J.O., Sjogren A.M., Horner D.S. *et al*. A genomic survey of the fish parasite *Spironucleus salmonicida* indicates genomic plasticity among diplomonads and significant lateral gene transfer in eukaryote genome evolution // BMC Genomics. 2007. V. 8. P. 51.

Archibald J.M., Rogers M.B., Toop M. *et al*. Lateral gene transfer and evolution of plastid-targeted proteins in the secondary plastid-containing alga *Bigelowiella natans* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 7678–7683.

Barkman T.J., McNeal J.R., Lim S-H. *et al*. Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants // BMC Evol. Biol. 2007. V. 7. P. 248.

Bergthorsson U., Adams K.L., Thomason B., Palmer J.D. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants // Nature. 2003. V. 424. P. 197–201.

Bergthorsson U., Richardson A.O., Young G.J. *et al*. Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. P. 17747–17752.

Berriman M., Ghedin E., Hertz-Fowler C. *et al.* The genome of the African trypanosome *Tripanosoma brucei* // Science. 2005. V. 309. P. 416–422.

Bowler C., Allen A.E., Badger J.H. *et al*. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes // Nature. 2008. V. 456. P. 239–244.

Carlton J.M., Hirt R.P., Silva J.C. *et al*. Draft genome sequence of the sexually transmitted patho-

gen *Trichomonas vaginalis* // Science. 2007. V. 315. P. 207–212.

Copley S.D., Dhillon J.K. Lateral gene transfer and parallel evolution in the history of glutathione biosynthesis genes // Genome Biol. 2002. V. 3. P. 25. 1-25.16.

Davis C.C., Wurdack K.J. Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenic evidences from *Malpighiales* // Science. 2004. V. 305. P. 676–678.

Deitsch K., Driskill C., Wellems T. Transformation of malaria parasites by a spontaneous uptake and expression of DNA from human erythrocytes // Nucl. Acid. Res. 2001. V. 29. P. 850–853.

Derelle E., Ferraz C., Rombauts S. *et al*. Genome analysis of the smallest free-living eukaryote *Ostreococcus tauri* unveils many unique features // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2006. V. 103. № 31. P. 11647–11652.

Diao X., Freeling M., Lisch D. Horizontal transfer of plant transposon // PLoS Biology. 2006. V. 4(1). P. e5.

Dunning-Hottop J.C., Clark M.E., Oliveira D.C.S. *et al*. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes // Science. 2007. V. 317. P. 1753–1756.

Eichinger L., Pachebat J.A., Glockner G. *et al*. The genome of the social amoeba *Dictyostelium discoideum* // Nature. 2005. V. 435. P. 43–57.

Eisen J.A., Coyne R.S., Wu M. *et al*. Macronuclear genome sequence of the ciliate *Tetrahymena thermophila*, a model eukatyote // PLoS Biology. 2006. V. 4. P. e286.

El-Sayed N.M., Myler P.J., Bartholomeu D.C. *et al*. The genome sequence of *Trypanosoma cruzi*, etiologic agent of Chagas disease // Science. 2005. V. 309. P. 409–415.

Fenn K., Conlon C., Jones M. *et al*. Phylogenetic relationships of the *Wolbachia* of nematodes and artropods // PLoS Pathol. 2006. V. 2. P. e94.

Friesen T.L., Stukenbrock E.H., Liu Z. *et al*. Emergence of a new disease as a result of interspecific virulence gene transfer // Nature Genet. 2006. V. 38. P. 953–956.

Garcia-Vallve S., Romeu A., Palau J. Horizontal gene transfer of glycosyl hydrolases of the rumen fungi // Mol. Biol. Ecol. 2000. V. 17. P. 352–361.

Gladyshev E.A., Meselson M., Arkhipova I.R. Massive horizontal gene transfer in *Bdelloid rotifers* // Science. 2008. V. 320. P. 1210–1213.

Hall C., Brachat S., Dietrich F.S. Contribution of horizontal gene transfer to the evolution of *Saccharomyces cerevisiae* // Eukar. Cell. 2005. V. 4. P. 1102–1115.

Huang J., Mullapudi N., Lancto C.A. *et al*. Phylogenomic evidence supports past endosymbiosis intracellular and horizontal gene transfer in *Cryptosporidium pavum* // Genome Biol. 2004. V. 5. P. R88.

Keeling P.J., Palmer J.D. Horizontal gene transfer in eykaryotic evolution // Nature Rev. Genet. 2008. V. 9. P. 605–618.

Kondo N., Nikoh N., Ijichi N. *et al*. Genome fragment of *Wolbachia* endosymbyont transferred to X-chromosome of host insect // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 14280–14285.

Koning A.P. de, Brinkman F.S.L., Jones S.J.M., Keeling P.J. Lateral gene transfer and metabolic adaptation in the human parasite *Trichomonas vaginalis* // Mol. Biol. Evol. 2000. V. 17. № 11. P. 1769–1773.

Koonin E.V., Makarova K.S., Aravind L. Horizontal gene transfer in prokaryotes: quantification and classification // Annu. Rev. Microbiol. 2001. V. 55. P. 709–742.

Loftus B., Anderson I., Davies R. *et al*. The genome of the protist *Entamoeba histolytica* // Nature. 2005. V. 433. P. 865–868.

Morrison H.G., McArtur A.G., Gillin F.D. *et al*. Genomic minimalism in the early diverging intestinal parasite *Giardia lamblia* // Science. 2007. V. 317. P. 1921–1926.

Mower J.P., Stefanovic S., Young G.J., Palmer J.D. Gene transfer from parasitic to host plants // Nature. 2004. V. 432. P. 165–166.

Nedelcu A.M., Miles I.H., Fagir A.M., Karol K. Adaptive eukaryote-to-eukaryote lateral gene transfer: stress-related genes of algal origin in the closest unicellular relatives of animals // J. Evol. Biol. 2008. V. 21. P. 1852–1860.

Nikoh N., Tanaka K., Shibata F. *et al*. *Wollbachia* genome integrated in an insect chromosome: evolution and fate of laterally transferred endosymbiont genes // Genome Res. 2008. V. 18. P. 272–280.

Nixon J.E.J., Wang A., Field J. *et al*. Evidence for lateral transfer of genes encoding ferredoxins, nitroreductases, NADH oxidase, and alcohol dehydrogenase 3 from anaerobic prokaryotes to *Giardia lamblia* and *Entamoeba histolytica* // Eukar. Cell. 2002. V. 1. P. 181–190.

Nosenko T., Bhattacharya D. Horizontal gene transfer in chromalveolates // BMC Evol. Biol. 2007. V. 7. P. 173.

Ochman H., Lawrence J.G., Groisman E.A. Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation // Nature. 2000. V. 405. P. 299–304.

Ricard G., McEvans N.R., Dutilh B.E. *et al*. Horizontal gene transfer from bacteria to rumen ciliates indicates adaptation to their anaerobic, carbohydrates-rich environment // BMC Genomics. 2006. V. 7. P. 22.

Richards T.A., Dack J.B., Jenkinson J.M. *et al*. Evolution of filamentous plant pathogens: gene exchange across eukaryotic kingdoms // Current Biol. 2006.

V. 16. P. 1857–1864.
Richards T.A., Hirt R.P., Williams B.A.P., Embley T.M. Horizontal gene transfer and the evolution of parasitic protozoa // Protist. 2003. V. 154. P. 17–32.
Richardson A.O., Palmer J.D. Horizontal gene transfer in plants // J. Exptl. Bot. 2007. V. 58. P. 1–9.
Rogers M.B., Watkins R.F., Harper J.T. *et al*. A complex and punctate distribution of three eukaryotic genes derived by lateral gene transfer // BMC Evol. Biol. 2007. V. 7. P. 89.
Scholl E.H., Thorne J.L., McCarter J.P., Mck Bird D.M. Horizontally transferred genes in plant-parasitic nematodes: a high-throughput genomic approach // Genome Biol. 2003. V. 4. P. R39.
Slot J.C., Hibett D.C. Horizontal transfer of a nitrate assimilation gene cluster and ecological transitions in fungi: a phylogenetic study // PLoS One. 2007. V. 2. P. e1097.
Timmis J.N., Ayliffe M.A., Huang C.Y., Martin W. Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes // Nature Rev. Genet. 2004. V. 5. P. 123–135.
Waller R.F., Slamovits C.H., Keeling P.J. Lateral gene transfer of a multigen region from cyanobacteria to dinoflagellates resulting in a novel plastid-targeted fusion protein // Mol. Biol. Evol. 2006. V. 23. P. 1437–1443.
Won H., Renner S.S. Horizontal gene transfer from flowering plants to Gnetum // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 10824–10829.
Zardoya R., Ding X., Kitagawa Y., Chrispeels M. Origin of plant glycerol transporters by horizontal gene transfer and functional recruitment // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 14891–14896.

HORIZONTAL GENE TRANSFER IN EUKARYOTES

S.V. Shestakov

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, e-mail: shestakovgen@mail.ru

Summary

Horizontal gene transfer (HGT) plays an important role in prokaryotic evolution. Recently accumulating data indicate that HGT also occurs in eukaryotic organisms, but the genetic mechanisms of these processes are still poorly understood. Progress in comparative genomics of eukaryotes provides a strong evidence of bacteria-to-eukaryotes gene transfer during endosymbyotic events and through phagocytosis of bacteria by eukaryotes. HGT is now well documented for some invertebrates, algae, many protozoa, fungi and plants. The acquisition of genes from bacterial neighbours contributes to the adaptation to parasitism in some protozoa and fungi. A surprisingly high level of plant-to-plant mitochondrial HGT has been reported including cases of parasite-to-host plant gene transfer. Only a few cases of HGT were described for nematodes, insects and higher animals.

This review summarizes the information on HGT in a number of unicellular eukaryotes, fungi, plants and some animals. The association of HGT with possible involvement of mobile elements is considered. Investigation of HGT between distantly related organisms will improve our knowledge concerning patterns of eukaryotic phylogeny and evolutionary pathways of their ecological diversification.

100 ЛЕТ ТЕОРИИ СИМБИОГЕНЕЗА

И.А. Захаров

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия,
e-mail: zakharov@vigg.ru

Отмечая 150-летие теории естественного отбора Ч. Дарвина, мы не должны забыть о другом юбилее – в 2009 г. исполняется 100 лет теории симбиогенеза К.С. Мережковского. Теория эта не была принята биологами на протяжении более полувека; ее автор в 1914 г. бежал из России, опасаясь начатого уголовного расследования; были известны его правые и антисоветские взгляды. Все это привело к тому, что имя К.С. Мережковского не нашло должного места в истории нашей науки. Через почти 90 лет после смерти ученого его политические пристрастия и личная жизнь, важные для отношения к нему современников, уже не должны влиять на объективную оценку его вклада в биологическую науку.

Ключевые слова: К.С. Мережковский, теория симбиогенеза.

Теория симбиогенеза

Классическая эволюционная теория Ч. Дарвина представляет происхождение таксонов разного ранга в виде дерева, берущего начало от единого корня и увенчанного кроной дихотомически расходящихся ветвей и веточек. Представление о такой дивергентной эволюции (кладогенезе), монофилетическом происхождении всех форм жизни было существенно дополнено идеей симбиогенеза – утверждением К.С. Мережковского о том, что две главные эволюционные ветви многоклеточных, животные и растения, имеют не монофилетическое происхождение, а возникли в результате симбиоза двух или трех совершенно разных форм организмов.

Наблюдения над поведением хлоропластов в клетке привели К.С. Мережковского к предположению о симбиотическом происхождении хлоропластов, предками которых он считал цианофицеи (цианобактерии). Впервые это предположение было высказано и обосновано в 1905 г. в статье «Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzen reiche» (О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений) (Mereschkovsky, 1905). Через 4 года предположение было развито, а происхождение растительной клетки в результате соединения двух ранее самостоятельных организмов получило название симбиогенеза. Речь идет о работе «Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов» (1909), которая на следующий год вышла на немецком языке в журнале «Biologisches Zentralblatt».

На основании собственных наблюдений и данных литературы К.С. Мережковский утверждал, что хроматофоры (хлоропласты) нельзя рассматривать как органеллы клетки, возникающие при дифференциации цитоплазмы; хроматофоры – не органы, а симбионты, имеющие независимое происхождение от клетки, в которой они находятся. Хлоропласты не возникают *de novo*, они воспроизводятся делением, причем их деление (у диатомовых – по наблюдениям автора) не синхронизировано с делением клетки. К.С. Мережковский обратил внимание на сходство хлоропластов с цианобактериями и признал последних предками хлоропластов водорослей и высших растений (было отмечено сходство в размерах, внутренней структуре, способе репродукции). Кстати, другой русский ученый, А.С. Фаминцын, считающийся, как и К.С. Мережковский, основоположником теории симбиогенеза, не признавал цианобактерии возможными предками хлоропластов.

В последней своей работе в 1920 г. К.С. Мережковский так определил постулируемый им новый механизм эволюции: «Я назвал этот процесс симбиогенезом, что означает происхождение организмов в результате соединения и объединения двух или более существ, вступивших в отношения симбиоза» (цит. по: Хахина, 1979. С. 41).

В 1909 г. К.С. Мережковский сформулировал теорию двух плазм – теорию двойной природы органического мира (Мережковский, 1909). Эта теория достаточно хорошо соответствует современным представлениям о разделении живого на два надцарства – прокариоты и эукариоты.

Первая плазма, названная микоплазмой, по предположению К.С. Мережковского, дала начало бактериям, сине-зеленым водорослям (цианобактериям), органеллам клетки – хлоропластам и ядрам; сюда же включались грибы (что не соответствует современным взглядам). От второй – амебоплазмы – произошли современные растения и животные, клетки которых приобрели ядра и хлоропласты в результате двух актов симбиогенеза.

К.С. Мережковский писал, что для микоплазмы характерно то, что относящиеся к этой группе существа: 1) могут жить без кислорода; 2) выносят температуру до 90 ºС и выше; 3) способны вырабатывать белок из неорганических веществ. Напротив, амебоплазма обладает свойствами, во всем противоположными: 1) не может жить без кислорода; 2) не выносит температуру выше 45–50 ºС; 3) не способна вырабатывать белок из неорганических веществ, требует органической пищи.

Микоплазма появилась в эпоху, когда поверхность Земли была покрыта кипящей горячей водой с температурой от 50 до 100 ºС. Амебоплазма могла появиться только после того, как вода охладилась ниже 50 ºС и на Земле появилась в изобилии органическая пища в виде бактериальной биомассы (Мережковский, 1909).

Хотя идея о симбиотическом происхождении органелл клетки высказывалась еще в XIX в., заслугой К.С. Мережковского является то, что он собрал доступные в то время доказательства симбиотического происхождения хлоропластов (1905 г.), предложил термин «симбиогенез» (1909 г.) и представил в развернутом виде теорию происхождения растений и животных в результате объединения в одну клетку двух или трех самостоятельных организмов (1909, 1920 г.).

«Царство микоидов [соврем. прокариотов – *И.А.З.*], единственное царство, которое не является результатом симбиоза, а представляет собой непосредственное развитие первоначально появившихся организмов в лице первичных бактерий. Остальные два царства, растительное и животное, являются результатом симбиоза; животное – результатом простого симбиоза, а растительное – двойного симбиоза» (Мережковский, 1909. С. 93). С этим утверждением К.С. Мережковского сейчас согласится большинство биологов, имея в виду симбиотическое происхождение митохондрий и пластид.

Теория К.С. Мережковского, однако, не была должным образом воспринята современниками. Более того, она вызывала насмешки. Известный в цитологии Э. Вильсон писал в 1925 г.: «Мережковский (1910) в занимательной работе, носящей фантастический характер, разработал гипотезу, по которой дуализм в клетке в отношении ядерного и цитоплазматического вещества представляет собой результат симбиоза между двумя типами первичных организмов… Дальнейший полёт воображения Мережковского приводит его к допущению, что… зеленые растения возникли от симбиоза бесцветных ядросодержащих клеток и мельчайших синезеленых водорослей, из которых последние дали начало хлоропластам… Без сомнения, многим такие спекуляции могут показаться слишком фантастичными, чтобы о них можно было упоминать теперь в приличном обществе биологов…» (Вильсон, 1940. С. 656).

Пропагандистом идеи симбиотического происхождения эукариотической клетки в конце 1960-х и в 1970-е гг. выступила Л. Маргелис. Хотя основные труды К.С. Мережковского были опубликованы на европейских языках, они почему-то остались не известны Л. Маргелис, которая, опубликовав свою гипотезу происхождения эукариотической клетки в 1967 г., не сослалась на своего русского предшественника. Замечу, что и в своей последней книге (Margulis, Sagan, 2002) Л. Маргелис, многократно употребляя термин «симбиогенез», не дает ссылок на публикации К.С. Мережковского.

К началу 1970 гг. были получены убедительные данные, свидетельствующие о симби-

отическом происхождении хлоропластов (как и митохондрий) (Маргелис, 1983). Сейчас их родство с цианобактериями считается твердо установленным (Archibald, Keeling, 2005).

Более дискуссионным является положение второй гипотезы К.С. Мережковского – гипотезы о симбиотическом происхождении ядра.

В современной литературе (Pennisi, 2004) обсуждаются три гипотезы происхождения ядра эукариотических клеток: 1) формирование подобной ядру, окруженной двойной мембраной структуры в бактериальной клетке еще до появления эукариот; 2) происхождение ядра от внедрившегося в клетку, но не убившего ее вируса; 3) эндокариотическая гипотеза – гипотеза симбиотического происхождения ядра. В новое время она впервые была выдвинута в 1982 г. (Lake *et al*., 1982) и получила первое подтверждение результатами молекулярных исследований в 1994 г. (Gupta *et al*., 1994; Lake *et al*., 1994).

Согласно эндокариотической гипотезе, ядро, окруженное двойной мембраной, так же, как и цитоплазматические органеллы, берет начало от внутриклеточного симбионта, взявшего «генетический контроль» над хозяйской клеткой (Lake *et al*., 1982). Р. Гупта (Gupta *et al*., 1994; Gupta, 2005), изучивший семейство белков теплового шока Hsp70, отметил, что ген белка, присутствующего в митохондриях, имеет эубактериальное происхождение (от альфа-протеобактерий), в то время как гены белков цитозола и эндоплазматического ретикулума (ядерной мембраны) не имеют общего происхождения с первым. Р. Гупта предположил, что эукариотическая клетка возникла в результате симбиоза грамотрицательной бактерии, родственной протеобактериям, и археи, оказавшейся внутри первой. Этот симбиоз установился в богатой кислородом среде, насыщенной выделяемыми другими микроорганизмами антибиотиками. Партнеры, вступившие в симбиоз, обеспечили: архея – устойчивость к антибиотикам, эубактерия – толерантность к кислороду. Внутриклеточный симбионт архейного происхождения был впоследствии окружен построенной бактериальной клеткой мембраной, защитившей его от действия кислорода и давшей начало эндоплазматическому ретикулуму и ядерной мембране (Gupta, 2005). Все это произошло до приобретения клеткой митохондрий в результате второго акта симбиоза.

Испанские исследователи (Lopez-Garcia, Moreira, 2001, 2006), выдвинувшие другую гипотезу, обратили внимание на существование симбиотических отношений, подчас облигатных, между метаногенными археями и сульфатредуцирующими дельта-протеобактериями в анаэробных условиях при недостатке сульфатов. Согласно развиваемой авторами синтрофической гипотезе, симбиоз между какой-то из сульфатредуцирующих миксобактерий (дельта-протеобактерий) и термофильной или мезофильной метаногенной археей закрепился и дал начало первичной эукариотической клетке. Симбионт, архея, от которого произошло клеточное ядро, в дальнейшем собственную мембрану утратил. Впоследствии имел место массовый горизонтальный перенос генов эубактериального партнера в архейный геном.

Таким образом, при некоторых различиях в выше упомянутых гипотезах, они трактуют происхождение эукариотической клетки как результат внедрения в бактериальную клетку археи и ее объединения с эубактериальным хозяином. Биоинформационный анализ эукариотических кодирующих последовательностей (ORF) подтверждает эти гипотезы (Shinozawa *et al*., 2001).

Константин Сергеевич Мережковский. Жизненный путь

Константин Сергеевич Мережковский родился 23.07 (04.08) 1855 г. в Варшаве. Его отец – Сергей Иванович Мережковский (1823–1908) украинского происхождения, дворянин, служил в разных государственных учреждениях, с 1845 г. – в Придворной конторе, занимаясь описью дворцового имущества и устраивая царскую резиденцию в Ливадии (Крым). В отставку вышел в чине тайного советника. От брака с Варварой Васильевной Чесноковой имел 6 сыновей и 2 дочерей: старший сын, Константин, стал биологом, самый младший – Дмитрий (род. 1865 г.) – знаменитый писатель; остальные братья никакого следа в истории не оставили.

Константин получил гимназическое образование в Училище правоведения и поступил в Санкт-Петербургский университет. Университет

К.С. Мережковский окончил в 1880 г., став после окончания ассистентом проф. Н.П. Вагнера.

Еще студентом естественного отделения физико-математического факультета К.С. Мережковский начал вести научную работу в области зоологии под руководством проф. Н.П. Вагнера. Первая научная статья студента Мережковского была опубликована в 1877 г. в «Трудах Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей», в том же году вышла и первая зарубежная публикация (библиография первых публикаций приведена на стр. 30–32 книги М.Н. Золотоносова (Золотоносов, 2003)). Объектами исследований были морские беспозвоночные – инфузории, губки, турбеллярии, кишечнополостные, а также диатомовые водоросли.

Неясные обстоятельства побудили К.С. Мережковского в 1885 г. отказаться от приват-доцентуры в университете и в следующем году уехать из Петербурга. С 1888 г. он живет в Крыму, где занимается ампелографией и изучением черноморских водорослей.

В 1898 г. К.С. Мережковский уехал в США. В Америке он провел 4 года. В Калифорнии К.С. Мережковский изучал морские водоросли, и в это же время им была написана сказка-утопия «Рай земной», изданная в Берлине в 1903 г. Это произведение целиком переиздано в книге М.Н. Золотоносова, стр. 629–856 (Золотоносов, 2003). Осенью 1902 г. К.С. Мережковский возвращается в Россию и поселяется в Казани. Здесь он сначала занял место хранителя музея при Казанском университете, а после защиты в 1903 г. магистерской диссертации «К морфологии диатомовых водорослей» становится приват-доцентом по кафедре ботаники. В 1906 г. К.С. Мережковский защитил диссертацию «Законы эндохрома» и был утвержден в степени доктора ботаники. Еще до защиты он стал исполняющим обязанности экстраординарного профессора, а в 1910 г. приказом министра назначен ординарным профессором.

Весной 1914 г. К.С. Мережковский оформил командировку за границу и навсегда покинул Россию.

Вскоре началась первая мировая война. Первые годы эмиграции К.С. Мережковский провел во Франции. В феврале 1918 г. он получил вид на жительство в Швейцарии и поселился в Женеве. В эмиграции К.С. Мережковский оформлял свои труды в области биологии (многие из них ему удалось издать), написал несколько работ общенаучного или философского содержания и в конце концов истратил все имевшиеся у него средства к существованию. В женевском архиве сохранились его записи, которые он в конце жизни писал на обороте счетов, очевидно, не имея возможности приобрести бумагу.

9 января 1921 г. К.С.Мережковский покончил с собой.

Биолог

Поражает научная активность молодого биолога: еще студентом в 1877–1880 гг. он опубликовал 11 статей в «Трудах общества естествоиспытателей», из них 5 вышли в зарубежных изданиях на немецком, французском и английском языках. Кроме того, за рубежом было опубликовано еще 7 оригинальных статей.

Помимо исследований в области морской биологии К.С. Мережковский увлекся археологией и два сезона работал а Крыму, исследуя крымские пещеры. В 1879 и 1880 гг. он обследовал 34 пещеры, обнаружив в 9 из них следы палеолита. К.С. Мережковскому принадлежит заслуга открытия первой на территории Российской Империи палеолитической стоянки Волчий Грот, относящейся к эпохе мустье (100–40 тыс. лет назад).

Позднее наш современник, известный археолог А.Д. Формозов, написал о К.С. Мережковском: «Его исследования в Крыму продолжались два полевых сезона… но за короткий срок сделано им столько, сколько иные археологи не смогли совершить за всю жизнь. Им открыты палеолит Крыма и Северного Причерноморья, первые раннепалеолитические и первые пещерные стоянки в стране…».

Наряду с зоологическими исследованиями в 1880–1986 гг. К.С. Мережковский собирал коллекцию человеческих черепов (она была подарена им Академии наук) и опубликовал антропологическую работу, посвященную изучению физического развития детей.

Особенно велик вклад К.С. Мережковского в изучение диатомовых водорослей. Этой группой организмов он заинтересовался еще в студенческие годы, опубликовав первую посвященную им статью в 1878 г. Н.И. Стрельникова

(www.ksu.ru/conf/botan200/s183.rtf) в обзоре работ К.С. Мережковского приводит список 36 его публикаций, посвященных диатомовым водорослям. В них рассматривается строение клеток, главным образом строение и поведение хлоропластов, классификация диатомовых, описание новых таксонов и флористика – описание диатомовых России, Калифорнии, а также Тибета и Полинезии.

Магистерская и докторская диссертации К.С. Мережковского были посвящены именно диатомовым водорослям – их морфологии (первая) и хлоропластам, которые автор называл эндохромом (вторая).

В Казанский период своей жизни К.С. Мережковский обратился к изучению лишайников, которые, естественно, должны были привлечь его интерес как организмы, возникшие в результате симбиогенеза. Он изучал флору лишайников в Эстонии, в Крыму, в степных и полупустынных районах Саратовской и Астраханской губерний; некоторые из собранных материалов были им обработаны и опубликованы, другие подготовлены к печати уже в эмиграции. Несколько статей о лишайниках были изданы при жизни и после смерти автора в Германии, Швейцарии, Франции, США. Две последние были посланы автором И.П. Бородину, который по его просьбе издал статьи в 1920 г. в Трудах Ботанического музея Российской академии наук. Это работы «К познанию лишайников окрестностей Казани» и «Список лишайников Крыма».

К концу жизни К.С. Мережковского относятся написание и опубликование на французском языке работы «Происхождение стыдливости» с подзаголовком «Антропо-биологическое исследование» (перевод издан в книге М.Н. Золотоносова, стр. 903–922). В ней автор, используя материалы главным образом из «Жизни животных» Брэма, утверждает всеобщность для животных сформулированного им закона – «самка убегает от самца». К.С. Мережковский считает стыдливость проявлением этого же закона, а убегание самок от самцов рассматривает как действие, направленное на избегание инбридинга (родственного скрещивания), имеющего вредные генетические последствия. Предположение это, безусловно, заслуживает внимания.

Естественно-научные интересы К.С. Мережковского были очень широки – на короткое время его привлекали антропология, археология, зоология беспозвоночных; через всю жизнь, от первых студенческих работ до смерти проходит интерес к низшим растениям – диатомовым водорослям и лишайникам. Главное же, что и обессмертило его имя, – это теория симбиогенеза, сформулированная и развитая в публикациях 1905–1909–1920 гг.

Писатель и философ

К.С. Мережковский оставил после себя два литературных произведения: «Сказку-утопию «Рай земной, или Сон в зимнюю ночь» и поэму «Слеза Брамы».

Первое было написано в Америке, а в 1903 г. издано в Берлине на русском языке и одновременно в переводе на немецкий. «Рай земной» переиздан в книге М.Н. Золотоносова, где занимает более 220 страниц (Золотоносов, 2003. С. 631–856). Поэму К.С. Мережковский написал в Казани в 1904 г., рукопись была утеряна, но автор в 1917 г. восстановил поэму, добавив к ней IV часть. Попытки автора издать ее были безуспешны; «Слеза Брамы» также входит в книгу М.Н. Золотоносова (2003. С. 870–881).

«Рай земной …» состоит из трех частей – предисловия, самой сказки и приложения, в 10 главах которого автор разъясняет и развивает свои идеи по поводу того, как должна быть обустроена жизнь человечества (Золотоносов, 2003. С. 639–765).

В предисловии говорится: «…если человечество будет продолжать идти по тому же пути, по которому оно идет, то скоро, скорее, может быть, чем я предположил бы в своей сказке, оно дойдет до абсурда, то есть доведет усложнение и трудность жизни до такой степени, что люди наконец придут в состояние полного отчаяния» (Золотоносов, 2003. С. 631).

В самой « Сказке …» представлено общество XXVII в., когда «немногим хорошим» и мудрым удалось при использовании некоего химического средства стерилизации за несколько поколений сократить общую численность населения Земли, а среди оставшихся реализовать с помощью искусственного отбора программу создания нового счастливого человечества.

На вопрос «в чем счастье?» автор отвечает: «… Итак, дайте людям делать только то, что им

хочется и нравится: дайте им возможность не трудиться обязательно, жить весело, играючи и припеваючи, поселите их среди роскошной красивой природы, в мягком климате, дайте им простую, но сытную и вкусную пищу, дайте им в изобилии красивых женщин, не стесняя их в их обоюдных отношениях гнетом стыда, устраните от них все заботы о завтрашнем дне, все, по возможности, поводы к злобе и ненависти, не мучьте их под предлогом совершенствования и не заставляйте их ради этого ломать и насиловать свою природу, а искореняйте зло незаметным и безболезненным путем – искусственным подбором, – и люди будут вполне, всецело и всесторонне счастливы…» (Золотоносов, 2003. С. 816–817).

К.С. Мережковский создал, таким образом, не просто социальную, а евгеническую утопию.

Самоубийство

В эмиграции стареющий и оказавшийся без средств к существованию К.С. Мережковский начал думать о самоубийстве. В письме от 17 сентября 1917 г. он пишет: «Я думал, что смогу прожить еще 5–6 лет, но теперь оказывается, что благодаря войне имею средства только на два года верных (едва ли три), после чего должен буду умереть» (Золотоносов, 2003. С. 604).

К.С. Мережковский достаточно точно определил себе срок. В воскресенье 9 января 1921 г. он покончил с собой в женевской гостинице, тщательно и с большой фантазией разработав способ ухода из жизни. Как это было исполнено, описано в женевской газете: «… он приготовил особую смесь своего изобретения, в которую входили хлороформ и различные кислоты. Эту смесь он вылил в металлический сосуд, укрепленный на стене над изголовьем своей кровати. Он приспособил к этому сосуду трубку, другой конец которой входил в маску, обмотанную железной проволокой. Сделав эти приготовления, он тщательно заделал все щели в комнате, лег на кровать и накрепко привязал себя тремя холщовыми ремнями. Ремень, который проходил по его ногам и животу, был прочно прикреплен к балке кровати. Кроме того, он привязал к изголовью кровати свою правую руку. После чего левой рукой, которая оставалась свободной, открыл кран сосуда, содержащего удушающую смесь» (Золотоносов, 2003. С. 623). В оставленной им записке К.С. Мережковский написал: «… не имея больше ничего, ибо слишком стар, чтобы работать, и слишком беден, чтобы жить, решился на самоубийство» (Золотоносов, 2003. С. 624).

Заключение

Не сразу принятая научным миром теория симбиогенеза К.С. Мережковского к концу XX в. получила неопровержимые доказательства. В октябре 2005 г. в Гамбурге прошла конференция «Сто лет эндосимбиотической теории», посвященная юбилею первой публикации К.С. Мережковского (Mereschkovsky, 1905). Симбиогенез – одна из главных тем изданной в 2005 г. коллективной монографии «Филогения и эволюция микробов» (Microbial Phylogeny …, 2005). Предисловие к ней написано Дж. Ледербергом, который на первой же странице рассказал, как он в свое время был очарован концепцией симбиогенеза.

Эволюция жизни на Земле насчитывает около 4 млрд лет. Более 2 млрд лет Землю населяли только одноклеточные бактерии. Затем в результате одного или двух актов симбиогенеза появились эукариоты – клетки с оформленным ядром и митохондриями; последние произошли от симбиотических бактерий, близких к современным риккетсиям. Следующий акт симбиогенеза породил растительную клетку – к митохондриям добавились хлоропласты, также потомки бактерий (способных к фотосинтезу цианобактерий). Возникновение эукариот открыло путь к дальнейшему усложнению жизни – к появлению многоклеточных животных и растений. В основе решающего шага в биологическом прогрессе, приведшем к современному разнообразию жизни и в конечном итоге к появлению человека, лежит обоснованный К.С. Мережковским механизм симбиогенеза, в корне отличающийся от механизмов эволюции по Ч. Дарвину (наследственной изменчивости, на материале которой действует естественный отбор). Современная теория происхождения живых существ строится как на теории Ч. Дарвина, так и на теории К.С. Мережковского.

Литература

Вильсон Э. Клетка и ее роль в развитии и наследственности. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 656 с.

Золотоносов М.Н. Братья Мережковские. Книга первая. Отщеренis Серебряного века. М.: Ладомир, 2003. 1030 с.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.

Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань: Изд-во Импер. ун-та, 1909. 102 с.

Стрельникова Н.И. Мережковский К.С. и его работы по диатомовым водорослям (к 150-летию со дня рождения) // www.ksu.ru/conf/botan200/s183.rtf.

Хахина Л.Н. Проблема симбиогенеза. Л.: Наука, 1979. 156 с.

Archibald J.M., Keeling P.J. On the origin and evolution of plastids // Microbial Phylogeny and Evolution / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press, 2005. P. 238–260.

Gupta R.S. Molecular sequences and the early history of life // Microbial Phylogeny and Evolution / Ed. J. Sapp. Oxford Univ. Press, 2005. P. 160–183.

Gupta R.S., Aitken K., Falah M., Singh B. Cloning of *Giardia lamblia* heat shock protein HSP70 homologs: Implications regarding origin of eukaryotic cells and of endoplasmic reticulum // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1994. V. 91. P. 2895–2899.

Lake J.A., Henderson E., Clark M.W., Matheson A.T. Mapping evolution with ribosome structure: intralineage constancy and interlineage variation // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1982. V. 79. P. 5948–5952.

Lake J.A., Rivera M.C. Was the nucleus the first endosymbiont? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1994. V. 91. P. 2880–2881.

Lopez-Garcia P., Moreira D. Selective forces for the origin of the eukaryotic nucleus // BioEssays. 2006. V. 28. P. 525–533.

Lopez-Garcia P., Moreira D. The syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes // Symbiosis / Ed. J. Seckbach. Kluwer Acad. Press, 2001. P. 131–146.

Margulis L., Sagan D. Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species. N.Y.: Basic Books, 2002. 240 p.

Mereschkovsky C. Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzen reiche // Biol. Zentr.-Bl. 1905. Bd. 85. № 18. S. 593–604.

Microbial Phylogeny and Evolution / Ed. J. Sapp. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2005. 326 p.

Pennisi E. The birth of the nucleus // Science. 2004. V. 305. P. 766–768.

Shinozawa T., Horiike T., Hamada K. Nucleus symbiosis hypothesis // Symbiosis / Ed. J. Seckbach. Kluwer Acad. Press, 2001. P. 231–235.

100 YEARS OF SYMBIOGENESIS THEORY

I.A. Zakharov

Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia, e-mail: zakharov@vigg.ru

Summary

The year 2009 is the 100-year anniversary of the Konstantin Merezhkowsky symbiogenesis theory, that considerably contributed to the Charles Darwin's theory of evolution.

The observations on the chloroplast behavior in the cells of diatom algae brought K. Merezhkowsky to suggestion about endosymbiotic origin of chloroplasts, the ancestors of which he considered to be cyanobacteria. This suggestion was formulated by him for the first time in 1905. In 1909 he proposed the name symbyogenesis and formulated the Theory of the Two Plasms stating double nature of the organic world. The first plasm named mycoplasm gave rise to bacteria, blue-green algae (cyanobacteria), and cell organells – chloroplasts and nuclei. The second plasm, amebaeplasm, produced modern plants and animals, the cells of which acquired nuclei and chloroplasts by two acts of symbiogenesis. At present, chloroplast origin from cyanobacteria is considered a solidly accepted theory, while a possibility of symbiotic origin is actively discussed for eukaryotic nuclei.

Konstantin Merezhkowsky was born in Warsaw on July 23, 1855 and commited suicide in Geneva on January 9, 1921. This article presents short biography of K. Merezhkowsky: a biologist, an archaeologist, and a philosopher.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

С.Г. Инге-Вечтомов

С.-Петербургский государственный университет. Кафедра генетики и селекции, Россия;
С.-Петербургский филиал Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
С.-Петербург, Россия, e-mail: inge@mail333.com

Рассмотрены предпосылки становления и содержание экологической генетики как результата объединения методологии экологии и генетики. Показано, что генетический анализ состояния и эволюции экосистем может опираться на вычленение элементарных признаков, обусловливающих взаимодействие между организмами разных видов. При этом особое значение приобретают метод генетического блокирования и выявление простых пищевых цепей, в которых взаимоотношения продуцент–потребитель можно регулировать генетически. Рассмотрены примеры межвидовых отношений в экосистемах как биологический источник наследственной и модификационной изменчивости. Показано значение идеи коэволюции и возможности метагеномики для дальнейшего развития экологической генетики. Наличие эколого-генетических отношений в природе рассматривается как аргумент в пользу несводимости макроэволюции к процессам микроэволюции.

Ключевые слова: генетика, макро- и микроэволюция, экология, экосистемы, эколого-генетические модели, коэволюция, пищевые цепи.

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) (Воронцов, 1999) родилась из первоначального противостояния менделизма и дарвинизма (Гайсинович, 1988). Большую роль в развитии СТЭ сыграли: становление генетики количественных признаков, общий прогресс молекулярной генетики, успехи генетики популяций. Важный этап в этом процессе ознаменовала работа С.С. Четверикова (1926), акцентировавшая роль мутационного процесса в создании и поддержании полиморфизма природных популяций. Тем самым была заложена основа представлений о популяции как внутривидовой единице эволюционного процесса (Тимофеев-Ресовский, 2009). Возникло представление о том, что факторы генетической динамики популяций играют решающую роль как в микро-, так и в макроэволюции. Оба понятия ввел Ю.А. Филипченко для обозначения эволюционных преобразований в популяциях и на надвидовом уровне (Philiptschenko, 1927). В качестве альтернативы представлениям о сводимости макроэволюции к микроэволюции Р. Голдшмидт предложил представление о системных мутациях, или макромутациях, которые могли бы лежать в основе процессов макроэволюции (Goldschmidt, 1940). Эта идея не получила в дальнейшем серьезного развития и подтверждения. Тем не менее сомнения о сводимости макроэволюции к микроэволюции высказывались и позже (Воронцов, 1999).

Наряду с представлениями о роли мутационного процесса как средства создания гетерогенности биологических систем, в которых естественный отбор «творит» новые формы, в конце 1930 гг. были сформированы представления о роли в эволюции модификаций, обеспечивающих сохранение вида (популяции) в изменившихся условиях среды (Кирпичников, 1935; Лукин, 1936; Галл, 1984). Последующее дублирование модификаций отбираемыми генокопиями, т. е. мутациями, может обеспечивать наследственное закрепление возникших изменений без всякого ламаркизма. В тот же период была выполнена серия работ Г.Ф. Гаузе (1934 г.), в которых был впервые сформулирован вопрос об эволюционных преобразованиях в экологических системах, или биоценозах (Gause, 1934; Гаузе, 1984) с учетом модификационных изменений взаимодействующих организмов.

К сожалению, это достижение отечественных теоретиков эволюции так же, как и изучение механизмов модификаций, не получило развития в последующих работах. Это, скорее всего, объясняется реакцией на известный антигенетический период в истории нашей биологии с его ламаркистскими тенденциями.

Собственно, в упомянутых исследованиях уже были заложены основы экологической генетики. Само понятие «экологическая генетика» ввел Форд (Ford, 1964), подразумевая под этим понятием генетику популяций в природных условиях. Большое внимание этому направлению уделяет в нашей стране А.А. Жученко, организовавший в СССР первый институт экологической генетики (Жученко, 1980).

В настоящее время экологическая генетика сформировалась как синтетическое научное направление, вобравшее в себя закономерности и постулаты двух базовых дисциплин – экологии и генетики. Тем не менее дискуссии о содержании экологической генетики продолжаются. Актуальность этого направления определяет новый эволюционный синтез, а именно: объединение СТЭ и экологии. Очевидно, что эволюционный процесс протекает не на уровне отдельных видов и их популяций. Эволюционирует биосфера как целое (Левченко, 2003). Микроэволюционные процессы протекают в экосистемах, вовлекая в преобразования популяции взаимодействующих видов. Поэтому очевидно, что такие выражения, как «эволюция глаза», «эволюция конечностей» и т. п. – не более, чем фигура речи, вызывающая ассоциации скорее с творчеством Сальвадора Дали, чем с реальным процессом эволюции. Область, охватываемую экологической генетикой, можно определить как взаимодействие экологических отношений и генетических процессов и представить в первом приближении в виде таблицы, основанной на базовых составляющих экологии (аутэкологии и синэкологии) и генетики (наследственности и изменчивости) (табл. 1) (Инге-Вечтомов и др., 1999). Тем самым взаимодействие этих составляющих позволяет выделить такие подразделы экологической генетики, как: 1) разработка элементарных эколого-генетических моделей; 2) исследование биологических факторов изменчивости; 3) изучение устойчивости организмов к абиотическим факторам окружающей среды; 4) генетическая токсикология, нацеленная на выявление генетически активных факторов среды и предотвращение их влияния прежде всего на усугубление генетического груза человека (Захаров, 1984; Инге-Вечтомов, 1998).

Остановимся на двух первых как наиболее существенных с точки зрения теории эволюции. Приложение методов генетического анализа «ограничивается» возможностью применения концепции элементарных признаков, точнее элементарных различий, наследуемых по моногибридной схеме (Johannsen, 1913; Инге-Вечтомов, 1989). Очевидно, что такой подход при анализе экологических, тем более синэкологических, отношений сталкивается с определенными трудностями, поскольку признак в экологических системах формируется как результат взаимодействия организмов разных видов. Этот тезис легко проиллюстрировать на примерах взаимодействия почвенных бактерий-азотфиксаторов и бобовых растений при образовании микоризы (рис. 1) (Проворов, 2001; Тихонович, 2007). Не менее сложной выглядит задача разложения на элементарные признаки взаимодействий между высшими эукариотами в экосистемах, например грибов и высших растений с насекомыми в экосистемах.

Эту кажущуюся сложность позволяет преодолевать последовательное применение методологии двух составляющих экологической

Таблица 1

Общая структура экологической генетики

Генетические подходы	Типы экологических отношений	
	Синэкология	Аутэкология
Генетический контроль признаков (наследственность)	Эколого-генетические модели	Генетика устойчивости к факторам среды
Влияние различных факторов на генетические процессы (изменчивость)	Биологические факторы изменчивости (мутагенеза)	Генетическая токсикология

генетики: во-первых, «мутационный анализ» – генетическое блокирование нормальных процессов, разработанный генетикой, позволяет разложить признак взаимодействия у видов-симбионтов на элементарные признаки путем получения мутантов у каждого из взаимодействующих видов с последующей расшифровкой блокируемых процессов (рис. 2); во-вторых,

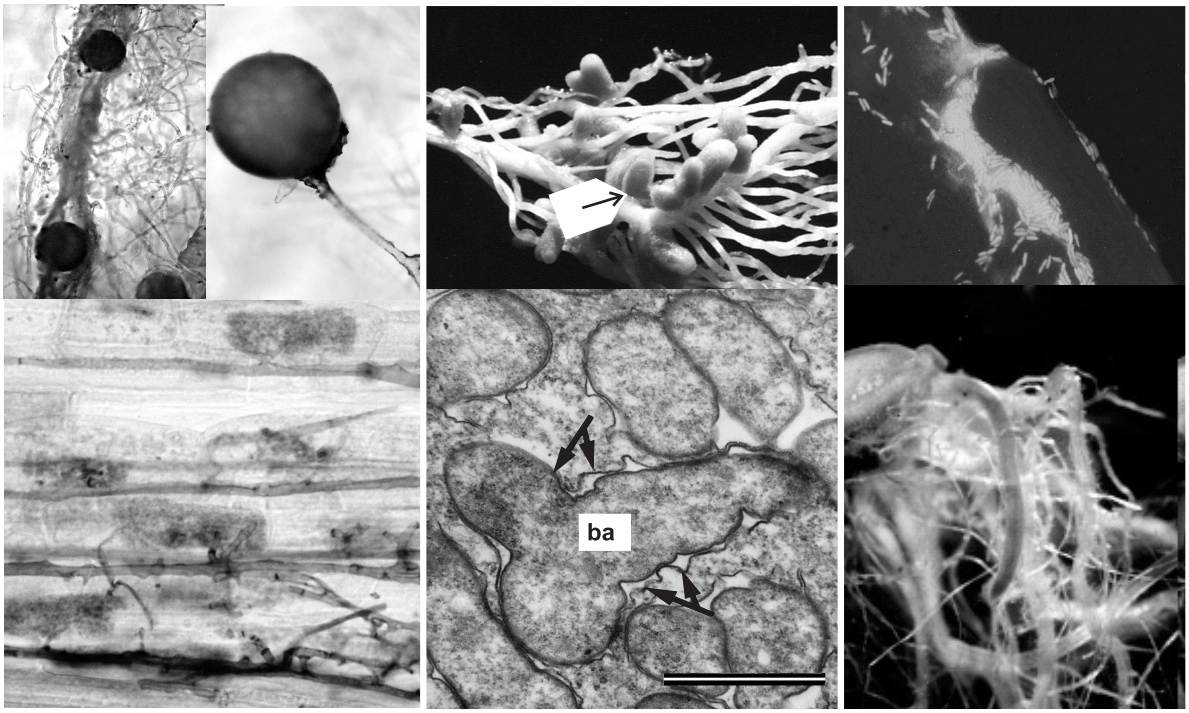


Рис. 1. Примеры основных мутуалистических растительно-микробных систем (по: Проворов, 2009).

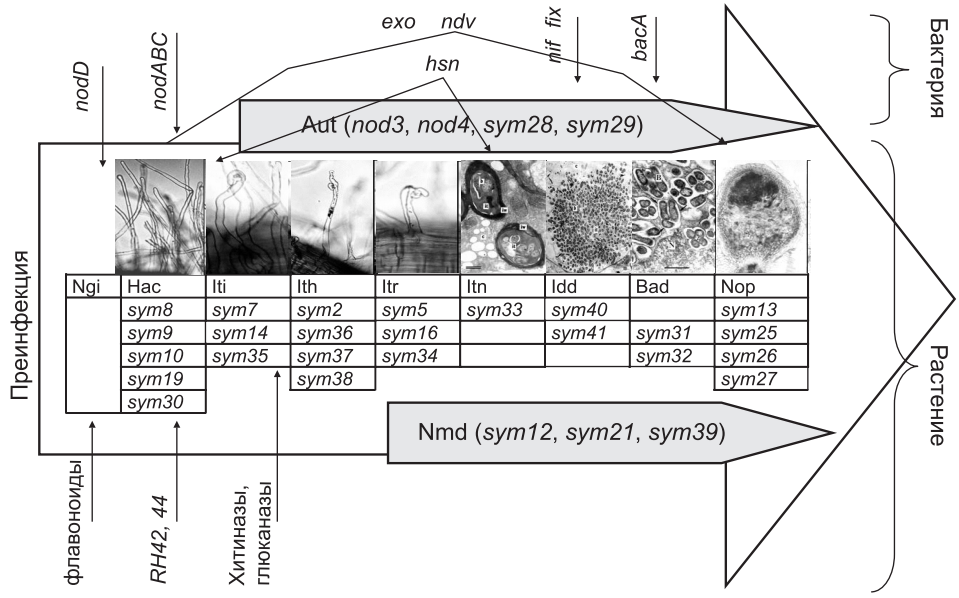


Рис. 2. Генетическое разделение стадий морфогенеза корневого клубенька (иллюстрация предоставлена И.А. Тихоновичем).

наличие в природе сложных пищевых сетей, которые в некоторых случаях могут быть упрощены до пищевых цепей, в которых организмы связаны как продуцент и потребитель конкретных химических соединений.

В последнем случае отдельные этапы общего пути метаболизма в экосистеме можно персонализировать как отдельные виды. Тогда выяснение общего генетического контроля того или иного метаболического пути позволяет, получая мутантов у видов-симбионтов (в широком смысле слова), не только выяснять механизмы взаимодействия видов в экосистеме, но и управлять этими взаимодействиями в практических целях. В качестве примера элементарной эколого-генетической системы приведем взаимодействие дрожжей и дрозофилы. Дрожжи в питательной среде для дрозофилы, кроме всего прочего, служат источником эргостерина для насекомого, которое само их не синтезирует, но нуждается в них для синтеза стероидного гормона экдизона (рис. 3) – гормона линьки, необходимого для развития личинки.

У дрожжей мутанты с блоком заключительных этапов синтеза стероидов, необходимых дрозофиле, легко получить как мутанты, устойчивые к антибиотику нистатину (рис. 4). Далее легко убедиться, что самки дрозофилы становятся стерильными при питании на таких мутантах дрожжей-сахаромицетов, а отложенные яйца не развиваются, поскольку вылупившиеся личинки погибают при первой линьке (рис. 5) (Бондаренко и др., 1989). Именно такие отношения между насекомыми и грибами объясняют, почему грибы лисички не червивеют. У послед-

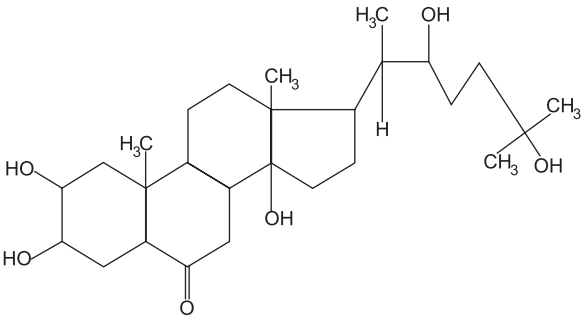


Рис. 3. Экдизон.

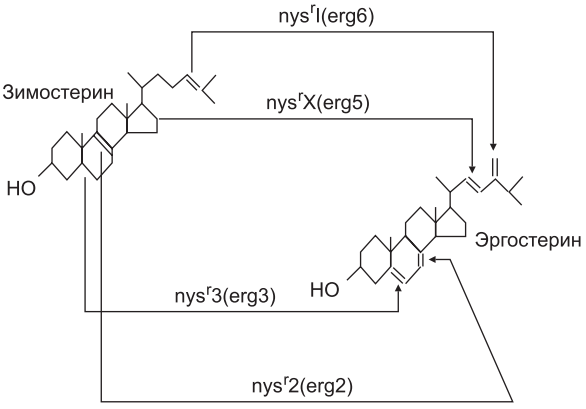


Рис. 4. Схема конечных этапов метаболизма стеринов у дрожжей.

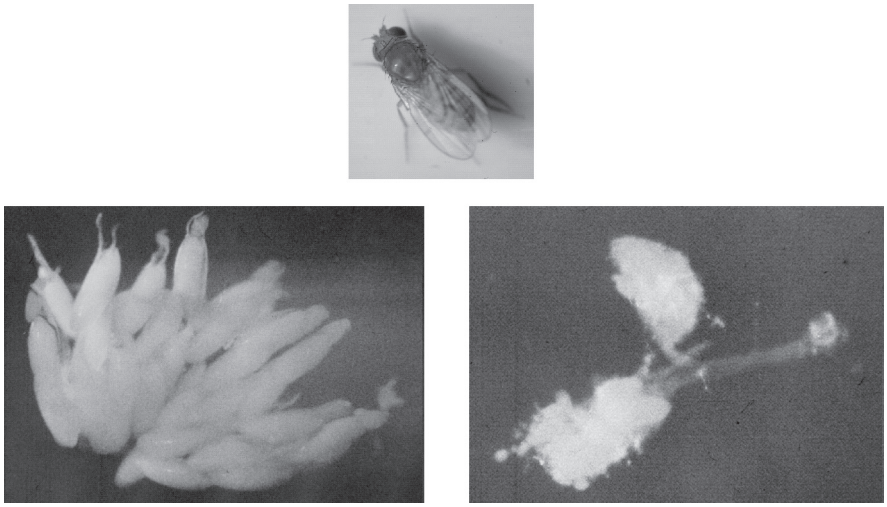


Рис. 5. Дегенерация яичников *Drosophila melanogaster* на стерол-дефицитной диете (иллюстрация предоставлена Л.А. Лутовой).

них в норме отсутствуют стерины, необходимые для развития личинок насекомых. Именно в поисках стеринов человека кусают самки клопов и комаров (Инге-Вечтомов, Лучникова, 1992).

Эта элементарная эколого-генетическая модель может быть перенесена и на взаимоотношения высших растений и насекомых-вредителей сельского хозяйства (Лутова и др., 1990) и даже на взаимоотношения растений и некоторых сапрофитных грибов, утративших способность к самостоятельному синтезу стеринов, например фитофторы, наносящей большой урон урожаю пасленовых. Предложен (и запатентован) метод получения томатов, устойчивых к фитофторе, с использованием селекции в культуре тканей с последующей регенерацией растения (Лутова и др., 1992).

Дальнейшее развитие экологической генетики, несомненно, связано с расшифровкой механизмов модификационной изменчивости, на базе которых происходит взаимодействие организмов в конкретных экосистемах. Достаточно напомнить, что современное сельское хозяйство и медицина в огромной степени эксплуатируют именно модификационную изменчивость сельскохозяйственных животных и растений, равно как и людей-пациентов в аспекте их реакции на внешние воздействия: удобрения, пестициды, медикаменты. В то же время мы плохо знаем механизмы модификаций. Более того, общепринятая классификация типов изменчивости не выдерживает серьезной критики и требует серьезного переосмысления, однако это – предмет отдельного разговора.

Отношения видов продуцента и потребителя в такой эколого-генетической системе не ограничиваются только модификациями потребителя (в данном случае летальными) в зависимости от генотипа продуцента. Метаболизм продуцента влияет и на генетические процессы вида-потребителя. Доступность стеринов влияет на частоту кроссинговера у дрозофилы и на частоту потерь хромосом после рентгеновского облучения (рис. 6). Тем самым можно показать роль биотических факторов в изменчивости компонентов экосистемы (Лучникова и др. по: Инге-Вечтомов, 1989).

Роль экологических взаимодействий как биологического фактора изменчивости показана и на одновидовой модели. В частности, в работах Р.И. Цапыгиной, Е.В. Даева и др. продемонстрировано, что феромональный стресс у молодых самцов мышей, вызываемый запахом альфа-самца, приводит к резкому повышению хромосомных аномалий не только в соматических клетках, но и при сперматогенезе (Даев, 1994; Даев, Дукельская, 2005) (рис. 7). Изучение влияния стресса на генетические процессы, несомненно, имеет большое практическое значение, в частности в генетической токсикологии, которая составляет значительный раздел экологической генетики (см. Ингель, Ревазова, 1999). Кроме того, несомненный интерес представляет процесс эволюции самого механизма хемокоммуникации в природе. Он берет начало во взаимодействии клеток прокариот, а в дальнейшем эволюционировал с усложнением биосферы. Поэтому понятен проявляемый в последнее время интерес к явлению «quorum sensing» («чувство локтя») у бактерий. Это явление отражает способность бактерий контролировать плотность собственной популяции путем синтеза, экскреции и поглощения сигнального соединения – класса N-ацилгомосерин лактонов, которое вызывает ряд фенотипических эффектов, основанных на транскрипционной регуляции экспрессии ряда генов, а также влияет на рекомбинацию (Zhang *et al.*, 2002).

Идеология симбиогенетики задолго до разработки эколого-генетических моделей направ-

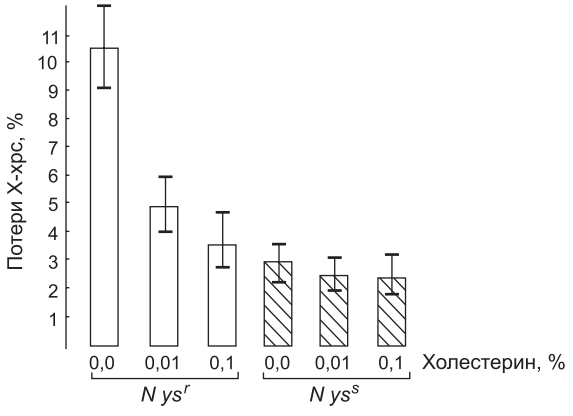


Рис. 6. Влияние холестерина на частоту рентген-индуцированной (1000 Р) анэуплоидии в зрелых ооцитах *Drosophila melanogaster*.

Nys^r, *Nys*^{s} – дрожжи, устойчивые и чувствительные к нистатину, на которых питалась дрозофила.

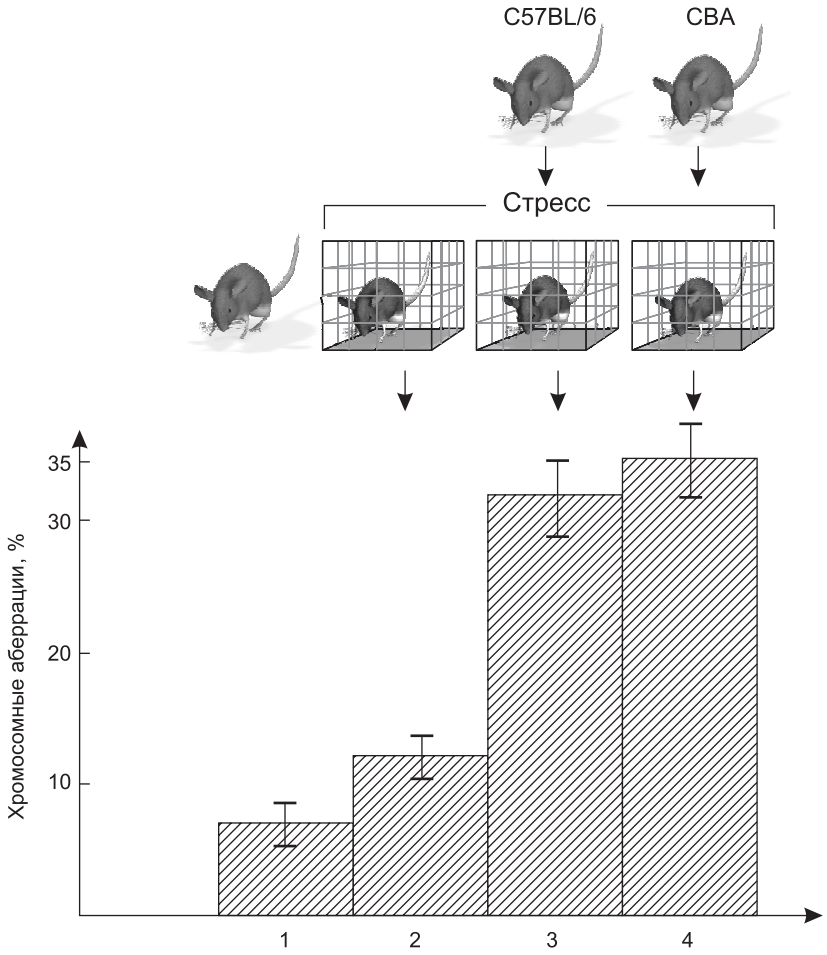


Рис. 7. Частота хромосомных аберраций в половых клетках мышей при феромональном стрессе (Цапыгина и др., 1981. по: Инге-Вечтомов, 1989).

ляет наши представления об эволюции начиная с идеи о симбиогенетическом происхождении эукариотической клетки (Mereschkovsky, 1905; Фаминцын, 1907). В наше время эта идея обогатилась представлениями о горизонтальном переносе генетического материала в экосистемах, порой излишне преувеличенных, но, тем не менее, реально доказанных в ряде случаев. Примером могут служить представления о генетической колонизации (рис. 8), отражающие взаимодействие между почвенной бактерией *Agrobacterium tumefaciens* и крестоцветными растениями. «Подглядев» эти взаимоотношения в природе, современная биотехнология растений построила на них всю методологию генетической инженерии растений (Пирузян, Андрианов, 1985). Известны примеры горизонтального переноса генов между высшими растениями, одно из которых является паразитом, а другое – хозяином (Mower *et al*., 2004).

Все большее внимание исследователей привлекают отношения альфапротеобактерий рода *Wolbachia* (и других, близких к ней, видов) – внутриклеточных симбионтов (паразитов?) членистоногих, в частности насекомых и некоторых нематод (рис. 9). Этой бактерией заражены от 20 до 70 % видов насекомых, а у *D. melanogaster* в зависимости от географического распределения заражены от 15 до 100 % популяций. При этом бактерия в зависимости от собственного генотипа «предпочитает» определенные митохондриальные генотипы дрозофилы (Ilinsky, Zakharov, 2006; Илинский, Захаров, 2007а, б). Чаще всего такое «сожительство» чревато индукцией партеногенеза, феминизацией генетически потенциальных

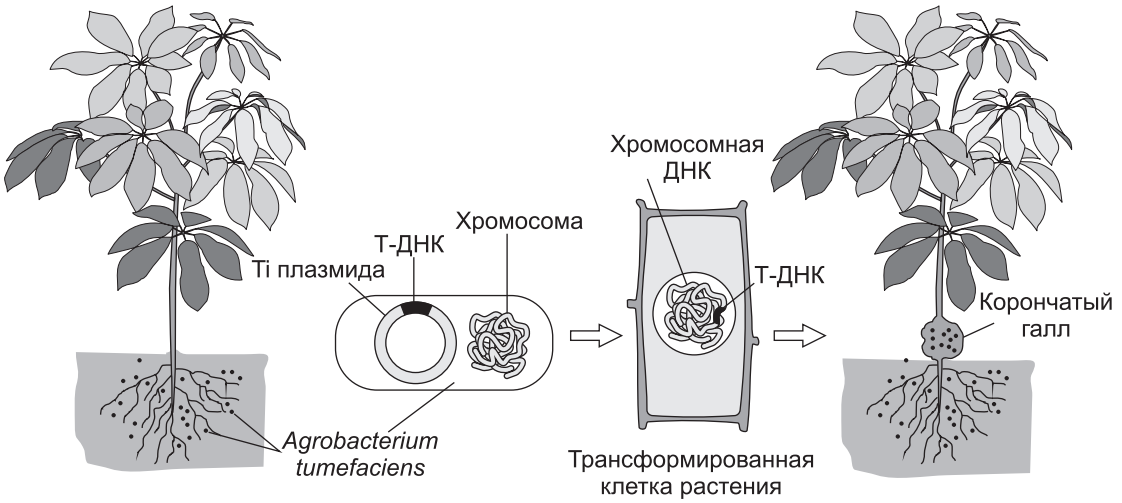


Рис. 8. Схема генетической колонизации.

самцов, гибелью самцов-потомков, гибридной стерильностью в скрещивании с неинфицированными насекомыми. Подобные явления принято относить к инфекционной наследственности, хотя, может быть, правильнее было бы говорить о модификационной изменчивости. Присутствие *Wolbachia* у дрозофилы может иметь как негативный, так и позитивный эффект на плодовитость и выживаемость. Аналогичный эффект обнаружен у комаров *Aedes*.

Присутствие *Wolbachia* необходимо для нормального оогенеза у паразитической осы *Asobara tabida*. «Вылеченные» осы, т. е. обработанные антибиотиками, не способны продуцировать зрелые ооциты (Dedeine *et al*., 2001). Аналогичный эффект – «супрессия» женской стерильности благодаря инфекции *Wolbachia* – обнаружен у дрозофилы (*D. melanogaster*), мутантной по гену *Slx* – *Sex-lethal* (структурный ген, кодирующий некий белок). При этом взаимодействие носит аллеле- и геноспецифичный характер (есть другие гены, мутации в которых у дрозофилы, как и в *Sxl*, приводят к такому же эффекту) (Starr, Cline, 2002). Это указывает на специфическое влияние бактерии на конкретный белок в его конкретной мутантной конформации. Это явление – пример фенотипической супрессии, проявляющейся как следствие экологических отношений. Несмотря на обилие публикаций по взаимоотношениям *Wolbachia* и членистоногих, простые модельные эколого-генетические модели для них еще не разработаны. Видимо, это дело близкого будущего.

Исследования по экологической генетике опираются также на идею коэволюции, длительное время отталкивавшейся от взаимоотношений паразит–хозяин на примере системы бактериофаг–бактерия. Эта модель оказалась удобной для анализа сопряженной эволюции паразита и хозяина, когда все новые и новые мутации устойчивости хозяина сопровождались все новыми и новыми мутациями, повышающими

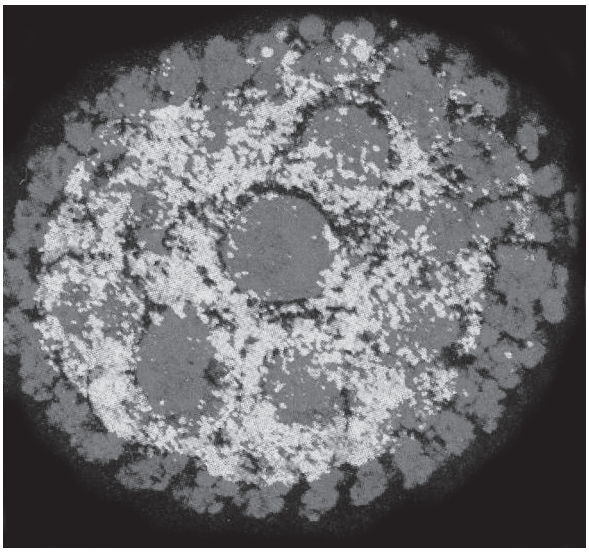


Рис. 9. *Wolbachia* в развивающемся яйце дрозофилы (Dunning, 2007. из: Callaway, 2007).

инфекционность паразита. Аналогичный подход используется для анализа сопряженной «эволюции» взаимодействующих макромолекул в одном организме или в одной клетке (Родин, 1991).

Дополнительные возможности в анализе экосистем открывает так называемая метагеномика – прямой анализ нуклеотидных последовательностей ДНК в сообществах симбиотических микроорганизмов, которые не всегда удается культивировать *in vitro*. Очевидно, что возможности геномики в анализе симбиогенетической эволюции далеко не исчерпаны. Можно предполагать, что в геномах экологически связанных организмов должны быть коэволюционирующие гены (нуклеотидные последовательности). В этой роли должны выступать гены, непосредственно контролирующие взаимодействие организмов в экосистемах. В настоящее время такие сведения отсутствуют.

В заключение необходимо вернуться к проблеме соотношения микро- и макроэволюции с точки зрения экологической генетики. Оригинальный взгляд на эту проблему высказал В.В. Суходолец, рассматривая *K*- и *r*-типы отбора и противопоставляя понятия «экологическая устойчивость» и «приспособленность популяции к конкретным условиям существования». С точки зрения автора, отбор на конкретную приспособленность вступает в противоречие с отбором на экологическую устойчивость. Таким образом, макроэволюционные преобразования, повышающие экологическую устойчивость организмов, становятся возможными только в результате скрещивания особей из разных узкоадаптированных популяций (продуктов микроэволюции) и последующего отбора в потомстве таких гибридов (Суходолец, 2003, 2007). Если совместить эту точку зрения с рассмотренными в данном сообщении представлениями об эволюции в экосистемах и необходимости сопряженного преобразования организмов разных видов, то кажутся маловероятными представления о том, что микроэволюционные процессы (во внутривидовых популяциях) адекватно описывают макроэволюционные преобразования.

Литература

Бондаренко Л.В., Лучникова Е.М., Инге-Вечтомов С.Г. Влияние на плодовитость самок дрозофилы метаболизма стеринов в эколого-генетической системе дрожжи–дрозофила // Онтогенез. 1989. Т. 20. № 2. С. 141–148.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. 640 с.

Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 423 с.

Галл Я.М. Развитие теории естественного отбора в трудах Е.И. Лукина // Эвол. биология: История и теория. СПб, 2005. Вып. III. С. 5–17.

Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория / Ред. Я.М. Галл. СПб, 1984. С. 5–105.

Даев Е.В. Феромональный контроль генетических процессов: исследования на домовой мыши (*Mus musculus* L.) // Генетика. 1994. № 30. № 8. С. 1105–1112.

Даев Е.В., Дукельская А.В. Индукция мейотических нарушений в сперматоцитах I как механизм угнетения репродуктивной функции феромонами самцов домовой мыши // Цитология. 2005. Т. 47. № 6. С. 505–509.

Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с.

Захаров И.А. Экологическая генетика и проблемы биосферы. Л.: Знание, 1984. 32 с.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Характеристика инфицированности цитоплазматическим эндосимбионтом *Wolbachia* популяции *Drosophila melanogaster* Умани // Докл. РАН. 2007а. Т. 413. № 4. С. 561–563.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Эндосимбионт *Wolbachia* в евразийских популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2007б. Т. 43. № 7. С. 905–915.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. М.: Высш. шк., 1989. 992 с.

Инге-Вечтомов С.Г. Экологическая генетика. Что это такое? // Сорос. образоват. журнал. 1998. № 2. С. 59–65.

Инге-Вечтомов С.Г., Барабанова Л.В., Даев Е.В., Лучникова Е.М. Влияние экологических отношений на генетические процессы // Вестник СПбУ. 1999. № 24. Вып. 4. С. 14–31.

Инге-Вечтомов С.Г., Лучникова Е.М. Почему лисички не червивеют, или Некоторые проблемы экологической генетики // Природа. 1992. № 1. С. 26–32.

Ингель Ф.И., Ревазова Ю.А. Модификация эмоциональным стрессом мутагенных эффектов ксенобиотиков у животных и человека // Исследования по генетике. СПб: Изд-во СПбГУ, 1999. Вып. 12. С. 86–103.

Кирпичников В.С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза

о косвенном отборе) //Биол. журнал. 1935. Т. 4. № 5. С. 775–800.

Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: ИЭФБ РАН, 2003. 175 с.

Лукин Е.И. О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными (с точки зрения теории естественного отбора) // Эволюционная биология: История и теория. СПб, 2005. Вып. III. С. 19–33. (Оригинал: Учені Записки Харківського Університету. 1936. С. 200–208).

Лутова Л.А., Бондаренко Л.В., Козырева О.Г., Инге-Вечтомов С.Г. Получение мутантов растений с измененным составом фитостеринов, обладающих устойчивостью к насекомым. 1. Создание лабораторной модели «Растение–насекомое» // Вестник Ленингр. ун-та. Изд. ЛГУ. 1990. Сер. 3. № 10. Вып. 2. С. 82–87.

Лутова Л.А., Левашина Е.А., Бондаренко Л.В. и др. Мутанты высших растений по биосинтезу стеринов // Генетика. 1992. Т. 28. № 2. С. 129–136.

Пирузян Э.С., Андрианов В.М. Плазмиды агробактерий и генетическая инженерия растений. М.: Наука, 1985. 279 с.

Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. С. 472–495.

Проворов Н.А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 10–34.

Родин С.Н. Идея коэволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 270 с.

Суходолец В.В. Генетическая теория вертикальной эволюции. М.: ГосНИИгенетика, 2003. 148 с.

Суходолец В.В. Основные положения теории вертикальной эволюции // Генетика. 2007. Т. 43. № 7. С. 887–890.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса // Н.В. Тимофеев-Ресовский. Избр. труды. М.: Наука, 2009. С. 284–305.

Тихонович И.А. Значение симбиогенетики в системе биологического образования // Экол. генетика. 2007. Вып. 1. С. 8–17.

Тихонович И.А., Проворов Н.А. Кооперация растений и микроорганизмов: новые подходы к конструированию экологически устойчивых агросистем // Усп. соврем. биологии. 2007. Т. 127. № 4. С. 339–357.

Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов. Записки Импер. Академии наук. Физико-матем. отдел. Сер VIII. Т. XX. № 3. Тр. Ботан. лаб. Импер. Акад. наук. № 9. 1907. С. 1–14.

Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // С.С. Четвериков. Проблемы общей биологии и генетики. Наука. Сиб. отд-ние, 1983. С. 170–226. (Оригинал: Журн. эксперим. биологии. 1926. Сер. А. Т. 2. Вып. 1 и 4).

Callaway E. Genomes within genomes // Nature. 2007. V. 449. P. 6.

Dedeine F., Vavre F., Fleury F. *et al*. Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. № 11. P. 6247–6252.

Ford E.B. Ecological genetics. Methuen. London, 1964. 335 p.

Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934. 163 p.

Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven. Yale Univ. Press, 1940. 436 p.

Ilinsky Yu.Yu., Zakharov I.K. *Wolbachia* in populations of *Drosophila melanogaster* // *Drosophila* Inform. Serv. 2006. № 89. P. 91–92.

Johannsen W. Elemente der Exakten Erblichkeitslehre mit Grundzugen der Biologischen Variationstatistik. Jena Verlag von Gustav Fischer, 1913. 724 s.

Mereschkovsky C. Uber Natur und Ursprung der Chromsatophoren im Pflanc reiche // Biol. Zentralblatt. 1905. Bd. 85. № 18. S. 593–604.

Mower J.P., Stefanovic S., Young G.J., Palmer J.D. Gene transfer from parasitic to host plants // Nature. 2004. V. 432. P. 165–166.

Philiptschenko Ju. Varibilitat und Variation. Berlin, 1927. 101 s.

Starr D.J., Cline T.W. A host-parasite interaction rescues *Drosophila* oogenesis defects // Nature. 2002. V. 418. P. 76–79.

Zhang R.-G., Pappas T., Brace J.L. *et al*. Structure of bacterial quorum sensing transcription factor complexed with pheromone and DNA // Nature. 2002. V. 417. P. 971–974.

ECOLOGICAL GENETICS AND THE THEORY OF EVOLUTION

S.G. Inge-Vechtomov

Saint-Petersburg State University. Department of Genetics and Breeding;
Saint-Petersburg Branch, Vavilov Institute of General Genetics RAS, Saint-Petersburg, Russia,
e-mail: inge@mail333.com

Summary

Prerequisits for the origin and the very contents of ecological genetics are reviewed as result of a synthesis between methodology of genetics and ecology. There is a demonstration of a possibility to analyse ecosystems state and evolution basing upon visualization of elementary traits responsible for inter-specific interactions. The methods of genetic blockage and of visualization of simple food chains, in which producent-consument relations may be regulated genetically, are of spatial interest. The examples of biological sources of inherent and modification variability as consequences of ecological relations are described. The significance of co-evolution approach and of meta-genomics methods for the furher development of ecological genetics is shown. The very existence of ecologic-genetic relations in nature is considered as an argument against reduction of macroevolution to microevolution processes.

МОДЕЛИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Н.Н. Юрченко, И.В. Дейнеко, И.К. Захаров

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

Дается описание математических подходов к эволюционной биологии. Рассматриваются общие принципы, цели и стратегия математического моделирования в биологии от работ биометриков, современников Ч. Дарвина, математической формализации микроэволюционных процессов – влияния мутирования, миграции, изоляции, дрейфа генов на генофонд популяций до современного этапа филогенетических реконструкций на основании секвенированных последовательностей ДНК.

Ключевые слова: эволюция, популяции, генетическая изменчивость, адаптация, филогенетическая реконструкция, математические модели.

Математические модели в биологии, и в частности в эволюционной биологии, являются неотъемлемой частью современных научных исследований, и чем глубже становится понимание некоторого явления, тем детальнее и сложнее становится его математическая модель (Фишер, 1958; Smith, 1968; Ратнер, 1977; Математические модели …, 1980; Свирежев, Пасеков, 1982; Животовский, 1984; Кель и др., 1989; Колчанов, Шиндялов, 1991; Seger, Adler, 2002). И хотя в фундаментальной работе Ч. Дарвина «Происхождение видов …» (On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1859) (Дарвин, 1939) нет формул, матриц или графов филогенетических связей, при рассуждениях о динамике идеализированных биологических ситуаций, тем не менее, автор смело оперирует количественными понятиями, которые затем были формализованы его последователями в математические формулы и модели.

К настоящему времени в дополнение к эволюционному вербальному мышлению создан широкий набор математических моделей, использующих изощренные математические методы, численные результаты которых получают на суперкомпьютерах, однако цели и общая стратегия моделирования остаются прежними: строгое постулирование набора допущений и логических правил и вывод на их основе правдоподобных заключений. Математическое моделирование эволюционного процесса в идеале должно дать ответ на основной вопрос эволюции: могут ли случайные, или, образно выражаясь, слепые процессы изменчивости, наследования и естественного отбора служить исчерпывающим основанием для объяснения прогрессирующего в историческом развитии адаптогенеза и наблюдаемого в природе огромного биоразнообразия?

Ч. Дарвин и его современники понимали, что ответ на этот вопрос кроется в числах, вероятностях и изменчивости частот признаков во времени и в пространстве, но не могли ответить на него, в частности потому, что ничего не знали о природе генов как об основе эволюционного процесса и материальных носителях наследственной информации. И только зарождение генетики в самом начале XX в. с переоткрытием законов Г. Менделя подвело естественнонаучный базис под объяснение сущности наследования и изменчивости биологических признаков. Это открыло дорогу для математического моделирования генетических явлений и теоретического конструирования эволюционного процесса.

Отметим главные начальные вехи этого пути:

1) в 1908 г. Г. Харди и В. Вайнбергом было независимо показано, что в диплоидных популяциях, для которых постулируется случайное

скрещивание, различные генотипы по данному гену будут появляться снова и снова, из поколения в поколение в прежней пропорции (Provine, 1971; Кайданов, 1996; Gillespie, 1998; Алтухов, 2003);

2) через десять лет были заложены основы теоретической популяционной генетики Р. Фишером, Дж. Холдейном и С. Райтом, их математические построения показали, что синтез теории естественного отбора с менделизмом подтверждает исходные теоретические дарвиновские построения. При этом их модели создали прочный генетический базис для оценки динамики количественных признаков в популяциях (Fisher, 1930; Haldane, 1932);

3) модель структуры ДНК, предложенная Дж. Уотсоном и Ф. Криком в 1953 г., и последующее развитие методов расшифровки первичных последовательностей ДНК дали толчок методам кладистики, основанным на теории графов. Молекулярные генетики открыли богатейшие источники эволюционной информации в последовательностях ДНК, РНК и белков, а систематики научились использовать эту информацию для установления филогенетического родства между популяциями, видами и высшими таксонами (Sokal, Sneath, 1963; Cavalli-Sforza, Edwards, 1964, 1967; Hinnig, 1966; Felsenstein, 1983; Ridley, 1986; Hull, 1988; Harvey, Pagel, 1991; Pagel, 1994; Swofford *et al*., 1996; Kitching *et al*., 1998; Larget, Simon, 1999; Lewis, 2001; Lutzoni *et al*., 2001; Рогозин и др., 2005; Шедько и др., 2007);

4) со второй половины XX в. эволюционное моделирование становится более разнообразным и многоплановым: экологи и этологи нащупывают подходы к формулированию общих принципов управления эволюционно-историческим развитием экосистем и биоценозов, к объяснению поведения индивидуумов в популяциях и формированию социально-иерархических структур с использованием математической теории игр;

5) широкое внедрение микрочипов и технологий для анализа продуктов транскрипции в клетках привело в последнее десятилетие к развитию новых статистических методов (Ефимов, Катохин, 2009), а также теории построения генетических сетей (Лихошвай и др., 2003).

При этом надо подчеркнуть, что хотя математическое моделирование играет ключевую роль во всех направлениях развития современного биологического познания, только сравнительно небольшая часть биологов вносит вклад в развитие собственно математических моделей и методов моделирования или хотя бы имеет представление о масштабах современных биоматематических исследований.

Далее мы обсудим математические модели и их вклад в развитие трех важнейших областей эволюционной теории, соответствующих основным элементам дарвиновской аргументации: 1) модели, характеризующие генетическую изменчивость внутри популяций; 2) модели, объясняющие изменение популяции во времени и пространстве и образование новых видов; 3) модели, анализирующие адаптивную эволюцию фенотипов конкретного вида.

Как работают эволюционные модели?

Кроме математических моделей есть и простые, условно назовем их «рукотворными». Например, модель двойной спирали молекулы ДНК Дж. Уотсона и Ф. Крика, которая заключает в себе конкретную гипотезу о химической структуре ДНК.

Моделью можно назвать любой формальный метод, который начинается с рассуждения «что если» и заканчивается выводами «тогда». Достаточно наглядной является широко известная модель взаимодействия двух популяций – хищника и жертвы, описываемая *уравнением Лотка–Вольтерра* (Lotka, 1925; Вольтерра, 1976, Родин, 1991). Численность популяции жертвы N_1 будет изменяться во времени (завися также от численности популяции хищника N_2) согласно уравнению:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2,$$

где r_1 – скорость размножения популяции жертвы, p_1 – коэффициент хищничества для жертвы (вероятность того, что при встрече с хищником жертва будет съедена). Прирост популяции хищника описывается уравнением:

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - d_2 N_2,$$

где d_2 – смертность хищника, p_2 – коэфициент хищничества (некая величина, указывающая на выгоду, полученную хищником при поедании жертвы).

Решением данной системы являются гармонические колебания, в частных случаях – с затухающей или увеличивающейся амплитудой. Динамика численности хищника и жертвы, описываемая данной моделью, не является структурно устойчивой, т. е. малое изменение параметров модели (например учитывающее ограниченность ресурсов) может привести к качественному изменению поведения и даже вырождению (Базыкин и др., 1980). Однако простота и наглядность положенных в основу этой модели предположений и правдоподобность результатов сделали ее столь популярной.

Такие модели позволяют проникнуть в суть высказываемой гипотезы путем визуализации ее основного смысла. Однако часто бывает так, что если гипотеза подтверждается эмпирическими данными, то она попадает в разряд занятных научно-исторических артефактов, хотя базисные предположения могут быть и неверны. Так, согласно законам математической логики (Клини, 1973), из двух ложных предположений можно вывести истину, например: камень съедобен; камень есть хлеб; следовательно, хлеб съедобен (Ортега-и-Гасет, 1991). Так, в вышеприведенной модели «хищник–жертва» циклические колебания численностей некоторых популяций могут быть предопределены, например, сменой времен года или распространением пандемий и не иметь ничего общего с математически описанным выше взаимоотношением хищника с жертвой. Кроме того, отметим, что при моделировании некоторого феномена правильно было бы говорить об описании моделью его поведения, а не о вскрытии сущности *per se* исследуемого явления. Так, открытие законов всемирного тяготения И. Ньютоном ровным счетом ничего не дает для объяснения феномена гравитации: «Причину же этих свойств силы тяжести я до сих пор не мог вывести из явлений, гипотез же я не измышляю… Довольно того, что тяготение на самом деле существует и действует согласно изложенным нами законам и вполне достаточно для объяснения всех движений небесных тел и моря» (цит. по: Клайн, 1988).

Скептики могут сказать, что модели в эволюционной биологии часто являются гипотезами, которые не могут быть непосредственно проверены экспериментально, во-первых, из-за временных ограничений, накладываемых на них, во-вторых, из-за недостаточного соответствия теоретических моделей реальности, в-третьих, многие эволюционные модели являются «ложными» в важных отношениях, прежде всего потому, что типичная модель намеренно упрощает некоторые сложные аспекты объекта исследования. На самом деле гносеологический вопрос заключается в том, действительно ли мир устроен так, как предполагает модель, и может ли он быть лучше понят при его упрощении и игнорировании большинства параметров определенного процесса за исключением нескольких потенциально существенных? Для установления общих принципов, которые далее могут быть применены к реальности во всей ее многосложности, эволюционные модели обычно имеют дело с небольшим числом переменных (например, z зависит только от x и y), где z действительно зависит от сотен переменных. Можно назвать два крайних подхода при моделировании, хотя часто для решения практических задач авторы выбирают некоторую их комбинацию. Первый подход заключается в определении одного–двух важных параметров системы, при этом постулируется, что остальные параметры либо являются константными, либо изменяющимися заведомо медленнее основного параметра – так называемые квазистационарные системы (Ратнер, Шамин, 1980; Дейнеко и др., 2003). При этом модель получается очень наглядной и простой для численного решения и анализа. Очевидно, что данный подход жестко ограничен исходной ситуацией, и при ее изменении модель перестает работать. Противоположная крайность – описание поведения и реального взаимодействия между собой каждого отдельного элемента системы и последующий вывод на этой основе интегральных законов для всей совокупности (Kimura, Ohta, 1974). Отметим, что этот подход, являясь единственным для достаточно широкого круга явлений, чрезвычайно трудоемок для численного решения. Данный подход первоначально был применен для численного моделирования протекания ядерного взрыва в 1960-х гг., до того как были созданы адекватные интегральные математические модели.

Показательным примером зависимости результатов моделирования от исходных предположений, заложенных в основание модели,

может служить задача построения филогенетических деревьев. Актуальность этой задачи подтверждается большим объемом вновь секвенированных ДНК-последовательностей и широким выбором компьютерных программ для построения филогенетических деревьев, их визуализации и анализа (Omland *et al*., 2008).

Построение филогенетических деревьев начинается с создания матрицы расстояний между изучаемыми объектами, которая отражает количество различий между нуклеотидными или белковыми последовательностями. При этом полученная матрица может удовлетворять или не удовлетворять условию аддитивности, т. е. условию равенства суммы расстояний от А до В и от В к С к расстоянию, вычисленному непосредственно от А до С. В том случае, если матрица расстояний не аддитивна (а таких случаев большинство), построение филогенетического дерева может быть неоднозначным и зависит от конкретного метода построения, что является отдельной областью исследований (Fitch, Margoliash, 1967; Atlas …, 1972; Fitch, Farris, 1974; Waterman *et al*., 1977). Однако главной проблемой при построении филогенетических деревьев являются предварительный анализ предполагаемых свойств и характеристик изучаемых последовательностей и априорный выбор соответствующего метода подсчета расстояния. Очевидно, что количество и характер нуклеотидных замен в межгенной части генома будут отличны от замен в кодирующих частях, которые в свою очередь будут отличаться в интронах и экзонах, а последние будут подразделяться на синонимичные и несинонимичные замены, очевидно, с различными частотами.

Таким образом, эволюционные расстояния, вычисленные по различным частям генома, не будут одинаковыми, хотя задача филогении состоит в определении некоторого конкретного момента расхождения видов. Поэтому дерево, построенное «вслепую», в отрыве от физической сущности рассматриваемых данных, можно считать наименее надежным, а обобщать или переносить результаты такого анализа на другие виды было бы и вовсе некорректно. В качестве примера рассмотрим хорошо изученные филогенетические деревья семейств глобинов (Goodman *et al*., 1971). Скорости фиксации замен в функциональных центрах на порядок величин ниже, чем во внецентровых участках, при этом большинство составляют замены, не меняющие полярность или размер соответствующей аминокислоты (Ратнер, Кананян, 1975). Следовательно, игнорирование факта почти синонимических замен в функциональных центрах глобинов может привести к искажению филогенетических взаимоотношений.

Большое значение при оценке временных характеристик филогенетических деревьев имеет «эффективный размер» популяции рассматриваемого вида. Эта характеристика отвечает численности скрещивающихся между собой особей, т. е. численности популяций, передающих свою генетическую информацию следующему поколению. В больших популяциях отдельные локусы ДНК могут начать дивергировать задолго до момента нового видообразования, тем самым увеличивая вариацию времени дивергенции, подсчитанной для различных локусов ДНК. Так, например, могут сформироваться два типа аллелей A_1 и A_2 (либо комбинации аллелей $A_1B_1C_1$ и $A_2B_2C_2$), практически равных между собой по жизнеспособности, но лучших по сравнению с другими аллелями, например с A_3 ($A_3B_3C_3$), следовательно, они станут доминирующими в популяции. При этом фактическое расхождение видов может быть обусловлено совсем иными причинами и произойти намного позже (Takahata *et al*., 1995).

Большие популяции несут большее генетическое разнообразие, поэтому в них с большей вероятностью могут образоваться новые подвиды. Это ожидание противоречит малому эффективному размеру популяции в момент видообразования. Так, например, время расхождения человека и неадертальца по разным геологическим оценкам составляет от 360 до 600 тыс. лет. Если предположить, что последний общий предок человека и неандертальца жил около 400 тыс. лет назад, то эффективный размер популяции тогда состоял всего из 3 тыс. особей (Green *et al.*, 2006). Верхняя граница в 600 тыс. лет дает еще меньшую оценку – менее 1 тыс. особей. Еще раз отметим, что это число показывает эффективный размер популяции. Реальный же ее размер с учетом возрастного распределения, смертности и т. п. может быть на 1–2 порядка величин выше. При этом общее население Земли, конечно же, не ограничива-

лось 300 тыс. особями: могли быть и другие «кланы» человеко-неандертальцев, которые в ходе эволюции были вытеснены более успешными сородичами.

Вышеприведенные примеры показывают, что имеется большое число факторов, которые могут влиять на вид филогенетических деревьев. Специфические особенности нуклеотидных последовательностей генетического локуса, на основе которого строится дендрограмма, могут кардинальным образом влиять не только на длину ребер дерева, но и на его топологию. Все это приводит к тому, что невозможно указать единственно правильный универсальный рецепт или план действий для всех случаев. Существуют лишь единичные примеры, когда примененный исследователями тот или иной подход можно было экстраполировать на другие задачи. Более того, параметры, которые исследователь выбрал при моделировании как существенные, могут на самом деле не быть таковыми, или же могут иметь место неучтенные, дополнительные эффекты, которые в определенной ситуации становятся определяющими, например моменты глобальных геномных перестроек.

Несмотря на всю сложность задачи моделирования эволюционных процессов, очевидно, что любая, даже очень достоверная модель может быть успешной только в узком смысле или только для частных упрощенных случаев. При этом само моделирование должно начинаться именно с определения ситуации, для исследования которой модель будет предназначена.

Одной из наиболее известных, наглядных и простых моделей эволюционной генетики является модель Харди–Вайнберга, в которой игнорируются все признаки организма, за исключением одного абстрактного, определяемого двумя типами аллелей некоторого гена в диплоидном локусе. Популяция предполагается бесконечно большой, для которой характерен случайный тип скрещиваний и на которую не действует естественный отбор. Один из аллей (частота встречаемости которого p) обозначается как A, а другой как a (частота которого $q = 1 - p$). Логика рассуждений такова: если индивиды скрещиваются случайно, независимо от своего генотипа, то разные диплоидные генотипы потомков будут образовываться в том же отношении, что и у родителей: с частотой p^2 будут встречаться гомозиготы AA, с частотой $2pq$ – гетерозиготы Aa, и q^2 – гомозиготы aa, что следует из простого математического правила:

$$1 = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2,$$

т. е. частоты аллелей будут оставаться неизменными – p и q – из поколения в поколение. Таким образом, соотношение распределения разных генотипов будет воспроизводить само себя каждое следующее поколение. Это может казаться очевидным и банальным для многих читателей, но во времена Харди–Вайнберга некоторыми генетиками были опубликованы альтернативные запутанные теории.

Будучи фундаментальным для популяционной генетики, закон Харди–Вайнберга основан на простейших допущениях, описывающих идеальную популяцию. Однако реальные организмы содержат десятки тысяч генетических локусов, а не два; реальные популяции никогда не являются бесконечными по численности; индивиды скрещиваются не случайным образом; сегрегация аллелей во время образования гамет не всегда бывает правильной; нельзя полностью исключить действие отбора (если не на сам локус A, то на сцепленные с ним локусы) и т. д. Однако постулируемые упрощения фокусируют наше внимание на фундаментальном вопросе; на практике неучитываемые факторы часто оказывают незначительное влияние, и ими можно пренебречь.

Вскрытие генетического полиморфизма в реальных популяциях и изучение микроэволюционного процесса, происходящего в них, показали, что в общем случае не наблюдается точного соответствия характеристик популяций (частоты аллелей, частоты генотипов и т. п.) с законом Харди–Вайнберга. Поэтому были разработаны некоторые подходы к оценке величины такого несоответствия (Никоро и др., 1980). Так, обобщенный закон Харди–Вайнберга дает соотношение аллелей: $p(1 - \gamma q) : 2\gamma pq : q(1 - \gamma p)$, где γ – параметр неравновесности популяции, означающий превалирование одних аллелей над другими, например, вследствие инбридинга. При $\gamma = 1$ (скрещивание происходит абсолютно случайно) получаем классическое соотношение генотипов $1AA : 2Aa : 1aa$.

Эволюционные модели часто являются единственным средством описания и изучения процессов, которые слишком медленны, глобаль-

ны, абстрактны и которые происходили в очень далеком прошлом. Отметим, что это касается не только эволюционной биологии, но и таких наук, как палеонтология и астрономия. Даже простая модель Харди–Вайнберга позволяет нам увидеть суть вещей, которая оставалась бы скрытой для исследователя при других обстоятельствах. Например, при допущении, что аллель *A* является доминантным, эта модель позволяет нам оценить число гомозиготных и гетерозиготных особей в популяции, даже если *AA*- и *Aa*-индивиды фенотипически неразличимы.

Модели изменчивости признаков

Э. Майер утверждал, что дарвинизм сделал «популяционное мышление» центральным не только для биологии, но и для всего современного естествознания (Mayr, 1982). Если вид состоит из особей с индивидуальной изменчивостью и является некоторой изменчивой сущностью, значит, описание некоего вида – это описание его изменчивости. Каким образом это можно сделать? Детальное перечисление всех индивидов и их характеристик будет обладать исчерпывающей полнотой, но не будет удобным для исследования. Ф. Гальтон и другие ранние исследователи в области биометрии понимали, что распределение многих количественных признаков приблизительно отвечает нормальному распределению, и во многих случаях они могут быть охарактеризованы двумя статистическими показателями: средней арифметической, которая описывает центр распределения, и дисперсией, которая показывает характер распределения индивидуальных значений признака вокруг центра. С помощью этих двух статистических характеристик изменчивости мы можем решить ряд задач, разрешение которых было бы затруднено или вообще невозможно при других обстоятельствах. Например, мы можем легко сравнить две популяции по среднему значению и дисперсии какого-либо численного признака (Bulmer, 2003).

Подобным образом можно анализировать связи между различными признаками. В своих трудах Ч. Дарвин часто использовал слово «корреляция» при рассмотрении ситуаций, когда экстремальные отклонения от нормы одного признака имели тенденцию совпадать с экстремальными отклонениями других признаков. В биометрии были разработаны различные количественные методы, которые использовались не только для оценки корреляций между признаками в популяции в целом, но и также для оценки сходства индивидумов в подгруппах, например между родственниками. «Регрессионный» коэффициент статистики получил свое название благодаря тому, что он первоначально применялся в ситуациях, при которых наблюдалась тенденция у родителей с крайними значениями некоторых признаков производить потомство с менее отклоняющимися значениями этих признаков; коэффициент регрессии определял степень, с которой фенотипы потомков «регрессировали (или возвращались)» к популяционной средней (Falconer, Mackay, 1996).

Сходство родителей и потомков является центральной идеей дарвиновского естественного отбора. Но возникает вопрос, почему «смешивание наследственности» – представление Ч. Дарвина и большинства его современников в «доменделевскую эпоху» – не приводит к быстрой элиминации изменчивости при все время «усредняющихся» скрещиваниях. Такая потеря изменчивости могла бы положить конец адаптивной эволюции, так как не может осуществляться процесс эффективной селекции среди идентичных индивидов. Р. Фишер, Дж. Холдейн и С. Райт показали, что менделевские законы наследственности прогнозируют наблюдаемое сходство родитель–потомок (включая регрессию к средней), но без прогрессирующей утраты изменчивости в череде поколений. Их модели менделевского наследования, усложненные увеличением числа рассматриваемых генов и учетом влияния окружающей среды, дали начало количественной генетике. Так, например, концепция наследуемости непосредственно связывает генетические и средовые воздействия со степенью сходства между родителями и потомками по некоторому признаку. Этот подход к моделированию изменчивости оказался весьма продуктивным. Он положен в основу всех сельскохозяйственных программ скрещиваний, применяется к теоретическим проблемам развития, половой дифференциации, в экологической оценке емкости ниш, к видообразованию и многим другим биологическим проблемам.

Модели количественной генетики работают с огромным массивом данных по отдельным признакам и компонентам изменчивости внешней среды путем слияния еще большего числа индивидуальных малых эффектов в некоторые интегральные показатели, характерные для биологии. Такие классические модели предполагают, что фенотипическая изменчивость в популяции должна отражать баланс между силами, которые, с одной стороны, повышают и, с другой, снижают ее уровень. С. Райт был одним из первых, кто продемонстрировал, что случайная изменчивость частот аллелей в ограниченных популяциях может приводить к снижению генетического разнообразия. Модели такого процесса, получившего название «генетический дрейф», показали, что скорость потерь обратно пропорциональна размеру популяции (N), а модели, включающие мутирование (μ), выявили, что уровень стандартной изменчивости пропорционален произведению $N\mu$. В случае, когда это произведение намного больше 1, будет наблюдаться высокий уровень изменчивости, а когда меньше 1 – то уровень изменчивости будет незначительный. Другими словами, если будет возникать более чем одна новая мутация на поколение, то генетический локус будет вариабельным, несмотря на ограниченный размер популяции.

Позже генетический дрейф был хорошо изучен популяционными генетиками, когда Дж. Кингман и другие осознали, что современный генетический материал располагается на терминальных точках ветвей генеалогического дерева, которое, в свою очередь, берет начало от единственной предковой копии (Kingman, 2000). Существуют простые связи между размером популяции и предполагаемой глубиной точек ветвления в «генном дереве», в котором мутации являются случайными маркерами его ветвей. Классические представления о мутационном процессе и дрейфе легко получают новое звучание в этой генеалогической модели, которая была использована для разрешения таких вопросов, как рекомбинация, селекция в различных видах субструктурированных популяций (Hudson, 1990).

Эти простые взаимоотношения, полученные при моделировании процессов в популяциях, могут показаться интуитивно понятными, однако, априорно догадаться о них было сложно. Финальная интегральная теория революционизировала анализ генетической изменчивости внутри популяций, трансформируя и проясняя предмет, который до этого представлялся сверхсложным для понимания. В последнее время данные теории приобретают большое значение как ключевые понятия для анализа межпопуляционной и межвидовой изменчивости последовательностей ДНК.

Модели эволюции

Простейшие модели естественного отбора непосредственно следуют из расширений закона Харди–Вайнберга. Вместо предположения о равной вероятности выживания и репродукции индивидов всех трех генотипов (*AA*, *Aa* и *aa*) мы приписываем им различную жизнеспособность, выражаемую числами, пропорциональными их среднему вкладу в следующее поколение. Используя эти допущения, легко получить формулу, которая дает частоту гена в следующем поколении как функцию частоты гена в предыдущем поколении. Эта связь может быть представлена многими различными способами в зависимости от их трактовки процесса селекции. Например, С. Райтом было показано, что изменение частоты аллеля (Δp) подчиняется уравнению:

$$\Delta p = \frac{pq}{\bar{W}} \frac{\partial \bar{W}}{\partial p}.$$

Здесь $\bar{W}$ – средняя жизнеспособность всех индивидуумов в популяции и $\partial \bar{W} / \partial p$ – производная средней жизнеспособности по p. Частота аллеля возрастает ($\Delta p > 0$), если он приводит к увеличению средней жизнеспособности. Это можно выразить метафорой об эволюции как процессе, максимизирующем жизнеспособность, как неком «восхождении на гору в адаптивном ландшафте».

Даже в своих простейших формах эти базовые селекционные модели дают неожиданные и важные результаты. Например, отбор против вредных рецессивных аллелей оказывается безрезультатным, потому как большинство из них, становясь редкими, встречаются исключительно в гетерозиготах, в которых они имеют жизнеспособность, сравнимую с доминантным аллелем. Таким образом, рецессивные «вредные

аллели» могут сохраняться с поразительно высокими частотами в аутбредных популяциях. Подобные модели могут быть использованы при анализе почти любой биологической ситуации, которая может быть представлена в виде количественных отношений между генотипами, фенотипами и жизнеспособностью.

Влияние отбора также может быть легко добавлено к моделям непрерывной количественной изменчивости при определении изменения среднего значения фенотипа как функции силы отбора и наследуемости признака. Эти количественные генетические модели также могут хорошо предсказывать скорость эволюции, что, в частности, используется в экспериментах с сельскохозяйственно значимыми культурами.

Р. Фишер предположил, что жизнеспособность сама по себе является количественным признаком, находящимся под действием отбора, и скорость ее эволюции пропорциональна имеющемуся разнообразию жизнеспособности (Fisher, 1930). Так как отбор стремится увеличить частоты благоприятных по жизнеспособности аллелей, то вариабельность по жизнеспособности должна снижаться по мере того как частота благоприятных аллелей возрастает, тем самым вытесняя менее благоприятные аллели, и как результат происходит замедление эволюционного процесса. Признаки, тесно сцепленные с жизнеспособностью, также будут иметь сравнительно низкие уровни наследственной изменчивости. Однако почему же тогда сохраняются такие высокие различия в жизнеспособности? Являются ли мутации главным их источником? Возможно, что окружающая среда постоянно изменяется и тем самым изменяется сравнительная жизнеспособность общих и редких аллелей? Эти вопросы нашли отражение в развитии многих современных направлений эволюционных исследований.

Селективно нейтральные мутации под действием генетического дрейфа могут иметь достаточно высокие частоты, замещая все другие аллели в ограниченных популяциях. Интересно, что скорость их фиксации может быть даже равна скорости, с которой они возникают. М. Кимура предложил, что основная эволюция на молекулярном уровне может быть именно такого типа. «Почти нейтральные» мутации (т. е. те, которые понижают жизнеспособность не более чем на обратную величину к размеру популяции – 1/N) могут также фиксироваться, хотя и с меньшей скоростью. Таким образом, будет ли мутация эффективно нейтральной, почти нейтральной или подвержена отбору – будет зависеть от размера популяции (Kimura, 1969; Crow, Kimura, 1970; Колчанов, Шиндялов. 1991; Crow, 2008). Как предполагается, малые популяции фиксируют многие мутации с незначительно вредным эффектом, при этом потенциально деградируя. Вредные мутации могут также создавать заметный «генетический груз» в больших популяциях, хотя каждая в отдельности мутация не достигает высокой концентрации.

Модели, описанные выше, рассматривают виды как популяции индивидов с общим «генетическим пулом». Разделение тесно связанного генетического пула, например, при образовании барьеров, затрудняющих миграцию между частями видового ареала, может приводить к обособлению популяций и даже образованию новых видов. Анализ миграции между частично изолированными популяциями показал, что даже единственный мигрант на поколение достаточен для поддержания частот аллелей в субпопуляциях одинаковыми и, таким образом, препятствовать фенотипической и экологической дивергенции, даже при наличии жесткого отбора. Поэтому теоретические исследования процессов видообразования подразумевают почти полную репродуктивную изоляцию в начале процесса видообразования.

Эволюционные связи видов и высших таксонов реализуются через историю видообразования. Мы же видим эту историю ретроспективно, рассматривая ее сквозь анализ последовательностей ДНК современных организмов. Мощные компьютерные программные пакеты, основанные на сложных моделях эволюции последовательностей ДНК, используются для воссоздания всевозможных сценариев истории видообразования и поиска данных, наиболее полно объясняющих современную картину. Реалистичность и сложность сегодняшних эволюционных моделей намного превосходят первые модели времен Дарвина, однако объем накопленных данных и имеющиеся вычислительные ресурсы пока не позволяют говорить о возможности полного описания всего существующего биоразнооообразия.

Модели адаптации

Ч. Дарвин в своих работах уделял много времени размышлениям об эволюции адаптаций. Главная цель его труда «Происхождение видов …» состояла в том, чтобы показать, что естественный отбор сравнительно «благоприятных» вариантов может привести ко всем наблюдаемым в природе адаптациям. Это утверждение было воспринято лишь небольшим числом современников Ч. Дарвина и подвергалось серьезной критике, отчасти от того, что существенный элемент его теории – наследственная изменчивость – оставался так слабо разработан, что не мог быть смоделирован математически. Это, по-видимому, служит объяснением, почему две трети XX в. были посвящены изучению общих вопросов о ходе эволюции, а вопросам, которые были подняты Ч. Дарвином, уделялось гораздо меньшее внимание.

Только в последней трети прошедшего века, когда на основные вопросы были даны ясные ответы, начался бум эволюционно-экологических исследований, которые имплицитно допускали (как это делал Ч. Дарвин), что если признак отбирается в определенном направлении, то он и эволюционирует в этом направлении (Smith, 1974; Bulmer, 1994). Признаки, изучаемые таким образом, являются типичными «компромиссными признаками», т. е. «хорошие» признаки в конечном итоге могут заместить «лучшие». Например, птицы могут нести больше яиц в стремлении вывести больше птенцов, но такая стратегия может истощить их и тем самым отрицательно сказаться на собственной жизнеспособности. Поэтому максимизация только количества яиц в кладке не приведет в эволюционном плане к лучшему результату. С целью найти «оптимальный» размер кладки (которая бы максимизировала жизнеспособность родителей и потомства) при данном наборе состояний были разработаны модели, описывающие выживание взрослых особей в зависимости от числа яиц. Генетические знания придают сущность этим моделям, однако практический анализ строится в основном на изучении фенотипов.

Гены фигурируют более явно в моделях эволюции полового поведения, половых различий, взаимодействий между родственниками, совокупная жизнеспособность которых может зависеть от взаимного репродуктивного успеха (Charnov, 1982; Hamilton, 1996). В этих моделях ход эволюции не может быть предсказан путем максимизации средней популяционной жизнеспособности, так как игроки «предпочитают» различные цели, и непримиримые «генетические конфликты интересов» возникают между индивидуумами и даже между генами внутри геномов (Frank, 1998).

Прямой конфликт за ресурсы может привести к частотно-зависимым результатам. Например, индивидуумы, которые обостряют конфликты до высшей степени опасности и агрессии (условно назовем их «ястребами»), могут иметь успех, когда большинство их противников – миролюбивые «голуби»; однако же они будут гибнуть, если большинство их противников будут также «ястребами». Для изучения таких ситуаций была развита эволюционная теория игр (Smith, 1982). Она показывает, что зачастую не существует оптимальной стратегии, которой индивиды должны придерживаться безотносительно к поведению других членов группы; существует «типичная эволюционно стабильная стратегия», которая является лучшей в том смысле, что она не может быть вытеснена другими стратегиями, если большинство будет придерживается ее.

77 лет назад Дж. Холдейн в своей книге «The Causes of Evolution» (Haldane, 1932) писал, что проникновение математики в биологию только начинается, и если история науки не есть адекватный путеводитель, то оно продолжится, и эти исследования в совокупности будут представлять начало новой ветви прикладной (био-) математики (биоинформатики). Эта мысль является примером прекрасного предвиденья как для его, так и для нашего времени.

Математическая модель может быть стройной и безупречной, однако наложение модели на реальный физический мир с неизбежностью корректирует, если не рушит ее. Достаточно вспомнить ньютоновские законы физики, не работающие на уровнях микро- и макромира. Но, тем не менее, на основе ньютоновских законов человечество получило возможность запускать космические аппараты на околоземную орбиту и к далеким планетам. Теория электромагнитного поля Максвелла позволила

нам пользоваться радио, телевидением и мобильными телефонами, а модели квантовой физики – создать атомную и водородную бомбы, построить атомные электростанции. Возможно, что и математические модели эволюционных процессов позволят человечеству направить их для своего блага и процветания.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» № 23.30 и грантом РФФИ № 09-04-00872-а.

Литература

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Изд-во ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.

Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Буриев Т.И. Динамика системы хищник–жертва с учетом насыщения и конкуренции. Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пущино, 1980. С. 6–33.

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. Пер. с фр. / Под ред. Ю.М. Свирежева. М.: Наука, 1976.

Дарвин Ч. О происхождении видов путем естественного отбора или сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. М.; Л.: АН СССР, 1939. 350 с.

Дейнеко И.В., Кель А.Э., Кель-Маргулис О.В. и др. Моделирование динамики генных сетей, регулирующих клеточный цикл в клетках млекопитающих // Генетика. 2003. Т. 39. № 9. С. 1285–1292.

Ефимов В.М., Катохин А.В. Применение неметрического многомерного шкалирования для мультиплатформенной обработки микрочиповых экспрессионных данных // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 1. С. 102–108.

Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 183 с.

Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высш. шк., 1996. 320 с.

Кель А.Э., Колчанов Н.А., Соловьев В.В. Математическое моделирование в молекулярной биологии и генетике. Теория мутационного процесса: делеции и дупликации. Новосибирск: НГУ, 1989. 86 с.

Клайн М. Математика. Поиск истины. М.: Мир, 1988. 295 с.

Клини С. Математическая логика. М.: Мир, 1973. 480 с.

Колчанов Н.А., Шиндялов И.Н. Теоретическое исследование эволюции регуляторных контуров при различных типах отбора // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 268–280.

Лихошвай В.А., Матушкин Ю.Г., Фадеев С.И. Задачи теории функционирования генных сетей // Сиб. журн. индустр. математики. 2003. Т. 6. № 2. С. 64–80.

Математические модели эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. 160 с.

Никоро З.С., Журкевич Н.М., Фомичева И.И. Применение формулы Гарди–Вейнберга при анализе генетического полиморфизма // Математические модели эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. С. 127–141.

Ортега-и-Гассет Х. Что такое философия? М.; Новосибирск: Наука, 1991. 404 с.

Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика. Новосибирск: Наука, 1977. 126 с.

Ратнер В.А., Кананян Г.Х. Построение филогенетических древ для функциональных центров глобинов // Исследования по математической генетике / Ред. В.А. Ратнер. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1975. С. 125–168.

Ратнер В.А., Шамин В.В. Сайзеры: моделирование фундаментальных особенностей молекулярно-биологической организации // Математические модели эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. С. 66–91.

Рогозин И.Б., Вульф Ю.И., Бабенко В.Н., Кунин Е.В. Эволюция геномов эукариот и принцип максимальной парсимонии // Информ. вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 2. С. 141–152.

Родин С.Н. Идея коэволюции. Новосибирск: Наука, 1991. 268 с.

Свирежев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. М.: Наука, 1982. 512 с.

Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей. М.: Госстатиздат, 1958. 268 с.

Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus cbrilus* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. 2007. Т. 43. № 2. С. 227–239.

Atlas of Protein Sequence and Structure // National Biomedical Research Foundation / Ed. M.O. Dayhoff. 1972. V. 5 (Supplement 3).

Bulmer M. Theoretical Evolutionary Ecology. Sunderland, Mass., 1994.

Bulmer M. Francis Galton: Pioneer of Heredity and Biometry. Johns Hopkins Univ. Press, 2003.

Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. Analysis of human evolution under random genetic drift. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1964. V. 29. P. 9–20.

Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. Phylogenetic

analysis: Models and estimation procedures // Evolution. 1967. V. 32. P. 550–570.
Charnov E.L. The Theory of Sex Allocation. Princeton, 1982.
Crow J. F. Mid-Century controversies in population genetics // Ann. Rev. of Genetics. 2008. V. 42. P. 1–18.
Crow J.F., Kimura M. An Introduction to Population Genetics Theory. N.Y., 1970.
Falconer D.S., Mackay T.F.C. Introduction to Quantitative Genetics. 4th ed. Essex, England, 1996.
Felsenstein J. Statistical inference of phylogenies (with discussion) // J. Roy. Stat. Soc. A. 1983. V. 146. P. 246–272.
Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford, 1930.
Fitch W.M., Farris J.S. Evolutionary trees with minimum nucleotide replacement from amino acid sequence // J. Mol. Evol. 1974. V. 3. P. 263–278.
Fitch W.M., Margoliash E. Construction of phylogenetic trees // Science. 1967. V. 155. P. 279–284.
Frank S.A. Foundations of Social Evolution. Princeton, 1998.
Gillespie J.H. A Concise Guide to Population Genetics. Baltimore, 1998.
Goodman M., Barnabas J., Matsuda G., Moore G.W. Molecular evolution in the descent of man // Nature. 1971. V. 233. P. 604–613.
Green R.E., Krause J., Ptak S.E. *et al*. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA // Nature. 2006. V. 444. P. 330–336.
Haldane J.B.S. The Causes of Evolution. N.Y., 1932.
Hamilton W.D. Narrow Roads of Gene Land. Oxford, 1996.
Harvey P.H., Pagel M. The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford, 1991.
Hinnig W. Phylogenetic Systematics / Translated by Davis D.D., Zangerl. Urbana, 1966.
Hudson R.R. Gene Genealogies and the Coalescent Process // Oxford Surveys in Evolutionary Biology. 1990. V. 7. P. 1–44.
Hull D. Science as a Process. Chicago, 1988.
Kimura M. The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1969. V. 63. P. 1182–1188.
Kimura M., Ohta T. On some principles governing molecular evolution // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1974. V. 71. № 7. P. 2848–2852.
Kingman J.F.C. Origins of the coalescent: 1974–1982 // Genetics. 2000. V. 156. P. 1461–1463.
Kitching I.J., Forey P.L., Humphries J.C., Williams D.M. Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis. Oxford, Oxford Univ. Press, 1998.
Larget B., Simon D.L. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 750–759.
Lewis P.O. Phylogenetic systematics turns over a new leaf // Trends in Ecol. and Evol. 2001. V. 16. P. 30–37.
Lotka A.J. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.
Lutzoni F., Pagel M., Reeb V. Major fungal lineages derived from Lichen-symbiotic ancestors // Nature. 2001. V. 411. P. 937–940.
Mayr E. The Growth of Biological Thought. Cambridge, Mass., 1982.
Omland K.E., Cook L.G., Crisp M.D. Tree thinking for all biology: the problem with reading phylogenies as ladders of progress // BioEssays. 2008. V. 30. P. 854–867.
Pagel M. Detecting correlated evolution on phylogenies: A general method for the comparative analysis of discrete characters // Proc. Roy. Soc. (B). 1994. V. 255. P. 37–45.
Provine W.B. The Origins of Theoretical Population Genetics. Chicago, 1971.
Ridley M. Evolution and Classification: The Reformation of Cladism. Harlow, England, 1986.
Seger J., Adler F.R. Mathematical models // Encyclopedia of Evolution / Ed. M. Pagel. Oxford Univ. Press, 2002. V. 2. P. 684–688.
Smith M.J. Mathematical Ideas in Biology. Cambridge, 1968.
Smith M.J. Models in Ecology. Cambridge, 1974.
Smith M.J. Evolution and the Theory of Games. Cambridge, 1982.
Sokal R.R., Sneath P.H.A. Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco, 1963.
Swofford D.L., Olsen G.J., Waddell P.J., Hillis D.M. Phylogenetic Inference // Molecular Systematics. 2d ed. / Ed. D.M. Hillis, C. Moritz, B.K. Mable. Sunderland, Mass., 1996.
Takahata N., Satta Y., Klein J. Divergence time and population size in the lineage leading to modern humans // Theor. Popul. Biol. 1995. V. 48. P. 198–221.
Waterman M.S., Smith T.F., Singh M., Beyer W.A. Additive evolutionary trees // J. Mol. Biol. 1977. V. 64. P. 199–213.

MODELS IN EVOLUTIONARY BIOLOGY

N.N. Yurchenko, I.V. Deineko, I.K. Zakharov

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

Summary

The history of mathematical approaches to evolutionary biology is introduced. General concepts, goals and strategy of mathematical modeling in biology are discussed on the material ranging from original studies of the first biometricians, the contemporaries of Ch. Darwin, through mathematical formalization of microevolution (mutation, migration, isolation, genetic drift) to modern phylogeny reconstructions based on nucleotide sequencing data.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КАК ОСНОВА ИНТЕГРАЦИИ НАУК О ЖИЗНИ И ЧЕЛОВЕКЕ

Н.К. Янковский, С.А. Боринская

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия, e-mail: yankovsky@vigg.ru

В последние десятилетия развитие технологий секвенирования и компьютерного анализа нуклеотидных последовательностей привели к накоплению огромного массива данных о структуре генов и геномов различных организмов – от вирусов и бактерий до млекопитающих. Анализ древней ДНК различных видов организмов позволяет исследовать былые биоты, предоставляя факты для опровержения или подтверждения гипотез, выдвинутых на основе данных археологии, палеонтологии, палеоэкологии и других наук. Сравнительные исследования полных геномов и их отдельных участков внесли вклад в решение задач как естественнонаучных, так и гуманитарных дисциплин. Полученные новые данные применяются в систематике и таксономии, изучении закономерностей эволюции и видообразования, происхождения жизни и человека. Особый интерес не только специалистов, но и широкой публики вызывает развитие молекулярной антропологии и эволюционной генетики человека, которые внесли большой вклад в исследование процессов антропогенеза, в реконструкцию истории расселения человека по Земле и формирования популяций, представляющих разные этнические группы, в исследование закономерностей распространения языков, культурных и технологических инноваций, в том числе появления и распространения земледелия и скотоводства. Перспективным направлением исследования возникновения и распространения элементов материальной и духовной культуры являются формирование и сравнительный анализ электронных баз данных, характеризующих генетическую структуру древнего и современного населения, а также содержащих описание хозяйственно-культурных традиций различных обществ.

Ключевые слова: генетика, ДНК, геномы, генофонды, популяции, реконструкция эволюции.

Накопление огромного массива данных о структуре генов и геномов различных организмов, от вирусов и бактерий до млекопитающих, связано с развитием в последние десятилетия технологий секвенирования и компьютерного анализа нуклеотидных последовательностей. Сравнительные исследования полных геномов и их отдельных участков внесли вклад в решение задач как естественнонаучных, так и гуманитарных дисциплин. Полученные новые данные применяются в систематике и таксономии, изучении закономерностей эволюции и видообразования, происхождения жизни и человека.

Примеры изменения классификации организмов в соответствии со сходством их нуклеотидных последовательностей многочисленны. К наиболее существенным относятся разделение прокариот на группы эубактерий (Eubacteria) и архебактерий (Archaebacteria, Archaea) (Woese, Fox, 1977) и пересмотр классификации первичноротых с выделением клады Ecdysozoa («линяющие», включает круглых и головохоботных червей, членистоногих, онихофор, тихоходок) и Lophotrochozoa («спиральные» – плоские и кольчатые черви, моллюски, брахиоподы, немертины) (Aguinaldo *et al*., 1997; Philippe *et al*., 2005; Рогозин и др., 2005; Dunn *et al*., 2008).

Сравнительный анализ полных геномов архей, бактерий и эукариот дал эмпирическую основу для реконструкции ранних этапов развития живого. Так, в серии исследований группы Е. Кунина (National Center for Biotechnology Information, Bethesda, USA) на основе сравнительного анализа геномов с привлечением экспериментальных исследований возможности зарождения жизни в гидротермальных условиях предложена модель возможного происхождения клеточных форм жизни и рассмотрена после-

довательность появления ключевых ферментативных систем. Предполагается, что общий предок ныне существующих клеточных форм жизни (LUCA, last universal common ancestral) не имел биогенных мембран, характеризовался системой трансляции, сходной с современными, но не имел двунитевой ДНК как основы воспроизведения генома в поколениях, обладая вместо этого репликативной системой, основанной на РНК. Предполагается, что ферментативные системы, обеспечивающие репликацию двунитевой ДНК и, следовательно, способность использовать ДНК как основную молекулу для хранения информации, эволюционировали раздельно у архебактерий и эубактерий, хотя некоторые компоненты системы синтеза ДНК, такие, как ферменты биосинтеза предшественников ДНК (рибонуклеотидредуктаза и тимидилаткиназа) ДНК-лигаза и участвующая в синтезе ДНК АТФаза являются гомологичными у всех прокариот и могли присутствовать у LUCA (Koonin, Martin, 2005).

Выявление гомологии между компонентами АТФаз различных типов (в том числе АТФ-синтаз) – молекулярных машин, сопрягающих перенос ионов через мембрану с синтезом или гидролизом АТФ, позволило установить их родство с гексамерными хеликазами и предложить возможную схему их происхождения из мембранных белковых транслоказ, которые сами эволюционировали из РНК-транслоказ (Walker, 1998; Mulkidjanian *et al*., 2007; Enemark, Joshua-Tor, 2008).

В этих принципиальных для биологической картины мира открытиях анализ и сравнение нуклеотидных последовательностей различных организмов играли ключевую роль. Однако сравнительный анализ генов находит применение не только в реконструкции этапов биологической эволюции, но и в изучении истории человечества и в такой, казалось бы, далекой от биологии области, как эволюция культуры. Особый интерес как у специалистов, так и у широкой публики вызывает развитие молекулярной антропологии и эволюционной генетики человека, которые внесли большой вклад в исследование процессов антропогенеза, в реконструкцию истории расселения человека по Земле и формирования популяций, представляющих разные этнические группы, в исследование закономерностей распространения языков, культурных и технологических инноваций, в том числе появления и распространения земледелия и скотоводства.

В исследованиях генетического разнообразия человечества классические популяционно-генетические подходы (классические генетические маркеры и синтетические карты) дали ценную информацию о картине глобального разнообразия популяций человека и, в сопоставлении с данными лингвистики и археологии, привели к формулированию ряда концепций, относящихся к распространению языков и неолитической культуры (Cavalli-Sforza *et al*., 1988, 1994). Однако эти подходы не позволяли определить ни направление миграций, ни временную последовательность событий на основе генетических данных. Появившиеся позже подходы (такие, как метод медианных сетей), использующие преимущественно филогенетический анализ разнообразия гаплогрупп митохондриальной ДНК и Y-хромосомы, позволяют определять последовательность появления новых мутаций (Bandelt *et al*., 1995, 2009). В результате стало возможным определить даты и основные направления глобальных миграций при расселении человека по Земле, вклад различных предковых групп в генофонды современных популяций (Cavalli-Sforza, Feldman, 2003; McMahon, 2004; Underhill, Kivisild, 2007; Wang *et al*., 2007; Behar *et al*., 2008; Karafet *et al*., 2008; см. более подробно также статью Е.В. Балановской в этом номере журнала).

Исследование древней ДНК из останков человека позволяет не только уточнить происхождение древнего населения различных регионов, но и с большой вероятностью предположить наличие фенотипических характеристик, определение которых иными способами недоступно. К таким исследованиям относится определение нуклеотидной последовательности гена *MC1R* из останков неандертальцев, на основе которого было выдвинуто предположение о рыжей окраске волос (Lalueza-Fox *et al*., 2007), а также исследование гена лактазы, показавшее высокую распространенность непереносимости молока у ранненеолитического населения Европы (Burger *et al*., 2007), и ряд других работ, касающихся сравнения генетических характеристик древнего и современного населения (Zakharov *et*

al., 2004; Haak *et al*., 2005; Hedrick, Verrelli, 2006; Харьков и др., 2008; Федорова и др., 2008).

Исследование ДНК микроорганизмов из древних останков человека вносит вклад в палеоэпидемиологию (Iniguez *et al*., 2006; Drancourt *et al*., 2007; Hershkovitz *et al*., 2008).

Исследования геномов культурных растений и домашних животных и сравнение с родственными им дикими видами позволили уточнить время и регионы одомашнивания растений и животных, идентифицировать множественные эпизоды независимого одомашнивания животных крупного рогатого скота, свиней, овец, коз (Zeder, 2008) и растений (см обзор и ссылки (Vaughan *et al*., 2007)), например, два эпизода окультуривания ячменя (Morrell, Clegg, 2007) и независимое происхождение подвидов культурного риса *indica* и *japonica* (Sweeney, McCouch, 2007; Gao, Innan, 2008).

Генетические данные позволяют также установить не только источники, но и пути распространения одомашненных животных и растений. Так, показано, что тыква-горлянка и собака были одомашнены задолго до развития земледелия и принесены в Америку во время колонизации Нового Света палеоиндейцами (Leonard *et al*., 2002; Erickson *et al*., 2005). Распространение первоначально одомашненной в Восточном Средиземноморье свиньи в период между 5,5 тыс. и 3 тыс. лет до н. э. в Европе впоследствии сменилось тем, что позже одомашненные свиньи европейского происхождения вытеснили исходные линии даже на Ближнем Востоке (Larson *et al*., 2005; Zeder, 2008).

Анализ ДНК из археологических останков животных в сочетании с появляющимися новыми данными о соотношении генотип–фенотип позволяет реконструировать влияние одомашнивания на фенотипическое и генетическое разнообразие животных, например масти лошадей (Ludwig *et al*., 2009; Outram *et al*., 2009). При этом генетическое разнообразие локальных групп домашних животных отражает хозяйственно-культурные особенности населения соответствующих регионов. Так, разнообразие белка казеина коровьего молока особенно высоко в северо-западных регионах Европы, что объясняется интенсивным искусственным отбором пород скота там, где потребление молока было особенно высоко и важно для выживания. Максимум разнообразия по гену казеина у коров совпадает с максимумом частоты аллеля гена лактазы *LCT**-13910T в популяциях человека. Указанный аллель детерминирует продолжение экспрессии гена лактазы после окончания периода грудного вскармливания (снижение уровня экспрессии гена лактазы по окончании периода грудного вскармливания характерно для многих популяций человека и является предковым признаком), что позволяет взрослым употреблять в пищу молоко без негативных последствий для здоровья (Beja-Pereira *et al*., 2003). Интересно отметить, что развитие молочного животноводства привело к отбору в африканских и евразийских популяциях человека нескольких независимо возникших мутаций в регуляторном участке гена лактазы, обладающих сходным фенотипическим эффектом (персистенция лактазы у взрослых) (Tishkoff *et al*., 2007). Известны и другие примеры отражения в генетических характеристиках популяций человека особенностей традиционного питания (Боринская и др., 2009). При изменении образа жизни человека, например, при переходе от кочевого скотоводства к оседлому земледелию, адаптивная ценность аллелей может изменяться за относительно короткие промежутки времени, и это касается не только генов, вовлеченных в процессы пищеварения, но и генов, связанных с поведением (Chen *et al*., 1999; Eisenberg *et al*., 2008).

Сопоставление ареалов и частот распространения генетических линий (преимущественно используются гаплогруппы митохондриальной ДНК и Y-хромосомы), маркирующих миграции человека, с определенными археологическими данными позволяет выдвигать предположения о том, какие именно элементы материальной культуры были перенесены при расселении носителей этих гаплогрупп, маркирующих исторические и доисторические миграции. Так, установлено, что распространение в Греции, на Балканах и поселениях бассейна Дуная определенного типа неолитических статуэток и расписной керамики коррелирует с распространенностью характерной для населения Средиземноморья гаплогруппы Y-хромосомы J-M172, которая, как предполагается, могла распространиться в данной области в результате неолитических миграций из Анатолии и Леванта в Европу и/или в более поздний период через морские пути и

торговую активность в процессе греческой или финикийской экспансии (King, Underhill, 2002; Di Giacomo *et al*., 2004; King *et al*., 2008).

Генетические данные о расселении и контактах различных популяций привлекались к исследованию закономерностей распространения и взаимодействия языков. Это привело в последние два десятилетия к разработке ряда моделей, включающих географические, демографические и другие факторы, что оказалось весьма перспективным для дальнейшего изучения закономерностей передачи столь важного культурного признака, как язык (Cavalli-Sforza, 1997; Rosser *et al*., 2000; Examining …, 2002; Karafet *et al*., 2002; Diamond, Bellwood, 2003; McMahon, 2004). Сопоставление популяционно-генетических характеристик со структурой и особенностями культуры человеческих обществ позволило получить пока немногочисленные, но весьма интересные сведения о влиянии социокультурных характеристик общества, таких, как социальная иерархия, брачные системы и локальность брачного поселения, на степень геногеографической дифференциации вариантов митохондриальной ДНК и Y-хромосомы (Balaresque, Jobling, 2007). Привлечение генетических данных открывает новые возможности в исследовании закономерностей социальной эволюции, в том числе факторов, влияющих на вертикальную (от предков к потомкам) и горизонтальную (между контактирующими, но неродственными популяциями) передачу культурных признаков. Инструментами таких исследований могут являться формирование и сравнительный анализ электронных баз данных, характеризующих генетическую структуру современного и древнего населения (по гаплогруппам мтДНК, Y-хромосомы и по аутосомным маркерам), с базами данных, содержащими описания особенностей обществ. Пример формализованных описаний социальных и культурных характеристик, которые могут быть использованы для статистической обработки, представлен в Этнографическом атласе Дж.П. Мердока (Murdock, 1967). Этот атлас может быть значительно расширен и дополнен в соответствии с новыми целями исследований. Такой междисциплинарный анализ с привлечением генетических данных поможет проверить существующие и выдвинуть новые гипотезы о времени и месте возникновения, закономерностях изменения и распространения элементов материальной и духовной культуры.

Исследование поддержано подпрограммой «Генофонды и генетическое разнообразие» программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

Балановская Е.В. Генетические следы исторических и доисторических миграций: континенты, регионы, народы // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 401–409.

Боринская С.А., Козлов А.И., Янковский Н.К. Гены и традиции питания // Этнографическое обозрение. 2009. № 3 (в печати).

Рогозин И.Б., Вульф Ю.И., Бабенко В.Н., Кунин Е.В. Эволюция геномов эукариот и принцип максимальной парсимонии // Информ. вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 2. С. 141–152.

Федорова С.А., Степанов А.Д., Адояан М. И. др. Филогенетический анализ линий древней митохондриальной ДНК в Якутии // Молекуляр. биология. 2008. Т. 42. № 3. С. 445–453.

Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф. и др. Происхождение якутов: анализ гаплотипов Y-хромосомы // Молекуляр. биология. 2008. Т. 42. № 2. С. 226–237.

Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S. *et al.* Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. 1997. V. 387. № 6632. P. 489–493.

Balaresque P., Jobling M.A. Human populations: houses for spouses // Curr. Biol. 2007. V. 17. № 1. P. 14–16.

Bandelt H.J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks // Genetics. 1995. V. 141. № 2. P. 743–753.

Bandelt H.J., Yao Y.G., Bravi C.M. *et al*. Median network analysis of defectively sequenced entire mitochondrial genomes from early and contemporary disease studies // J. Hum. Genet. 2009. V. 54. № 3. P. 174–181.

Behar D.M., Villems R., Soodyall H. *et al*. Genographic Consortium. The dawn of human matrilineal diversity // Am. J. Hum. Genet. 2008. V. 82. № 5. P. 1130–1140.

Beja-Pereira A., Luikart G., England P.R. *et al.* Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes // Nat. Genet. 2003. V. 35. № 4. P. 311–313.

Burger J., Kirchner M., Bramanti B. *et al*. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 10. P. 3736–3741.

Cavalli-Sforza L.L., Piazza A., Menozzi P., Mountain J. Reconstruction of human evolution: Bringing together genetic, archaeological, and linguistic data // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1988. V. 85. № 16. P. 6002–6006.

Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A. History and Geography of Human Genes. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 1994. 428 p.

Cavalli-Sforza L.L. Genes, peoples and languages // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. № 15. P. 7719–7724.

Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution // Nat. Genet. 2003. V. 33. № 3. P. 266–275.

Chen C.S., Burton M., Greenberger E., Dmitrieva J. Population migration and the variation of dopamine D4 receptor (DRD4) allele frequencies around the globe // Evol. Hum. Behav. 1999. V. 20. № 5. P. 309–324.

Di Giacomo F., Luca F., Popa L.O. *et al*. Y chromosomal haplogroup J as a signature of the post-neolithic colonization of Europe // Hum. Genet. 2004. V. 115. № 5. P. 357–371.

Diamond J., Bellwood P. Farmers and their languages: the first expansions // Science. 2003. V. 300. № 5619. P. 597–603.

Drancourt M., Signoli M., Dang L.V. *et al*. *Yersinia pestis orientalis* in remains of ancient plague patients // Emerg. Infect. Dis. 2007. V. 13. № 2. P. 332–333.

Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q. *et al*. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // Nature. 2008. V. 452. № 7188. P. 745–750.

Eisenberg D.T., Campbell B., Gray P.B., Sorenson M.D. Dopamine receptor genetic polymorphisms and body composition in undernourished pastoralists: an exploration of nutrition indices among nomadic and recently settled Ariaal men of northern Kenya // BMC Evol. Biol. 2008. V. 10. № 8. P. 173.

Enemark E.J., Joshua-Tor L. On helicases and other motor proteins // Curr. Opin. Struct. Biol. 2008. V. 18. № 2. P. 243–257.

Erickson D.L., Smith B.D., Clarke A.C. *et al*. An Asian origin for a 10,000-year-old domesticated plant in the Americas // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. № 51. P. 18315–18320.

Examining the Farming/Language Dispersal Hypothesis / Eds P. Bellwood, C. Renfrew. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Res., 2002. 505 p.

Gao L.Z., Innan H. Nonindependent domestication of the two rice subspecies, *Oryza sativa* ssp. indica and ssp. japonica, demonstrated by multilocus microsatellites // Genetics. 2008. V. 179. № 2. P. 965–976.

Haak W., Forster P., Bramanti B. *et al*. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites // Science. 2005. V. 310. № 5750. P. 1016–1018.

Hedrick P.W., Verrelli B.C. «Ground truth» for selection on CCR5-Delta32 // Trends Genet. 2006. V. 22. № 6. P. 293–296.

Hershkovitz I., Donoghue H.D., Minnikin D.E. *et al*. Detection and molecular characterization of 9,000-year-old *Mycobacterium tuberculosis* from a Neolithic settlement in the Eastern Mediterranean // PLoS ONE. 2008. V. 3. № 10. P. e3426.

Iniguez A.M., Reinhard K., Carvalho Gonçalves M.L. *et al*. RNA gene recovery from *Enterobius vermicularis* ancient DNA in pre-Columbian human coprolites // Int. J. Parasitol. 2006. V. 36. № 13. P. 1419–1425.

Karafet T.M., Osipova L.P., Gubina M.A. *et al*. High levels of Y-chromosome differentiation among native Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of life // Hum. Biol. 2002. V. 74. № 6. P. 761–789.

Karafet T.M., Mendez F.L., Meilerman M.B. *et al*. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree // Genome Res. 2008. V. 18. № 5. P. 830–838.

King R.J., Ozcan S.S., Carter T. *et al*. Differential Y-chromosome Anatolian influences on the Greek and Cretan Neolithic // Ann. Hum. Genet. 2008. V. 72. № 2. P. 205–214.

King R.K., Underhill P.A. Congruent distribution of Neolitic painted pottery and ceramic figurines with U-chromosome lineages // Antiquity. 2002. V. 76. P. 707–714.

Koonin E.V., Martin W. On the origin of genomes and cells within inorganic compartments // Trends Genet. 2005. V. 21. № 12. P. 647–654.

Lalueza-Fox C., Römpler H., Caramelli D. *et al*. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals // Science. 2007. V. 318. № 5855. P. 1453–1455.

Larson G., Dobney K., Albarella U. *et al*. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication // Science. 2005. V. 307. № 5715. P. 1618–1621.

Leonard J.A., Wayne R.K., Wheeler J. *et al*. Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs // Science. 2002. V. 298. № 5598. P. 1613–1616.

Ludwig A., Pruvost M., Reissmann M. *et al*. Coat color variation at the beginning of horse domestication // Science. 2009. V. 324. № 5926. P. 485.

McMahon R. Genes and languages // Community Genet. 2004. V. 7. № 1. P. 2–13.
Morrell P., Clegg M. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 9. P. 3289–3294.
Mulkidjanian A.Y., Makarova K.S., Galperin M.Y., Koonin E.V. Inventing the dynamo machine: the evolution of the F-type and V-type ATPases // Nat. Rev. Microbiol. 2007. V. 5. № 11. P. 892–899.
Murdock G.P. Ethnographic Atlas. Pittsburgh: Univ. of Pittsburgh Press, 1967. 128 p.
Outram A.K., Stear N.A., Bendrey R. *et al*. The earliest horse harnessing and milking // Science. 2009. V. 323. № 5919. P 1332–1335.
Philippe H., Lartillot N., Brinkmann H. Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia // Mol. Biol. Evol. 2005. V. 22. № 5. P. 1246–1253.
Rosser Z.H., Zerjal T., Hurles M.E. *et al*. Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language // Am. J. Hum. Genet. 2000. V. 67. № 6. P. 1526–1543.
Sweeney M., McCouch S. The complex history of the domestication of rice // Ann. Bot. (Lond.). 2007. V. 100. № 5. P. 951–957.
Tishkoff S.A., Reed F.A., Ranciaro A. *et al*. Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe // Nat. Genet. 2007. V. 39. № 1. P. 31–40.
Underhill P.A, Kivisild T. Use of Y chromosome and mitochondrial DNA population structure in tracing human migrations // Annu Rev. Genet. 2007. V. 41. P. 539–564.
Vaughan D.A., Balázs E., Heslop-Harrison J.S. From crop domestication to super-domestication // Ann. Bot. (Lond.). 2007. V. 100. № 5. P. 893–901.
Walker J.E. ATP synthesis by rotary catalysis (Nobel lecture) // Angew. Chem. Int. Ed. Engl. 1998. V. 37. P. 2309–2319.
Wang S., Lewis C.M., Jakobsson M. *et al*. Genetic variation and population structure in native Americans // PLoS Genet. 2007. V. 3. № 11. P. e185.
Woese C.R., Fox G.E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1977. V. 74. № 11. P. 5088–5090.
Zakharov I.A., Derenko M.V., Maliarchuk B.A. *et al*. Mitochondrial DNA variation in the aboriginal populations of the Altai-Baikal region: implications for the genetic history of North Asia and America // Ann. N.-Y. Acad. Sci. 2004. № 1011. P. 21–35.
Zeder M.A. Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. № 33. P. 11597–11604.

GENETIC STUDIES AS A BRIDGE BETWEEN LIFE AND HUMANITARIAN SCIENCES

N.K. Yankovsky, S.A. Borinskaya

Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia, e-mail: yankovsky@vigg.ru

Summary

Large amount of data are gained in last decade as a result of DNA sequencing and computer analysis of genes and genomes of different organisms from viruses to plant, animals and humans. Ancient DNA analysis of different species allows to accept or reject hypotheses created on the basis of data of archaeology, palaeonthology, palaeoecology and other sciences. Comparative studies of variable sequences of particular fragments or whole genome DNA made a great impact in both life and humanitarian sciences. The comparative data are used in taxonomy and evolution studies, origin of life and speciation, humans included. Special attention of specialists as well as lay public is paid to molecular anthropology that revolutionized the study of anthropogenesis, human migrations and populations, rising and spreading of ethnic groups, languages, culture and technology innovations (agriculture and cattle husbandry included). Electronic databases are recently formed to store and mine data on genetic structure of modern and ancient human populations. Electronic databases on features of material and spiritual culture of human populations were created even before that describes household and cultural traditions of different societies. Comparative studies of the two types of databases allow us to understand origin, spreading and transitions of cultural traits as a dynamic process based on origin and spreading of human populations and put the genetic and cultural processes in common time and space frames.

ТЕОРИЯ ПОЛОВОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ В СВЕТЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ Д.К. БЕЛЯЕВА

М.А. Потапов, В.И. Евсиков

Учреждение Российской академии наук Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: map@ngs.ru

В работе рассмотрено значение представлений Д.К. Беляева об эволюционной роли стресса и о дестабилизирующем отборе в дальнейшем развитии теории полового отбора Ч. Дарвина. Дестабилизирующий отбор происходит в условиях стресса и увеличивает размах внутривидовой изменчивости, предоставляя материал для ускорения и повышения эффективности полового отбора. Рассмотрены взгляды Ч. Дарвина и Д.К. Беляева на некоторые аспекты эволюции человека, а также предположение о взаимодействии полового и дестабилизирующего отбора в ходе антропогенеза.

Ключевые слова: млекопитающие, половой отбор, искусственный отбор, дестабилизирующий отбор, доместикация, микроэволюция, эволюция человека.

Эволюционная концепция Дарвина и интерес к ней в России

Двухсотлетие Ч. Дарвина совпадает с юбилеем выхода в свет «Происхождения видов …» (Darwin, 1859) – его главного, по собственному признанию (Дарвин, 1959), труда. Полтораста лет назад родилось эволюционное учение, дальнейшую разработку и детализацию которого Ч. Дарвин продолжил в знаменитой серии: «Изменения животных и растений при доместикации» (Darwin, 1868), «Происхождение человека и отбор по отношению к полу» (Darwin, 1871), «Выражение эмоций у человека и животных» (Darwin, 1872).

Основы своей «теории видов» Ч. Дарвин изложил в «Скетче 1842 г.» («1st Sketch of Species Theory») и в развернутом виде в «Очерке 1844 г.», опубликованных посмертно (Darwin, 1909). Ч. Дарвин занимался систематизацией собранных материалов и готовил многотомный труд (так называемую «большую книгу»), когда известные обстоятельства заставили его ускорить подготовку и публикацию «извлечения» из нее. А тем временем вышла его совместная публикация с А. Уоллесом (Darwin, Wallace, 1858), куда вошли в том числе выдержки из «Очерка 1844 г.». Поспешность при подготовке «Происхождения видов …» привела к большим сокращениям, но это, по признанию самого Ч. Дарвина (1959), даже пошло на пользу его популярности, сделав более доступным для прочтения и восприятия. А «большая книга» так и не была завершена, и лишь ее фрагмент был опубликован значительно позже (Darwin, 1975).

Появление «Происхождения видов …» вызвало большой резонанс во всем мире, а идея изменяемости видов при действии естественных причин молниеносно овладела умами. Через пять лет после выхода первого английского издания появился перевод его на русский язык. Переводы следующих работ по эволюции делались с английских корректур, и они выходили в свет практически одновременно или даже раньше оригинальных изданий (Галл, 2007).

До 1950-х гг. были предприняты новые переводы и несколько переизданий эволюционных трудов Ч. Дарвина. Однако затем они стали в России библиографической редкостью. Важным событием стало новое издание в 1991 г. русского перевода «Происхождения видов …» после его основательной научной ревизии и снабжения современным комментарием, а также выпуск второго, дополненного издания (Дарвин, 2001)

и размещение книги в Интернете. Это вновь сделало главный труд Ч. Дарвина доступным широкому кругу читателей в нашей стране. Того же, несомненно, заслуживают и другие его творения, развивающие положения естественно-эволюционной теории.

Половой отбор в трудах Дарвина

Идея полового отбора появилась у Ч. Дарвина в самом начале оформления теории естественного отбора. Так, уже в «Скетче 1842 г.» он, противопоставляя половой отбор «отбору смертью», пишет о том, что «самец, который находится … в полной силе либо лучше оснащен оружием или украшениями своего вида, получит в сотнях поколений небольшое преимущество и передаст эти черты своему потомству» (Darwin, 1909). В «Очерке 1844 г.» он продолжает эту тему, вновь утверждая, что помимо «естественных способов отбора», сохраняющих особей, «лучше приспособленных к месту, занимаемому ими в природе», … есть второе средство, работающее у большинства двуполых животных и направленное на такой же эффект, а именно – борьбу самцов за самок. Исход этой борьбы обычно решается по закону битвы, но, как в случае птиц, по-видимому, также очарованием их песни, их красотой или настойчивостью ухаживания … Этот вид отбора менее суров, чем другой: он не требует смерти менее успешного, только дает ему меньше потомков» (Ibid. 1909). В «Происхождении видов …» тема полового отбора присутствует в более полном виде, ей посвящен специальный раздел. Во всех этих работах намечено выделение двух разновидностей полового отбора: прямое физическое соперничество самцов за самок и выбор самками самцов. Оба вида полового отбора приводят к развитию «вторичных половых признаков», служащих, таким образом, индикатором его действия; в сменяющихся поколениях усиливается половой диморфизм.

Без полового отбора, противопоставленного «отбору смертью», естественно-эволюционная концепция Ч. Дарвина была бы неполна, и он понимает это. Разъясняя положения своей теории естественного отбора, он говорит, что применяет термин «борьба за существование» … в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства» (Дарвин, 2001). Детальная разработка теории полового отбора нужна Ч. Дарвину в связи с еще одним его намерением. Он собирается сделать следующий логический шаг в развитии своей теории – прояснить природу и пути становления человека как биологического вида. Об этом свидетельствует короткая и будто невзначай брошенная, но многозначительная и ставшая впоследствии знаменитой фраза: «Много света будет пролито на происхождение человека и на его историю» (Там же. 2001). Для свершения задуманного ему действительно понадобится концепция полового отбора, поскольку одного естественного отбора здесь недостаточно. Поэтому в рамках единого сочинения он объединяет рассмотрение проблем происхождения человека и полового отбора (Darwin, 1871).

В «Происхождении человека …» Ч. Дарвин снова разделяет разновидности полового отбора: «Половая борьба бывает двух видов: в одном случае она происходит между особями одного пола, обычно самцами, с целью изгнать или убить своих соперников, притом что самки остаются пассивными, в то время как в другом случае борьба происходит также между особями одного пола с целью возбудить или обольстить таковых противоположного пола, обычно самок, которые более не остаются пассивными, а выбирают понравившихся партнеров» (Ibid. 1871).

Тема полового отбора присутствует у Ч. Дарвина и в других работах. В книге «Изменения животных и растений …» (Darwin, 1868) он находит параллели между половым отбором и искусственным, или «отбором, производимым человеком». А в книге «Выражение эмоций …» (Darwin, 1872), добавляющей аргументы в пользу сходства человека с представителями животного мира, он вновь вскользь упоминает о половом отборе, повторяя свой комментарий о возможности рассмотрения девичьего румянца в качестве «полового украшения».

Половой отбор после Дарвина

«Происхождение человека …» в не меньшей степени, чем «Происхождение видов …», по-

трясало устои представлений о мироустройстве и о роли Творца. Широкую публику в первую очередь шокировала «прославившая» Ч. Дарвина идея естественного происхождения человека, в тени которой могла несколько затеряться идея полового отбора. Похоже, так и случилось. Во времена Ч. Дарвина идея полового отбора была предметом разногласий. Особенно огорчало Ч. Дарвина ее неприятие соавтором и единомышленником А. Уоллесом. Ее отрицание могло «убить» все цельное теоретическое построение. Вообще же говоря, интерес к теме полового отбора долгое время не был слишком горячим. В последующие за публикацией полвека научная дискуссия по проблемам полового отбора проходила довольно вяло (Давиташвили, 1961).

Ситуация изменилась с появлением синтетической теории эволюции. Интерес к теории полового отбора оживился благодаря работам Р. Фишера (Fisher, 1930), Дж. Хаксли (Huxley, 1938), А. Бэйтмана (Bateman, 1948) и др., рассмотревших ее с новых позиций. Еще более он возрос после ревизии в 1970-е гг. концепций эволюционной экологии (Alcock, 2001). С этого времени половому отбору посвящено множество экспериментальных и обобщающих работ (Crook, 1972; Trivers, 1972; Maynard Smith, 1978; Clutton-Brock *et al*., 1988; Andersson, 1994; Drickamer *et al.*, 2003; Gowaty *et al*., 2003; Dewsbury, 2005; Clutton-Brock, 2007, 2009). Ему посвящаются конференции, тематические выпуски журналов. Теория переживает пик популярности, но, к сожалению, не в нашей стране.

В России наиболее полный очерк теории полового отбора представлен в книге Л.Ш. Давиташвили (1961). Здесь автор наряду со свидетельствами в пользу действия этой формы отбора в разных систематических группах рецентных животных приводит остроумный анализ палеонтологического материала (в частности останков динозавров), свидетельствующий о выраженности вторичных половых признаков и, следовательно, о действии полового отбора у вымерших животных.

Вообще же половой отбор по каким-то причинам не вызвал особого интереса у российских эволюционистов. С.А. Северцов (1951) в своем учении о конгруэнциях лишь упоминает, что некоторые морфологические конгруэнции, образующиеся в результате отношений между особями одного и того же пола, такие, как турнирное оружие парнокопытных и т. п., «приводятся Дарвином как результат полового отбора». Даже И.И. Шмальгаузен, активно развивавший и обогативший синтетическую эволюционную теорию, коснулся проблем полового отбора только в своих «Вопросах дарвинизма» (1946), где, однако, сузил его значение в эволюции, признавая с оговорками межсамцовую конкуренцию и явно недооценивая или даже отрицая выбор самцов самками. Таким образом, он не внял утверждению Ч. Дарвина о том, что «способность пленять самку порою важнее, чем способность побеждать других самцов в битве. В очень многих случаях самцы, побеждавшие своих соперников, не достигают обладания самками, если последние их не выберут» (Darwin, 1871).

В результате прохладного отношения к проблеме полового отбора наметилось отставание российской науки в исследовании очень важного раздела эволюционного учения. Вряд ли эту ситуацию можно считать нормальной, ведь половой отбор вообще и выбор брачного партнера, осуществляемый самками, в частности, может служить в «руках» эволюции чрезвычайно эффективным инструментом микроэволюционных перестроек популяций и формообразования.

Формы отбора

В отношении форм отбора терминология Ч. Дарвина несколько отличается от сформировавшейся к нашему времени. Так, он часто противопоставляет «естественный» и «половой» отбор. Причиной этого является то, что теорию естественного отбора (с введением соответствующего термина) он детально разработал раньше, в основном предполагая, что за этим стоит результат «борьбы за жизнь». Ч. Дарвин вместо современного термина «искусственный отбор» употребляет, как правило, словосочетание «отбор, производимый человеком». Сейчас принято противопоставлять естественный и искусственный отбор, при этом половой отбор рассматривается в качестве одной из форм естественного.

Таким образом, можно обозначить дихотомию форм отбора. С одной стороны, лежит естественный отбор в широком понимании, а с другой – искусственный, могущий моделировать разные формы естественного. Естест-

венный отбор включает отбор в борьбе за выживание и половой отбор, лимитирующий репродуктивный вклад. Половой отбор разделяется на внутриполовой (конкуренция за доступ к размножению) и межполовой (выбор брачного партнера). Эта схема основана на выделении форм отбора в соответствии с природой факторов и механизмом их действия.

Впрочем, более распространено другое деление отбора на «формы», основанное на выполняемых им функциях: движущий, стабилизирующий, дизруптивный (и др.). Это деление не предъявляет требований к природе действующих факторов и применимо как к естественному, так и к искусственному отбору. В этой схеме половой отбор как форма отсутствует и может осуществлять разные функции (принимать разные «формы»): дизруптивного отбора, например на начальных стадиях видовой дивергенции; движущего – на этапе становления отличительных признаков вида; а также стабилизирующего, охраняющего видовую специфичность. Еще одну форму (или функцию) отбора теоретически и экспериментально обосновал Д.К. Беляев. Речь идет о дестабилизирующем отборе.

Дестабилизирующий отбор Д.К. Беляева

Академик Д.К. Беляев обладал широким кругом научных интересов, однако двум проблемам он уделял особое внимание: кругу вопросов, связанных с доместикацией, ее последствиями и аналогиями в природе, а также (в последние годы жизни) вопросам биосоциальной природы и эволюционного становления человека (Беляев, 1981а; Belyaev, 1983; Бородин, 2002). Здесь его научные интересы тесно сплетаются с фундаментальными интересами Ч. Дарвина. Именно Ч. Дарвин в «Происхождении видов …» первым выявил и проанализировал сходство эффектов, наблюдаемых при доместикации и в естественной жизни животных и растений, и именно он в «Происхождении человека …» впервые проследил пути эволюционного становления нашего вида.

Уникальные и ставшие теперь широко известными результаты многолетнего эксперимента по искусственному отбору лисиц по поведению (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989; Трут, 2007) привели Д.К. Беляева к убеждению в возможности дестабилизации генома при мощных стрессирующих воздействиях, затрагивающих интегрированную генетико-физиологическую систему индивидуального развития, – поведение и гормональную регуляцию онтогенеза (Маркель, 2008). «Дестабилизирующий эффект отбора потому и проявляется в громадном размахе изменчивости, что он опирается на эффект стресса и сопряженные с ним гормональные воздействия на генетическую систему организма и генетические процессы в популяциях. Поставляя материал для других эффектов отбора – движущего и стабилизирующего, дестабилизирующий отбор в огромной степени ускоряет эволюционный процесс» (Беляев, 1991).

На вопрос о том, может ли дестабилизирующее действие отбора, которое наблюдали Д.К. Беляев и его ученики при доместикации лисиц (Belyaev, 1979; Трут, 1997) и ряда других видов (Трапезов, 2007; Трут, 2007), реализоваться в природе, помогает ответить теория полового отбора Ч. Дарвина. Оказывается, что именно те интегрирующие системы онтогенеза, на которые с прозорливостью указал Д.К. Беляев, поведение и гормональная система – являются, с одной стороны, самыми чувствительными к изменению внешнесредовых условий, а с другой – наиболее существенными при формировании брачных предпочтений (Evsikov *et al*., 1995; Gerlinskaya *et al*., 1995; Potapov *et al*., 1995). Это дает основания полагать, что животные при половом отборе способны осуществлять генетико-эволюционные перестройки своих популяций и видов с не меньшей эффективностью, чем при искусственном разведении.

Роль стресса в половом отборе

Д.К. Беляев осознавал, что «стресс – необходимое условие и атрибут самой жизни» (Беляев, 1991). Важным вкладом в биологию является сформулированное им представление о существенной роли механизмов стресса в адаптивных и эволюционных преобразованиях популяций животных (Беляев, Бородин, 1982; Беляев, 1983; Трут, 1991, 1997; Маркель, 2008). Д.К. Беляев (1991) пишет: «стресс вскрывает внутрипопуляционную генетическую изменчивость, а селективная ценность животных разных генотипов в условиях нормы и стресса

оказывается неодинаковой» (Там же). Эта емкая фраза содержит два взаимосвязанных утверждения. С одной стороны, говорится, что стресс является источником повышения изменчивости, а это лежит в основе теории дестабилизирующего отбора, с другой – что эта изменчивость предоставляет материал для преобразования генофонда популяции. Нам важно, что этот «материал» может подхватываться в первую очередь половым отбором. В работе, выполненной на популяции водяной полевки, нами получено подтверждение этому.

Изучаемая популяция водяных полевок полиморфна по признаку с моногенным наследованием – белой пегости, т. е. наличию/отсутствию белых отметин: «звездочки» на голове, «галстука» и т. п. (Брагин, 2002). Анализ многолетних данных показал, что в годы, когда внешнесредовой стресс достигает наибольшей силы, половозрелые пегие самцы отличаются от стандартных лучшей стрессоустойчивостью и более сильным проявлением андрогенозависимых признаков. Пегие самцы превосходят стандартных по массе тела, семенников и препуциальных желез (Потапов и др., 1998). Отличия по этим характеристикам определяют конкурентоспособность во внутриполовом отборе, а значит и относительный репродуктивный вклад особей разных генотипов. Именно в такие стрессовые годы происходит возрастание доли пегих особей в прибылом поколении, что свидетельствует о преимущественном размножении пегих самцов (Там же). Дифференцированный успех особей разных генотипов в половом отборе отражается в изменении генетической структуры следующего поколения. При этом принципиально важно, что пегие самцы демонстрируют поведенческое доминирование над непятнистыми лишь в присутствии самок – «репродуктивного ресурса» (Брагин и др., 2002). Таким образом, внутриполовая форма полового отбора – межсамцовая конкуренция – является, по всей видимости, реально действующим фактором, преобразующим генофонд популяции в условиях стресса.

Роль полового и дестабилизирующего отбора в эволюции человека

Одно из предположений Ч. Дарвина об эволюции человека заключалось в том, что интеллект мужчины стал выполнять на определенном этапе роль «полового украшения», т. е. одного из стимулов, участвующих в формировании брачных предпочтений самок наших пращуров. В основе этого тезиса лежит наблюдение (оставим его на совести Ч. Дарвина), что мужчины в массе «умнее» женщин, а следовательно, налицо половой диморфизм, являющийся индикатором вектора полового отбора. «Главное различие в умственных способностях обоих полов проявляется в том, что мужчина во всем, за что берется, достигает совершенства, недостижимого для женщины … У женщин способность интуиции, быстрое восприятие и, может быть, даже подражание выражены резче, чем у мужчин, но … некоторые из этих свойств характеризуют низшие расы, а следовательно, прошлое или низшее состояние цивилизации» (Darwin, 1871). К чести Ч. Дарвина, он не теряет чувства юмора: «Это несомненная удача, что у млекопитающих преобладает закон равной передачи признаков обоим полам; в противном случае мужчина, возможно, стал бы превосходить женщину по умственному дару в такой же степени, в какой павлин превосходит паву по декоративному оперенью» (Ibid.).

Ч. Дарвин отметил сходство искусственного и межполового отбора (брачного подбора): «… этот последний вид отбора весьма схож с тем, который человек неумышленно, однако результативно использует, направляя его на продукт своего одомашнивания, когда он в течение длительного периода сохраняет наиболее понравившихся или полезных особей без всякого намерения преобразовать породу» (Ibid.).

В свою очередь Д.К. Беляев придавал большое значение сходству с процессами, которые наблюдаются при доместикации животных, многих закономерностей антропогенеза. Так, реагируя на мнение Л. Лики (Leackey, 1960) о том, что морфологические различия между близкими видами, неандертальцем и человеком современного типа, исключали возможность скрещивания, он заметил, что это «удивительным образом сходно с тем, что наблюдается при доместикации (одомашнивании) животных. Одомашнивание в кратчайшие исторические сроки – не более 8–10 тыс. лет – вызвало изменчивость, сопоставимую с рангом межвидовых различий» (Беляев, 1991). Анализируя доступ-

ные данные об эволюции гоминид, Д.К. Беляев (1981б) пришел к выводу, что на определенном историческом этапе наши предки приобрели уникальный внутренний стимул (фактор) своего эволюционного движения. «Главная особенность эволюции человека – все повышающаяся сложность структуры мозга и нервных процессов, усиление интрацеребральных взаимодействий – автоматически способствовала все большему самострессированию» (Беляев, 1991), а ведь это открывало дорогу дестабилизирующему отбору. «Процесс сложнейшей морфофизиологической перестройки всего организма мог осуществиться лишь на базе колоссального повышения размаха и темпа наследственной изменчивости … Эта изменчивость коснулась не столько структурных, сколько регуляционных элементов генома; она оказалась необходимой и достаточной базой для поступательного хода эволюции от гоминидных предков человека к самому человеку» (Там же).

Спекулятивное добавление к эволюции человека

Развивая эти мысли, попробуем снова интегрировать их с идеями полового отбора Ч. Дарвина. Можно предположить, что возникшая в эволюции человека при действии дестабилизирующего отбора широкая изменчивость послужила в том числе материалом для эффективного действия межполового отбора, осуществляемого самками. Развитие мозга и соответствующее появление новых коммуникационных возможностей сопровождаются повышением значения информационно-функциональной интеграции наших предков; возрастает относительная роль социальной составляющей человеческой природы. Это приводит к изменению ориентиров самок при выборе партнера с исходного «дикого» типа на новый, «коммуникабельный», и тем самым задает вектор эволюционных изменений (Потапов, Евсиков, 2000). Получается, что аналогии в эволюции человека и домашних животных объясняются тем, что по сходному с историческим одомашниванием животных сценарию самки предка человека прежде провели «доместикационный отбор» самцов. Как и у одомашненных видов, это должно было привести (и, похоже, привело) к достижению человеком чрезвычайной изменчивости фенотипических черт, инфантилизации поведения, исчезновению сезонности размножения и т. д. (Трут, 2007).

При условии существования и постоянной генерации вследствие «самострессирования» большой фенотипической изменчивости у самок появляются новые возможности выбора; происходит проекция стереотипа длительной связи матери и потомка на взаимоотношения ее с половым партнером. Таким образом, одним из итогов действия полового отбора могло стать увеличение взаимозависимости в рамках воспроизводительной единицы – семьи, которая приобретала черты моногамной (Lovejoy, 1981), нетипичной для большинства других видов млекопитающих (Kleiman, 1977).

Значение «материнских чувств» в отношениях между полами подчеркивал и Ч. Дарвин (Darwin, 1871): « … женщина отличается от мужчины в психическом отношении, особенно своей большей нежностью и меньшим себялюбием … Женщина, следуя своему материнскому инстинкту, в высочайшей степени проявляет эти качества в отношении своих детей; поэтому вероятно, что она часто будет распространять их на отношения со своими приятелями».

Ч. Дарвин выделял в качестве «полового украшения», а значит и фактора брачного подбора, малую оволосенность человеческого тела (Ibid). На лабораторных животных показано, что голая кожа новорожденных входит в комплекс сигналов, провоцирующих материн-скую заботу (Scribner, Wynne-Edwards, 1994). Не исключено, что «неотения» человека в какой-то мере определяется проекцией самкой на потенциального полового партнера «приятных» для нее инфантильных черт и последовавшей затем их эволюционной фиксацией во взрослом состоянии индивидуумов (Евсиков и др., 2001).

Моногамия и взаимный выбор

Следует, однако, сказать еще об одном обстоятельстве, чтобы избежать обвинений в «профанации» в вопросах полового отбора вообще и брачного подбора у человека в частности. Мы неоднократно подчеркивали идею, высказанную Ч. Дарвином, о том, что половой отбор существует в двух видах: внутриполовой

активной конкуренции за партнера, в которую вовлечены в основном самцы, и выбора партнера, осуществляемого обычно самкой. Р. Трайверс (Trivers, 1972) обосновал оправданность такого гендерного «неравенства» неравным родительским вкладом полов в потомство. Тот пол, который тратит на потомков больше, оказывается более «разборчивым» в выборе партнера. В этом отношении млекопитающие отличаются от прочих систематических групп. Высокие энергозатраты самок на беременность и молочное вскармливание и ограниченные возможности регуляции плодовитости делают «разборчивыми» именно этот пол. Только выбрав «лучшего» самца, самка может получить эволюционные выгоды, которые проявятся в потомстве. Самец же может увеличить свою дарвиновскую приспособленность (число потомков), попросту покрыв несколько самок. Кажется, что все логично, не поспоришь.

Тем не менее у многих может вызвать интуитивный протест слишком прямолинейно высказанное (или так понятое) утверждение, что в половом отборе бал всегда правит женщина, и выбор остается только за ней. Представляется, что у человека половые предпочтения мужчин имеют не меньшую выраженность и не меньшее значение. Все так. Но надо взять в расчет, что мы, как о том уже говорилось, – моногамный вид. У моногамных млекопитающих родительский вклад самцов выше, чем «в норме». Самец участвует в заботе о потомстве, обеспечивает защиту семьи и т. д. При образовании пар на долговременной основе возрастает значение взаимных «симпатий». Формирование постоянных пар на базе взаимных предпочтений оправдано. На примере степной пеструшки – моногамного вида грызунов (Potapov *et al*., 2008) – показано, что взаимный выбор партнеров благоприятно сказывается на ряде параметров размножения, включая плодовитость, физическое состояние самок и потомства (Евсиков и др., 2006).

Исследования на людях свидетельствуют, что сексуальные предпочтения выказывают оба пола, при этом на первых местах по привлекательности стоят такие факторы, как обеспеченность мужчин (дающая гарантию защищенности) и молодость (больший репродуктивный потенциал) женщин (Buss, 1998; Бутовская, 2004, 2005). Однако обратимся к рассуждению Ч. Дарвина по этому поводу (Darwin, 1871): «… хорошо обеспеченные пары должны в общем случае вырастить большее число потомков, чем менее успешные. Тот же результат должен последовать в еще более отчетливом виде в случае отбора с обеих сторон, т. е. если более привлекательный и в то же время более сильный мужчина предпочитал бы более привлекательную женщину и также был предпочитаем ею. И это двойная форма отбора, похоже, действительно имела место, особенно в течение ранних периодов нашей долгой истории».

Заключение с выражением надежд

Подводя итог, можно сказать, что теория дестабилизирующего отбора, сформулированная академиком Д.К. Беляевым, и вытекающие из нее следствия хорошо сочетаются с теорией полового отбора Ч. Дарвина, дополняя ее. Дестабилизация предоставляет обширный материал, подхватываемый половым отбором, что приводит к быстрым преобразованиям генетической структуры популяции. Существование многих аналогий в эффектах, производимых разными формами отбора, дает в руки исследователя полезный инструмент познания. Наблюдая внешние проявления эволюционных событий, можно попытаться реконструировать последовательность вступления в игру тех или иных факторов и форм отбора. Во многих случаях исходным импульсом, дающим старт движущему отбору, в том числе выполняющему его функцию половому отбору, служит осуществляемый в условиях действия на популяцию стрессирующих факторов дестабилизирующий отбор, «раскачивающий» связи в онтогенетических регуляционных системах и способствующий формообразованию.

Половой отбор является чрезвычайно эффективным орудием в руках эволюции. Сопровождающая его конкуренция за самок делает именно эту форму отбора лимитирующей для «жизненного успеха» самцов. Действительно, в соответствии с известным правилом Бэйтмана (Bateman, 1948), успешными в оставлении потомства оказывается лишь малая доля самцов. Самки же размножаются практически поголовно, и для них ведущей лимитирующей формой отбора является отбор в борьбе за существование.

Это утверждение можно проиллюстрировать следующими примерами из нашего опыта изучения популяции водяной полевки. Показано, что в летний период между самками конкуренция идет за ресурсы среды, а между самцами – за доступ к самкам (Евсиков и др., 2008). Зимний период является критическим периодом для выживания зверьков. Ориентировочные среднемноголетние данные говорят, что к весне выживает 63 % самцов и лишь 28 % самок, из-за чего в начале репродуктивного сезона наблюдается 2–3-кратное численное превосходство первых (Рогов и др., 1999; Potapov *et al*., 2004). С учетом того, что вид является полигинным, очевидно, что в начале сезона размножения значительная часть самцов оказывается функционально избыточной. Экспериментальные данные показывают, что доля самцов, демонстрирующих склонность к доминированию над конкурентами (и претендующих на доступ к самкам), колеблется по годам вокруг цифры 25 % (Евсиков и др., 1997). Даже если бы все они достигли успеха у самок (тогда каждому из них досталось бы меньше, чем по две самки), очевидно, что интенсивность полового отбора среди самцов сопоставима с интенсивностью зимнего «отбора смертью» среди самок. На самом же деле половой отбор в нашем примере, скорее всего, обладает еще большей интенсивностью, в полной мере выполняя «возложенную» на него движущую функцию.

Таким образом, половой отбор является чрезвычайно важной составляющей естественного отбора в широком смысле слова. Своим очерком мы надеемся привлечь внимание отечественных исследователей к этой перспективной области эволюционной биологии, обозначенной великим Ч. Дарвином. Несомненно, что существенный стимул работам в данном направлении и дальнейшему развитию теории полового отбора может дать привлечение эволюционных идей академика Д.К. Беляева. Его последователям и ученикам, к числу которых мы скромно относим и себя, предстоит выполнить эту работу.

Надо сказать, что некоторый задел в этой области создан. В Институте систематики и экологии животных СО РАН на протяжении последних лет осуществляются работы, направленные на выявление ключевых факторов и основных эффектов полового подбора у млекопитающих. Удалось показать, что брачный подбор – этап, предшествующий онтогенезу представителей следующего поколения, во многом формирует их «преадаптации» к условиям будущей жизни. Неслучайный подбор брачных пар, в основе которого лежит способность будущих партнеров «прогнозировать» эффективность репродуктивного цикла, определяет становление многих адаптивно-значимых характеристик потомства. Главной единицей отбора с этих позиций является наименьшая система популяционного уровня – семейная триада (Евсиков и др., 1998, 2001, 2008; Потапов, Евсиков, 2000). Изучая вопросы полового отбора, будем помнить о непреходящей ценности семьи. Этому нас тоже учат великие предшественники.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты 08-04-00732 и 09-04-01712) и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект 23.6).

Литература

Беляев Д.К. Современная наука и проблемы исследования человека // Вопр. философии. 1981а. № 3. С. 3–16.

Беляев Д.К. О некоторых факторах эволюции гоминид // Вопр. философии. 1981б. № 8. С. 69–77.

Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.

Беляев Д.К. Генетика, общество, личность // Проблемы генетики и теории эволюции: Сб. науч. тр. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. С. 43–51.

Беляев Д.К., Бородин П.М. Влияние стресса на наследственную изменчивость и его роль в эволюции // Эволюционная генетика. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. С. 35–59.

Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 155–169.

Бородин П.М. Доместикация и цивилизация // Философия науки. 2002. Т. 14. № 3. С. 85–94.

Брагин А.В., Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Самцы водяной полевки с белой пятнистостью меняют свой социальный ранг в присутствии самок // Докл. РАН. 2002. Т. 387. № 1. С. 125–127.

Бутовская М.Л. Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. (Сер. Наука для всех). М.: Век 2, 2004. 368 с.

Бутовская М.Л. Власть, пол и репродуктивный успех.

(Сер. Наука сегодня). М.: Век 2, 2005. 64 с.

Галл Я.М. Владимир Ковалевский как переводчик и издатель труда Чарлза Дарвина «The Variation of Animals and Plants under Domestication» // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 40–44.

Давиташвили Л.Ш. Теория полового отбора. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1961. 538 с.

Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера // Сочинения. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 166–242.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. (Сер. Классики науки). 2-е изд., доп. СПб.: Наука, 2001. 568 с.

Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // Онтогенез. 1998. Т. 29. № 6. С. 405–417.

Евсиков В.И., Кокенова Г.Т., Задубровский П.А. и др. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Докл. РАН. 2006. Т. 411. № 5. С. 708–710.

Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1133–1143.

Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Конгруэнции и видовые адаптации – основа биологической эволюции // Современные проблемы биологической эволюции. М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 352–377.

Евсиков В.И., Потапов М.А., Новиков Е.А., Потапова О.Ф. Видовые адаптации на примере взаимоотношений родители–потомки у млекопитающих // Эволюционная биология / Ред. В.Н. Стегний. Томск: ТГУ, 2001. Т. 1. С. 264–278.

Маркель А.Л. Стресс и эволюция // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 206–215.

Потапов М.А., Евсиков В.И. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков: Взгляд с третьей стороны // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 277–293.

Потапов М.А., Рогов В.Г., Евсиков В.И. Влияние популяционного стресса на частоту встречаемости водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) с белыми отметинами // Докл. РАН. 1998. Т. 358. № 5. С. 713–715.

Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Половая структура популяции водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в Западной Сибири // Зоол. журнал. 1999. Т. 78. № 8. С. 979–986.

Северцов С.А. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. С. 30–57.

Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.

Трут Л.Н. Система эволюционных взглядов академика Д.К. Беляева, ее предпосылки и основные положения // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. С. 52–67.

Трут Л.Н. Эволюционная концепция Д.К. Беляева – десять лет спустя // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1060–1068.

Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.

Шмальгаузен И.И. Вопросы дарвинизма. М.: Сов. наука, 1946. 428 с.

Alcock J. Animal Behavior: An Evolutionary Approach. 7th ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2001. 560 p.

Andersson M. Sexual Selection. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. 624 p.

Bateman A.J. Intra-sexual selection in *Drosophila* // Heredity. 1948. V. 2. P. 349–368.

Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.

Belyaev D.K. Genetics, society and personality // Genetics: new frontiers. Proc. XV Intern. Congr. of Genet. New Delhi. Dec. 12–21, 1983. New Delhi: Oxford and IBH Publ. Co., 1983. P. 379–386.

Buss D.M. Sexual strategy theory: Historical origins and current status // J. Sex Res. 1998. V. 35. № 1. P. 19–31.

Clutton-Brock T.H. Sexual selection in males and females // Science. 2007. V. 318. P. 1882–1885.

Clutton-Brock T.H. Sexual selection in females // Anim. Behav. 2009. V. 77. № 1. P. 3–11.

Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.E. Reproductive success in male and female red deer // Reproductive Success / Ed. T.H. Clutton-Brock. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1988. P. 325–343.

Crook J.H. Sexual selection, dimorphism and social organization in the primates // Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971 / Ed. B. Campbell. Chicago: Aldine-Atherton, 1972. P. 231–281.

Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859. 502 p.

Darwin C. The Variation of Animals and Plants under

Domestication. London: John Murray, 1868. V. 1, 2.
Darwin C. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871. V. 1/2.
Darwin C. The Expression of the Emotions in Man and Animals. London: John Murray, 1872. 374 p.
Darwin C. The Foundations of the Origin of Species. Two essays written in 1842 and 1844 / Ed. F. Darwin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909. 263 p.
Darwin C. [Natural Selection. Ch. 3–11]. Charles Darwin's Natural selection; being the second part of his big species book written from 1856 to 1858 / Ed. R.C. Stauffer. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975. 692 p.
Darwin C., Wallace A. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection // J. Proc. Linn. Soc. Lond. Zool. 1858. V. 3. P. 46–50.
Dewsbury D.A. The Darwin-Bateman paradigm in historical context // Integr. Comp. Biol. 2005. V. 45. P. 831–837.
Drickamer L.C., Gowaty P.A., Wagner D.M. Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance // Anim. Behav. 2003. V. 65. P. 105–114.
Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. Female odour choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // Advances in the Biosciences. V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 303–307.
Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
Gerlinskaya L.A., Rogova O.A., Yakushko O.F., Evsikov V.I. Female olfactory choice and its influence on pregnancy in mice // Advances in the Biosciences. V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 297–302.
Gowaty P.A., Drickamer L.C., Schmid-Holmes S. Male house mice produce few offspring with lower viability and poorer performance when mated to females they do not prefer // Anim. Behav. 2003. V. 65. P. 95–103.
Huxley J.S. The present standing of the theory of sexual selection // Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology / Ed. G.R. de Beer. Oxford: Oxford Univ. Press, 1938. P. 11–42.
Kleiman D.G. Monogamy in mammals // Quart. Rev. Biol. 1977. V. 52. № 1. P. 39–69.
Leackey L.S. The origin of the genus *Homo* // Evolution after Darwin. Chicago: Chicago Univ. Press, 1960. V. 2. P. 17–32.
Lovejoy C.O. The origin of man // Science. 1981. V. 211. P. 341–350.
Maynard Smith J. The Evolution of Sex. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978. 222 p.
Potapov M.A., Potapova O.F., Litvinov Yu.N., Evsikov V.I. The monogamy in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // ISBE International Congress on Behavioral Ecology (9–15 August 2008, Ithaca, Cornell University): Abst. Ithaca: Cornell Univ., 2008. P. 249.
Potapov M.A., Rogov V.G., Ovchinnikova L.E. *et al*. The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics // Fol. Zool. 2004. V. 53. № 1. P. 37–46.
Potapov M.A., Yakushko O.F., Belogurova M.N. Long-term effects of interstrain embryo transfer: Female olfactory preference in adult mice offspring // Advances in the Biosciences V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 313–316.
Scribner S.J., Wynne-Edwards K.E. Thermal constraints on maternal behavior during reproduction in dwarf hamsters (*Phodopus*) // Physiol. Behav. 1994. V. 55. № 5. P. 897–903.
Trivers R.L. Parental investment and sexual selection // Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971 / Ed. B. Campbell. Chicago: Aldine-Atherton, 1972. P. 136–179.

DARWIN'S THEORY OF SEXUAL SELECTION AND THE PROSPECTS OF ITS DEVELOPMENT FROM THE STANDPOINT OF D.K. BELYAEV'S EVOLUTIONARY CONCEPTS

M.A. Potapov, V.I. Evsikov

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: map@ngs.ru

Summary

The significance of D.K. Belyaev's concepts of evolutionary role of stress and destabilizing selection in further development of Charles Darwin's theory of sexual selection is discussed. The destabilizing selection occurs under stressful conditions and extends the span of intra-species variability thus providing a material for acceleration and raising the efficiency of the sexual selection. Darwin's and Belyaev's ideas concerning some aspects of human evolution are referred as well as a supposition of the interaction between the sexual and destabilizing selection in the course of anthropogenesis.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СЛЕДЫ ИСТОРИЧЕСКИХ И ДОИСТОРИЧЕСКИХ МИГРАЦИЙ: КОНТИНЕНТЫ, РЕГИОНЫ, НАРОДЫ

Е.В. Балановская, О.П. Балановский

Медико-генетический научный центр РАМН, Москва, Россия, e-mail: balanovska@mail.ru

Современная геногеография, изучая народы мира по «однородительским» ДНК маркерам (Y-хромосоме, наследующейся по отцовской линии, и митохондриальной ДНК – по материнской линии), реконструирует цепочку последовательно происходивших мутаций («от Адама» или же «от Евы»), определяет место и время их возникновения. Это позволяет проследить процесс расселения человечества по планете. Рассмотрены генетические реконструкции событий истории популяций в диапазоне от 140 тыс. лет до 140 лет. *Южная Африка:* 140 тыс. лет назад произошло разделение современного человечества на два крупных ствола: бушмены и все остальное человечество. Причем почти все разнообразие мтДНК приходится на народы Африки: лишь малая часть ветвей дала побеги на остальных континентах. *Центральная Африка:* 70 тыс. лет назад произошло расхождение генофондов самого низкорослого и самого высокорослого населения планеты – пигмеев и бантуязычных народов. *Неолит Европы:* анализ ДНК древних популяций и современной изменчивости генофонда показал, что, хотя распространение земледелия внутри Европы носило характер «культурной диффузии», его появление в Европе связано с миграцией первых земледельцев из Передней Азии. *Финикийцы:* прослежено их расселение по Средиземноморью. *Крестоносцы:* выявлен их генетический след в Леванте. *Киргизы:* дальняя миграция из енисейских степей на высокогорья Памира. *Русский народ:* мощный генетический пласт восточных славян и ассимилированных финно-угорских племен и отсутствие генетических следов «монгольского ига». *Русский Север:* огромные различия между северными популяциями и обедненность спектра ДНК гаплогрупп из-за дрейфа генов. *Казаки Северного Кавказа:* терские казаки включили в свой генофонд значительное число Y-хромосом от коренного населения Кавказа, а кубанские казаки – не включили. *Надежность геногеографии:* обеспечивается полисистемным подходом – сравнением разных маркеров и данных разных наук.

Ключевые слова: геногеография, Y-хромосома, митохондриальная ДНК, миграции, человечество, Африка, финикийцы, киргизы, русские, поморы, крестоносцы, казаки.

Геногеография – сформировавшаяся наука. Почти столетие назад основатель геногеографии А.С. Серебровский определил ее как науку историческую, а не биологическую. Он считал, что геногеография, используя генетические маркеры, должна описывать историю формирования популяций и пути миграций человека. Сам А.С. Серебровский в качестве генетического маркера использовал фенотипы кур Дагестана – различия куриных популяций указывали на структуру генофонда их хозяев, на интенсивность обмена генами (и обмена курами) между разными ущельями Дагестана.

За прошедший век изменился инструментарий геногеографии, но ее устремленность к истории стала еще выразительней. В арсенале генетики появились новые мощные маркеры истории популяций – «однородительские» маркеры. Первой завоевала популярность митохондриальная ДНК (мтДНК), передающаяся в поколениях по материнской линии: она позволила убедительно обосновать моноцентристскую теорию происхождения человечества и «выход из Африки» как важнейший этап в расселении по планете человека современного вида. В самый разгар исследований мтДНК, когда на ее

изучении сосредоточились усилия большинства популяционных генетиков, на сцену стремительно вышла другая генетическая система – Y-хромосома, наследующаяся в поколениях по отцовской линии. Хотя ей еще не удалось потеснить мтДНК с позиций лидера, Y-хромосома уверенно заняла место рядом с ней. Образовавшийся дуэт стал общепринятым стандартом в мировых исследованиях. В чем же привлекательность этих маркеров? Отсутствие рекомбинации позволяет реконструировать цепочку последовательно происходивших мутаций («от Адама» или же «от Евы»), определить место и время их возникновения, а следовательно – проследить и процесс расселения человечества по планете.

Поэтому современную геногеографию можно назвать наукой об опечатках. Если бы в генетических текстах не было опечаток – мутаций, то геногеографии было бы нечего изучать: все мужчины обладали бы идентичными Y-хромосомами, а женщины – идентичными копиями одной и той же молекулы мтДНК. Мутации служат такими же маркерами, как и ошибки переписчиков летописей – благодаря их ошибкам можно дать относительную датировку разных изводов летописей: те изводы, которые включили и старые «опечатки», и свои собственные, рассматриваются как более поздние.

Такой же подход и в геногеографии. По генетическим опечаткам можно построить филогенетическое древо происхождения всех современных генетических линий от одной исходной и выявлять древнейшее генетическое родство населения разных континентов. Наиболее древние мутации будут задавать основные, наиболее крупные ветви древа Y-хромосомы или мтДНК (*гаплогруппы*). Более поздние мутации показывают, как эти ветви ветвятся на более мелкие (*субгаплогруппы*). Множество листьев (*гаплотипов*) различаются только по самым недавним мутациям и одевают все древо, отражая генетическое разнообразие современного человечества.

Если наложить частоты встречаемости различных мутаций на географическую карту, то мы увидим зоны их скопления – те регионы, в которых волей истории эти опечатки размножились. Чем дольше популяция развивалась в этом регионе, тем больше мутаций она могла накопить. Ее дочерние популяции, отправляясь в путь, захватывали с собой лишь малую часть этого разнообразия. Поэтому мы можем обнаружить и те дочерние регионы, в которые волны миграций занесли те или иные гаплогруппы и гаплотипы. А знание относительного времени возникновения мутаций поможет отделить древние миграции от более поздних.

Конечно, это лишь самые основы, «скелет» того инструмента, которым геногеография отслеживает древние и исторические миграции. Понять его возможности и ограничения легче на живых примерах геногеографических работ. Из огромного массива публикаций мы сделаем случайную выборку – те работы, в которых участвовал наш коллектив. Поскольку они охватывают и целые континенты, и части одного народа, такое беглое рассмотрение позволит охватить большие пространства и времена.

Южная Африка: на заре современного человечества

В популяциях Южной Африки проведен анализ полных нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК (Behar *et al*., 2008). Эта трудоемкая работа необходима для ответа на вопрос – каковы были самые первые этапы микроэволюции *Homo sapiens*. Главным результатом этой работы стало уточнение филогенетического древа человечества (рис. 1). Укажем две важнейшие его черты. Во-первых, разделение древа на два крупных ствола (бушмены и все остальное человечество) произошло по данным о мтДНК более 140 тыс. лет назад. Вторая черта – уже известная из более ранних работ, но от того не менее удивительная. На древе человечества почти все разнообразие приходится на народы Африки. Лишь малая часть ветвей общего древа (показанных на белом фоне) дала побеги на всех остальных континентах – Евразии, Америки, Австралии. Это древо хорошо иллюстрирует общий принцип отслеживания миграций – расселяющиеся популяции, оторвавшиеся от исходного массива, забирают с собой в путь лишь малую часть ветвей, малую часть имеющегося генетического разнообразия. Дальнейшая микроэволюция приводит к росту новых вторичных субгаплогрупп в разных регионах планеты, позволяя прослеживать все более поздние миграции.

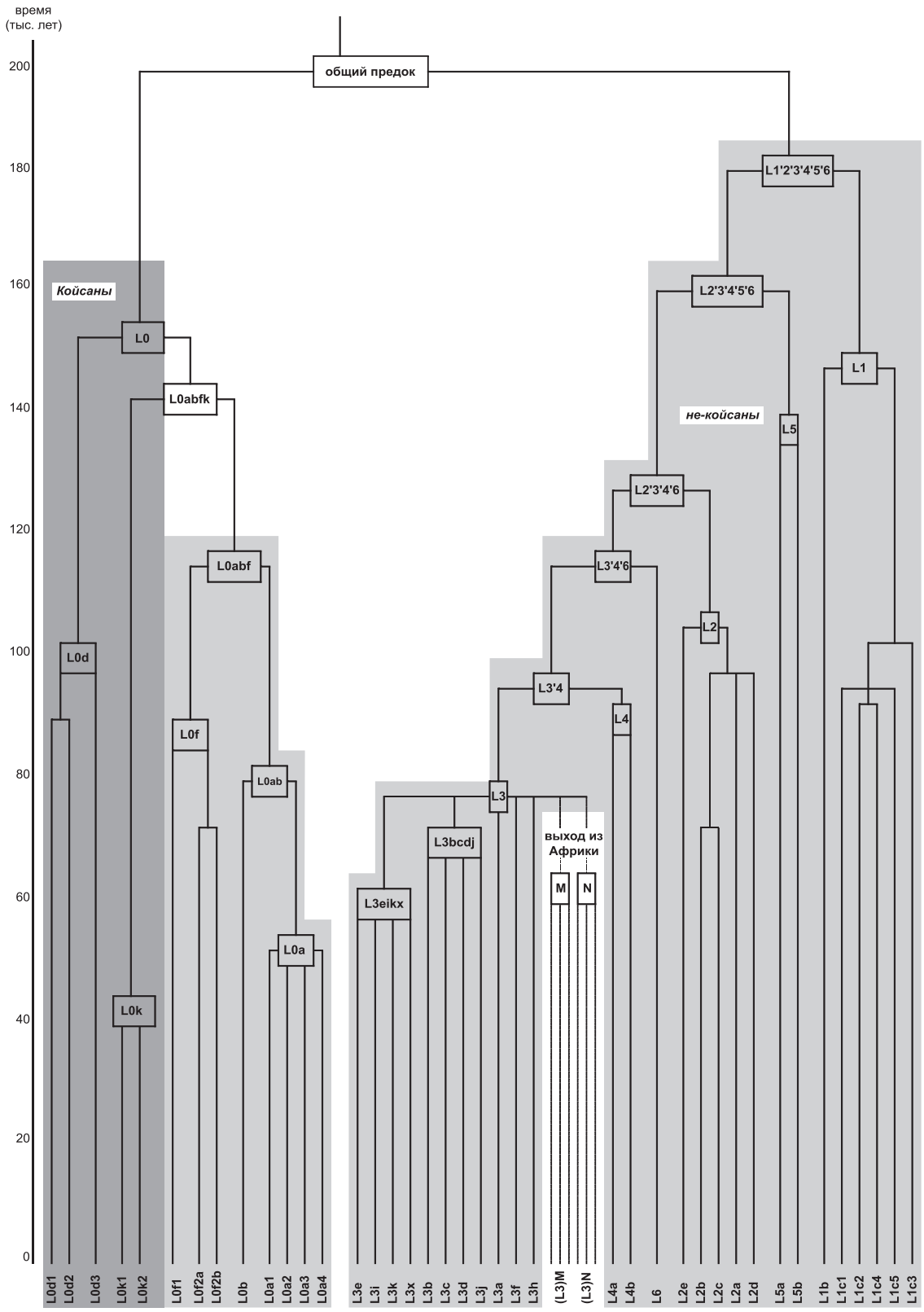


Рис. 1. Первые этапы формирования разнообразия человечества по данным о мтДНК (по: Behar *et al*., 2008).

Темный фон – гаплогруппы, характерные для бушменских (койсанских) популяций; светло-серый фон – гаплогруппы, характерные для остальных популяций Африки; белый фон – гаплогруппы L3-M и L3-N, характерные для популяций остальных континентов.

Центральная Африка: пигмеи, банту и направление брачных миграций

Следующее важное событие в истории населения Африки и человечества в целом – расхождение генофондов самого низкорослого и самого высокорослого населения планеты – пигмеев и бантуязычных народов. По данным о мтДНК около 70 тыс. лет назад существовала их единая общность (Quintana-Murci *et al*., 2008). Их разделение, видимо, было связано с климатическими кризисами в истории нашей планеты. Ледниковые периоды в истории земли имели для Африки не менее катастрофичные последствия, чем для Европы. Это было время иссушения планеты – исчезали леса, их место занимали саванны и пустыни, разделившие предков пигмеев и банту. Только много тысяч лет спустя, когда обе популяции приобрели своеобразные антропологические черты, их ареалы вновь стали соприкасаться. Но, как показано, поток генов между ними был строго односторонним: от пигмеев к банту. Народы банту брали в жены маленьких женщин пигмеев, приносивших свои гаплогруппы мтДНК. Но у пигмеев не прослеживаются линии мтДНК бантуязычных народов.

Неолит Европы: палеоДНК и современная изменчивость генофонда

Первая волна заселения Европы связана с палеолитом. Вторая волна – мезолитическая реколонизация Европы после отступления ледника. Но больше всего споров вызывает третья волна – неолитических земледельцев. В классическом труде археолога Аммермана и генетика Кавалли-Сфорца была сформулирована гипотеза «демического распространения»: именно третья – неолитическая – волна расселения земледельцев сформировала основные черты европейского генофонда (Ammerman, Cavalli-Sforza, 1984). Однако впоследствии данные по митохондриальной ДНК указали на палеолитический возраст большинства европейских гаплогрупп (Richards *et al*., 2000), что позволило обосновать гипотезу «культурного распространения»: миграцию земледелия без земледельцев. Оба этих подхода реконструировали генофонды былых эпох по генетической структуре их современных популяций-потомков.

Но лишь данные по древней ДНК (полученные в надежных лабораториях и получившие мировое признание) дают прямую информацию о генофонде древних популяций. Исследование палеоДНК одной из первых в Европе неолитической культуры – линейно-ленточной керамики (Haak *et al*., 2005) – неожиданно выявило высокую частоту гаплогруппы N1a мтДНК, которая у современных европейцев почти не встречается. Это может означать, что первое земледельческое население Европы действительно почти не оставило потомков. Новые данные, полученные той же группой исследователей в соавторстве с нашим коллективом, позволили уточнить этот вывод: они показали, что эта неолитическая популяция генетически близка к популяциям Передней Азии (Haak *et al*., unpublished data). Это может означать, что хотя распространение земледелия внутри Европы носило характер «культурной диффузии», появление земледелия в Европе связано с далекой миграцией первых земледельцев, что является своеобразным компромиссом между «демической» и «культурной» гипотезами распространения земледелия.

Финикийцы: расселение по Средиземноморью

Последующие миграции затрагивали уже отдельные регионы Европы. Одной из наиболее ярких миграций являлось расселение первого «морского народа» – финикийцев – из узкой прибрежной полосы по островам и полуостровам в восточной части Средиземноморья. Для того чтобы выявить генетические следы этой миграции, был применен особый прием (Zalloua *et al*., 2008a). Были изучены такие пары популяций, чтобы одна располагалась на месте исторически документированной финикийской колонии, а другая – в географически близкой местности, предположительно отражая дофиникийское население. Оказалось, что в каждой паре популяций определенные STR гаплотипы Y-хромосомы указывают на принадлежность к «финикийской» популяции. Детальный анализ геногеографии следов «финикийского гаплотипа» позволил проследить ход экспансии финикийцев.

Крестоносцы: генетический след в Леванте

Спустя несколько тысячелетий пришло время и для обратной миграции – из Европы на Ближний Восток. Речь идет о крестовых походах. Вопрос о генетических последствиях этих событий оставался открытым – по историческим данным нельзя определить, какая часть населения христианских государств Леванта вернулась в Европу, а какая осталась в Леванте. Но геногеография выявила неожиданно четкую картину: у заметной части современного населения Ливана обнаруживается специфический гаплотип Y-хромосомы, который часто встречается у населения западноевропейских стран, но полностью отсутствует в других странах Ближнего Востока (Zalloua *et al*., 2008b). Так был найден явный генетический отпечаток исторических миграций крестоносцев.

Киргизы: прыжок через Тянь-Шань

Заглянем дальше в Азию – уже не в Переднюю, а в Центральную. Происхождение киргизов – одна из загадок истории. На нынешней территории они появились исторически недавно, а родина их предположительно – енисейские степи. Мы провели экспедиции к двум группам киргизов – Памира и Тянь-Шаня. Оказалось, что при общем сходстве этих генофондов по маркерам Y-хромосомы между ними обнаруживается и примечательное различие: южная – памирская – группа киргизов обладает высокой частотой гаплогруппы N1c, тогда как у киргизов Тянь-Шаня эта гаплогруппа практически отсутствует (Balanovsky *et al*., unpublished data). Однако из общего распространения этой «сибирской» гаплогруппы ожидается обратная картина! Анализ STR маркеров показал, что причина именно в миграциях, а не в дрейфе генов. Эти данные указывают на прямые миграции между столь отдаленными регионами, как Южная Сибирь и плоскогорья Восточного Памира.

Русский народ: миграции из Европы и из Азии

Перейдем теперь к рассмотрению русских популяций. Исторические науки сообщают нам о многих миграциях, предположительно повлиявших на формирование русских популяций. Чаще всего обсуждаются две наиболее крупные и известные миграции: расселение восточных славян в 8–9 вв., направленное с юго-запада на северо-восток, и миграция степных народов с востока в монгольский период (преимущественно в 13 в.). Данные, полученные нашим коллективом по Y-хромосоме (Balanovsky *et al*., 2008) и по мтДНК (Балановский и др., неопубл. данные), подтверждают огромную роль в формировании русского генофонда первой из этих миграций.

Так, гаплогруппа R1a, которая в Европе характерна главным образом для славянских популяций, встречается преимущественно в южных и центральных русских популяциях, а при движении к северу ее частота снижается. И, напротив, при движении в том же направлении от южных к северным русским популяциям постепенно нарастает частота гаплогруппы N1c (N3), которая среди всех европейских популяций чаще всего встречается у народов финской и балтийской групп. Такая картина могла сформироваться в результате постепенной славянской экспансии в северном направлении, сопровождавшейся ассимиляцией автохтонных финно-угорских и балтских племен. В каждом следующем поколении очередной шаг миграции предпринимала смешанная популяция, образовавшаяся в предыдущем поколении, и так постепенно при движении к северу исходный «восточно-славянский» генофонд все в большей мере вбирал в себя автохтонные элементы.

Данные по митохондриальной ДНК, к сожалению, не позволяют нарисовать столь же подробную географическую картину, поскольку степень географической дифференциации для мтДНК значительно меньше, чем для Y-хромосомы. Однако рассмотрение митохондриального генофонда не отдельных популяций, а всей совокупности данных по русскому населению Центральной России приводит к тем же выводам. Наибольший процент совпадений гаплотипов, встреченных в русских популяциях, также характерен и для других восточнославянских народов (украинцев и белорусов) и для разных групп финно-угорских народов (западно-финских и волго-финских). Доля же общих гаплотипов с западными и южными славянами, как и с тюркскими народами Европы, у русских

значительно меньше. Это вновь указывает на важную роль финно-угорского субстрата в формировании русского генофонда.

Что же касается второй из крупных миграций, связанных с монгольским завоеванием средневековых русских княжеств, то ее генетические следы обнаружить не удается. И вновь этот вывод взаимно подтверждается анализом и мтДНК, и Y-хромосомы, и данными антропологии. Например, суммарная частота восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК в русских популяциях не достигает и 2 %: эта же частота характерна и для западноевропейских народов. Для Y-хромосомы типичным «монгольским» маркером является гаплогруппа С (ее носителем был, как считается, Чингисхан, – эта гаплогруппа является самой частой у монголов и родственных им народов). Однако в русских популяциях гаплогруппа С практически не встречена (частота не достигает 1 %, т. е. с формально-генетических позиций полиморфизм по этому признаку в русских популяциях отсутствует, и русское население может считаться полностью «генетически европейским»).

Северные русские: пенеги

Кроме основного ядра русского народа на окраинах его ареала сформировались две субэтнические группы: на севере – поморы, на юге – казаки. Русский Север сыграл в русской истории особую роль хранителя древней культуры. Известно, например, что даже былины южного «киевского цикла» не сохранились на своей родине и были записаны на Русском Севере. Подобным образом на севере, менее подвергавшемся миграциям последних столетий, лучше мог сохраниться и генофонд. Однако изоляция северных популяций, приводя к ослаблению пресса миграций, в то же время могла вызывать и усиление пресса дрейфа генов. И действительно, изучение генофонда Русского Севера выявляет действие обоих этих факторов (Балановская, Балановский, 2007а, б).

На рис. 2 показано взаимное генетическое сходство по маркерам Y-хромосомы русских популяций из различных частей исторического реала. Легко заметить, что все южные и центральные русские популяции генетически похожи и формируют единый гомогенный кластер, тогда как разные популяции Русского Севера значительно отличаются как от южно-центрального кластера, так и друг от друга. Такие большие различия между северными популяциями являются хорошей иллюстрацией действия дрейфа генов. Спектр митохондриальных гаплогрупп в северных популяциях в основном воспроизводит усредненный об-

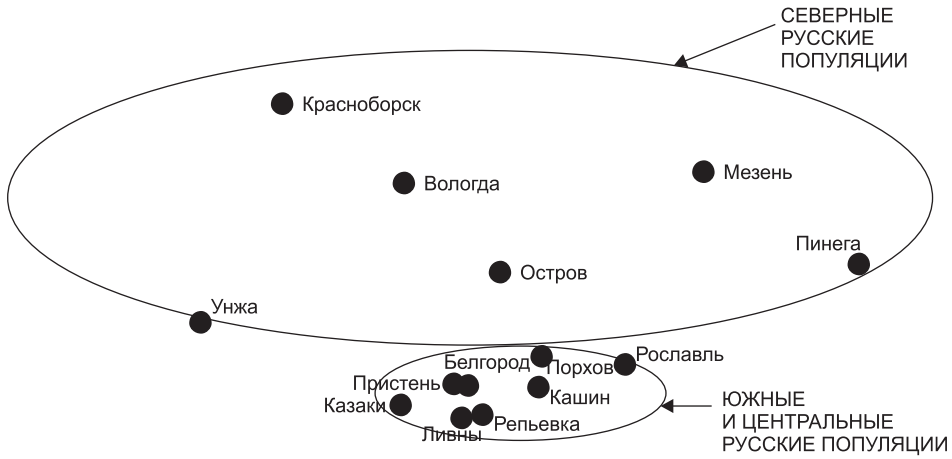


Рис. 2. Структура русского генофонда по маркерам Y-хромосомы (по: Balanovsky *et al*., 2008).

Показана степень генетического сходства разных русских популяций (диаграмма многомерного шкалирования). Эллипсами показаны кластер южных и центральных популяций и кластер северных популяций. Сравнительные размеры двух эллипсов отображают огромную степень разнообразия северных популяций по сравнению с центральными и южными.

щерусский спектр, свидетельствуя об общем корне всех: южных, центральных и северных русских популяций. Можно полагать, что эти гаплогруппы были принесены на север первыми русскими поселенцами в 12–13 вв. и до сих пор сохраняются у их потомков. В то же время на севере с небольшими частотами встречены и нетипичные для русских гаплогруппы A и D5, которые встречаются у соседних финно-угорских народов северо-востока Европы. Очевидно, что здесь мы снова видим генетическое свидетельство ассимиляции мигрировавшими сюда славянами автохтонного финно-угорского населения. Но мы видим больше: не только схему формирования этой северно-русской популяции, но и последующую историю ее генофонда, протекавшую из-за малого пресса миграций под знаком генетического дрейфа. И видим мы это опять-таки по спектру гаплогрупп, который на Русском Севере, оказывается, хотя и сходен с общерусским, но значительно обеднен: многие гаплогруппы, представленные в Центральной России, на Русском Севере исчезли в результате случайного дрейфа.

Генофонды различных групп казачества: контрасты

Совершенно иначе складывалась судьба русского генофонда на противоположной – южной – окраине русского ареала. Казачьи группы, сформировавшиеся на границах со степными и горскими народами Предкавказья и Северного Кавказа, не испытывали значительного дрейфа генов. Зато они в полной мере подвергались влиянию миграций в ходе богатой событиями истории этого региона. Наиболее любопытные результаты получены при анализе полиморфизма Y-хромосомы у терских и кубанских казаков (Balanovsky *et al*., unpublished data). Терское казачество является самым первым на Кавказе и исходно было немногочисленным. Напротив, кубанское казачество сформировалось исторически поздно (в 19 в.) за счет массовых миграций с Дона, а также внутренних областей России и Украины. К этим историческим сведениям генетическое исследование добавило новую любопытную черту. Оказалось, что терское казачество вобрало в себя более четверти местных, автохтонных кавказских гаплотипов Y-хромосомы. Кубанское же казачество не имеет генетического сходства с кавказскими народами (хотя проживает с ними бок о бок уже два века), и его генетический портрет совпадает с портретом населения Южной России и Украины. Можно полагать, что в ходе раннего периода жизни терских казаков на Кавказе их отношения с окружающими народами были более мирными, чем впоследствии в период Кавказской войны, и терские казаки включили большое число мужчин – выходцев из окружающих горских народов.

Надежность генетики – сравнение итогов разных наук

Даже такой беглый обзор разворачивает внушительную панораму миграций популяций человека, в изучении которых большую роль сыграли данные популяционной генетики: от древнего отделения бушменской ветви человечества 140 тыс. лет назад в Южной Африке до формирования кубанских казаков полтора века назад на Северном Кавказе. Такие успехи генетики в изучении доисторических, исторических и современных миграций обеспечили ей большой авторитет в глазах смежных, особенно гуманитарных наук, таких, как археология, сравнительная лингвистика и отчасти физическая антропология.

Но большой авторитет накладывает на нас и большую ответственность за достоверность и обоснованность наших выводов. К сожалению, не всегда генетикам удается устоять перед соблазном поспешных интерпретаций и ярких выводов. И наиболее трезво мыслящие гуманитарии замечают ту легкость, с которой выводы генетиков меняются на противоположные всего лишь через несколько лет. Что же делать, как отличить достоверные выводы генетических исследований (которые уже не изменятся при появлении новых данных или новых методов их анализа) от выводов сиюминутных и шатких? Это задача непростая, но крайне важная.

Один из возможных ответов состоит в тщательном следовании хорошо известным правилам популяционно-генетического обследования: достаточного объема выборок (более 70 человек для аутосомных и более 150 человек для однородительских – гаплоидных – марке-

ров); репрезентативности выборок (включение только неродственных индивидов, относящихся к коренному населению популяции вплоть до третьего поколения) и другим.

Второй, дополняющий первый, путь к повышению надежности наших выводов – во взаимном подтверждении результатов, полученных при использовании разных маркеров.

Важным шагом на этом пути является одновременное использование данных по мтДНК и Y-хромосоме: при этом надежными следует признавать только те результаты, которые подтверждены обеими системами. Однако обе эти системы в сущности очень похожи: обе гаплоидны, не рекомбинируют, анализируются одними и теми же филогеографическими методами, наиболее уязвимы для действия дрейфа генов. А это может привести к искажениям реконструируемой картины миграций. Поэтому следующий шаг – это расширение спектра анализируемых генетических систем за счет аутосомных ДНК и классических генных маркеров, а также включения информативных квазигенетических систем – фамилий, антропологических, археологических и лингвистических признаков. Когда картины мира – русского, европейского, евразийского – совпадают вопреки тому, что они обрисованы совершенно разными свидетелями (генетикой, антропонимикой, антропологией), мы можем быть уверены, что генетические следы миграций реальны и достоверны.

Использование многих систем – полисистемный подход – не только позволяет достичь нового уровня надежности результатов генетических исследований и тем самым укрепить авторитет генетики в глазах смежных наук, но и открывает путь к реальному синтезу знаний об истории популяций человека, полученных самыми разными науками.

Литература

Балановская Е.В., Балановский О.П. Русский генофонд на Русской равнине. М.: Луч, 2007а. 416 с.

Балановская Е.В., Балановский О.П. Русский генофонд: свидетельства «очевидцев» // Наука в России. 2007б. № 2. С. 54–63.

Ammerman A.J., Cavalli-Sforza L.L. Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe. Princeton. N.J.: Princeton Univ. Press, 1984.

Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A. *et al*. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context // Amer. J. Hum. Genet. 2008. V. 82. № 1. P. 236–250.

Behar D.M., Villems R., Soodyall H. *et al*. The dawn of human matrilineal diversity // Amer. J. Hum. Genet. 2008. V. 82. № 5. P. 1130–1140.

Haak W., Forster P., Bramanti B. *et al*. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites // Science. 2005. V. 310. № 5750. P. 1016–1018.

Quintana-Murci L., Quach H., Harmant C. *et al*. Maternal traces of deep common ancestry and asymmetric gene flow between Pygmy hunter-gatherers and Bantu-speaking farmers // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. № 5. P. 1596–1601.

Richards M., Macaulay V., Hickey E. *et al*. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool // Amer. J. Hum. Genet. 2000. V. 67. № 5. P. 1251–1276.

Zalloua P.A., Platt D.E., El Sibai M. *et al*. Identifying genetic traces of historical expansions: Phoenician footprints in the Mediterranean // Amer. J. Hum. Genet. 2008a. V. 83. I. 5. P. 633–642.

Zalloua P.A., Xue Y., Khalife J. *et al*. Y-chromosomal diversity in Lebanon is structured by recent historical events // Amer. J. Hum. Genet. 2008b. V. 82. № 4. P. 873–882.

GENETIC TRACES OF HISTORIC AND PREHISTORIC MIGRATIONS: CONTINENTS, REGIONS, PEOPLES

E.V. Balanovskaya, O.P. Balanovsky

Medical-Genetic Research Center, Russian Medical Academy, Moscow, Russia,
e-mail: balanovska@mail.ru

Summary

The subject of the modern gene geography is studying the uniparental genetic markers (Y chromosome, inherited along the paternal line, and mitochondrial DNA, inherited along the maternal line) in the ethnic groups across the globe. This implies reconstruction of the chain of consequential mutations till Adam or Eve, respectively, as well as estimating the time and place of origin of these mutations. This allows to trace human migrations on our planet. Genetic reconstructions of the migrations which took place in time frame from 140 thousand years till 140 years are described. *Southern Africa:* 140 000 years ago the human population did split into two major branches: the Khoisan one and the rest of humanity. And all the variation of mitochondrial DNA is found in Africa while only few sub-branches gave descendants in the other continents. *Central Africa:* 70 000 years ago the split took place between gene pools of the tallest and the shortest populations of the world, namely Bantu and Pigmy. *The European Neolithic:* analysis of the ancient DNA as compared with present-day distribution demonstrates that though spread of farming in Europe was in agreement with cultural diffusion model, the first appearance of farming in Europe was due to migration of farmers from the Near East. *Phoenicians:* the spread across the Mediterranean has been traced. *Crusaders:* the descendants of their population were found in Levant. *Kirghiz:* the long distance migration from Yenisei steppes to the Pamir mountains. *Russians:* the prevalent genetic layer in their gene pool is the Eastern Slavonic and assimilated Finno-Ugric one with the absence of the «Mongolian» genetic influence. *Northern Russians:* high differentiation among populations and narrower spectrum of haplogroups, both caused by the genetic drift. *Cossacks of the North Caucasus:* Terek Cossacks incorporated in their gene pool the indigenous North Caucasian Y chromosomes, while Kuban Cossacks did not. *The reliability of gene geography:* provided by the multi-system approach, which implies comparisons of different genetic markers and results of different branches of science.

ДАРВИНОВСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И РЕГУЛЯТОРНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

В.В. Суслов, Н.А. Колчанов

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

В истории естествознания теории эволюции и теории неизменяемости видов одинаково популярны, однако камнем преткновения для всех додарвиновских эволюционистов был поиск движущих сил эволюции. Историческая заслуга Ч. Дарвина – не столько создание эволюционной теории вообще, сколько признание за неопределенной изменчивостью статуса самостоятельного биологического феномена. Эволюция по Дарвину – постоянное преобразование в ряду поколений индивидуальной неопределенной изменчивости, «мало интересной для систематика», в изменчивость дискретных групп – таксонов. Отбор – логическое следствие изменчивости. Таким образом, Дарвин впервые создал теорию эволюции, не требующую особых внешних сил, которые пришлось постулировать его предшественникам. Однако, каким образом такая непрерывная эволюция приводит к дискретному результату? В организации регуляторных районов генов, активных сайтов белков и в генных сетях присутствуют эволюционно-консервативные модули, задающие пространства возможностей, ограничивающие изменчивость и канализирующие эволюцию. Это позволяет по-новому взглянуть на закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и другие случаи параллельной эволюции. Модули самоподдерживаются за счет дупликаций и конвергентной молекулярной эволюции. Выводя из-под отбора часть мутаций, модули способствуют их накоплению в квазинейтральном режиме, подготавливая дальнейшую эволюцию и обеспечивая ее неповторимость.

Ключевые слова: эволюция, параллелизм, неопределенная изменчивость, генная сеть, коэкспрессирующиеся гены, транскрипционный фактор, закон гомологических рядов.

Введение

В 1972 г. палеонтологи Н. Элдридж и С. Гулд сформулировали теорию прерывистого равновесия (пунктуализм), согласно которой в ходе филогенеза большую часть времени таксоны неизменны. Интенсивные морфофункциональные перестройки характерны лишь для относительно кратковременных периодов кладогенеза (эволюционный взрыв), после чего таксон вновь впадает в стазис (Eldredge, Gould, 1972). Большой интерес к этой теории был вызван не столько ее новизной (сходные взгляды высказывались и ранее (Берг, 1922; Симпсон, 1948; Давиташвили, 1970; Грант, 1991)), сколько тем, что авторы вновь привлекли внимание к проблеме дарвиновской эволюционной теории: каким образом непрерывная эволюция приводит к дискретному результату – новым таксонам? В статье рассмотрены особенности структурно-функциональной организации различных биологических единиц, от макромолекул до генных сетей, и выдвинута гипотеза о существовании в них эволюционно консервативных модулей различной природы. Мутации и дупликации генов обеспечивают комбинаторику модулей. Эволюция, идущая за счет комбинаторики и экспансии модулей, в локальном масштабе обеспечивает адаптации, а в долговременном – препятствует утрате модулей. При этом мутации обеспечивают унификацию фенотипа, самоподдерживая модули. Существование модулей позволяет объяснить параллелизм, выявляемый на фенотипическом (гомологические ряды) и молекулярно-генетическом материале. Обратные связи в модулях уменьшают последствия генетического груза, обнейтраливая изменчивость. Ослабление или разрушение обратных связей проявляется в де-

стабилизации фенотипа – всплеске дарвиновской неопределенной изменчивости. Восстановление обратных связей вновь унифицирует фенотип, переводя таксон из режима эволюционного взрыва в режим стазиса.

Эволюционные концепции до и после Дарвина

С момента зарождения естественных наук вообще и биологии в частности понятия «эволюция» и «отбор» использовались не менее широко, чем представления о неизменности видов (элементов). Термин «эволюция» дословно означает развертывание (от лат. evolutio), иными словами – процесс изменения системы, детерминированный ее исходным состоянием и внешними воздействиями (Dobretsov *et al*., 2008). Последние лишь ускоряют или замедляют развертывание. А.А. Любищев (1982) полагал, что в предельном случае (если известны исходное состояние системы и параметры воздействий) изменения системы хорошо предсказуемы – процесс детерминистически воспроизводим. Такая интерпретация эволюции служила и служит неотъемлемым компонентом большинства космогонических систем, начиная от Анаксимандра (ок. 610–540 до н. э.) и кончая современными теориями эволюции Вселенной, звезд, планет, климата, ландшафта и т. д. (Воронцов, 1999). Более того, эволюционизм в естественных науках доминировал, как ни странно, на протяжении большей части европейского Средневековья, по крайней мере, с того момента, когда А. фон Больштедт (1193/1207–1280) оформил основные положения алхимии[1], связав ее с физикой Аристотеля (Джуа, 1966). Опровержение аристотелевой физики Галилеем, Ньютоном и Торричелли (Льоцци, 1970) одновременно привело и к отказу от эволюции[2], после чего в естественных науках надолго утвердились взгляды о неизменности элементов (видов)[3].

Концепция отбора также широко использовалась. В частности, исторический оппонент Ч. Дарвина Ж.-Б. Ламарк считал отбор (хотя и не использовал этот термин) неотъемлемым фактором эволюции. Основные факторы эволюции по Ламарку: 1) стремление живых существ к совершенству, понимаемому как увеличение разнообразия способностей взаимодействовать с внешней средой; 2) это стремление реализуется благодаря наследованию благоприобретенных признаков (адаптивных модификаций – в современной терминологии), в результате упражнения различных органов; 3) результаты такой тренировки передаются потомству у раздельнополых видов при эндогамии лишь при условии подбора пар, тренирующих признаки в одном и том же направлении длительное время[4] (Ламарк, 1911). Именно невыполнение *подбора пар* у человека объясняет, по Ламар-

[1] Сильно упрощая, можно сказать, что различия между «землями» (рудами) и составляющими их элементами алхимики объясняли различной пропорцией в них металлического и неметаллического начал – философской ртути и философской серы. Пропорция постепенно медленно меняется под воздействием элементов друг на друга в «лоне земли». Трансмутация элементов – ускоренный вариант такой эволюции, воспроизведенный в реторте (Фламель, 2001; Штрубе, 1984). Таким образом, эволюция мыслится как постепенное нарушение равновесия. Соответственно, возврат к равновесию обеспечивает круговорот начал и стабильность аристотелевской лестницы природы. Следуя аристотелевой традиции, А. фон Больштедт считал «земли» и минералы царством природы наряду с растениями и животными, соответственно допуская трансмутацию и для последних. Создание такой всеобщей алхимической «теории эволюции» растянулось на 200 лет и было закончено Корнелием Агриппой (1486–1535) (Ютен, 2005).

[2] Одним из важнейших концептуальных достижений физики Галилея–Ньютона было представление об идеальных объектах, позволявшее широко применять математический аппарат (Льоцци, 1970). Заимствовав из физики представление об идеальных объектах (например типы строения Кювье (Кашев, 1963)), биология невольно позаимствовала и ньютоново представление о силе как мере взаимодействия объектов. Эволюция мыслилась как аналог движения с ускорением, и камнем преткновения для эволюционистов был поиск силы, обеспечивающей это ускорение. Э. Жоффруа Сент-Илер видел источник эволюции в прямом воздействии среды. У Ламарка наоборот организм отталкивается от среды, побуждаемый стремлением к совершенству тренировать органы (Холодковский, 1923). Теории неизменности видов никаких сил не требовали, поэтому оказались в более выигрышном положении.

[3] Впервые о виде как о реально существующем биологическом феномене заговорил Дж. Рей (1627–1705), прибавивший к аристотелевскому требованию морфологического сходства (species, от лат. specere – разглядывать, т. е. вид – то общее, что можно выделить взглядом) требование устойчивого наследования этого сходства при эндогамии. До Рэя вид оставался абстрактной категорией классификации как живых существ, так и косных тел («земли», минералы, химические вещества) (Cain, 1999).

[4] «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием внешних обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, и, следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа … все это она сохраняет – путем размножения – в новых особях, происходящих от прежних, *если только приобретенные изменения общи обоим полам*» (Ламарк, 1911) – упоминание о подборе пар выделено нами курсивом.

ку, отсутствие эволюции современного *Homo sapiens* (Ламарк, 1911)[5]. Показательно, что упоминание Ламарком отбора (в форме подбора пар) как фактора эволюции совершенно выпало из поля зрения как его последователей, так и критиков[6], поскольку и те и другие рассматривали индивидуальную изменчивость не как важный биологический феномен, а скорее как помеху, мешающую описать некую идеальную особь – диагноз таксона[7]. Оперирование идеальными объектами, позволившее создать экспериментальную биологию, было заимствовано биологами из физики Галилея–Ньютона. Усредненная идеальная особь – носитель диагноза таксона – оставалась центральным объектом биологии от К. Линнея до Ж. Кювье (Кашев, 1963). С точки зрения Ламарка, изменчивость благоприобретенного признака в природных популяциях – лишь следствие разной степени его тренировки (Ламарк, 1911). Но поскольку общее направление тренировки одинаково для всех, потому что задается внешней средой, одинаковой для всех, признак должен возникать многократно и конвергентно у разных особей. В такой ситуации большинство вариантов подбора пар равнозначны, отсекаются лишь крайние, нежизнеспособные случаи. Сходных взглядов придерживался Л.С. Берг, дополнив общую внешнюю среду (хорономия) общей внутренней средой (белки с их общим набором пространственных конформаций) (Берг, 1922, 1977).

Между тем характерным свойством живого является именно феноменальная изменчивость на всех уровнях его организации. В мире нет двух одинаковых особей, не говоря уже о таксонах. Исторической заслугой Ч. Дарвина является объяснение эволюции именно через феномен биоразнообразия. Отметив на материале домашних животных, что сходные изменения могут наблюдаться при разных внешних условиях так же, как различные изменения – при сходных условиях, Дарвин (1941) впервые рассмотрел изменчивость как самостоятельный важный биологический феномен.

Таким образом, Дарвина можно считать предтечей генетики – в научно-исследовательской программе[8] биологии он подготовил генетике одно из центральных мест. Хотя исследование изменчивости – одно из самых древних направлений[9] биологии (Гайсинович, 1935; Вавилов, 1967а; Воронцов, 1999; Фандо, Музрукова, 2008), отношение к изменчивости как к побочному явлению – неправильности развития или помехе, наведенной средой, привело к вытеснению таких работ на периферию научного знания или вообще в область искусства. Именно поэтому работа Г. Менделя, вышедшая в разгар дискуссий вокруг дарвиновского «Происхождения видов …», осталась неоцененной современниками, хотя и не раз цитировалась (Голубовский, 2001). Также были забыты А. Келликер и К. Негели (Филипченко, 1977), впервые указавшие на роль нейтральных изменений в эволюции.

---

[5] «Смешение же двух особей, имеющих различные качества и форму, ставит неизбежное препятствие непрерывной передаче и этих качеств, и этих форм. Вот почему у человека, которому приходится испытывать на себе влияние столь многих обстоятельств, качества и случайно приобретенные им недостатки не сохраняются и не передаются из поколения в поколение». (Ламарк, 1911).

[6] Таким образом, неоламаркисты вернулись фактически не к Ламарку, а к Жоффруа. Сент-Илеру (Филипченко, 1977).

[7] Игнорирование индивидуальной изменчивости, в частности, было одной из причин популярности ламаркистских концепций именно среди палеонтологов (Оуэн, Осборн, Коп и др.).

[8] И. Лакатоши выделяет в развитии научного направления – «научно-исследовательской программы» – стадии формирования «твердого ядра», включающего базовый набор научных теорий, правил положительной эвристики, определяющих направления и методы поиска новых фактов и гипотез, подтверждающих теории, и правил отрицательной эвристики, выполняющих противоположную функцию. Благодаря этим правилам на следующей стадии «ядро» окружается «защитным поясом» из служебных гипотез, объясняющих все новые и новые эмпирические факты. Размер «пояса» колеблется – часть служебных гипотез опровергается. Научно-исследовательская программа может быть отвергнута лишь конкурирующей научной программой, пояс которой растет быстрее (Лакатос, 1964; Lakatos, 1978).

[9] Первые систематизированные сводки по изменчивости и гибридизации домашних животных (прежде всего лошадей) составлялись уже в средневековых арабских «домах мудрости» (al-Hassan A.Y., Hill, 1987) – аналогах европейских университетов (Боголюбский, 1959). Особое место занимала селекция в доколумбовых цивилизациях Америки: отсутствие домашних животных в Мексике заставляло вести огородное хозяйство с индивидуальным подходом к растению (Вавилов, 1967а), а централизованное распределение заставило инков ввести аналоги государственных сортоиспытательных станций (Галич, 1990). Опыты с гибридами ставил К. Линней, получивший менделевские соотношения, но не сумевший увидеть в них закономерность (Скворцов, 2007). И.Г. Кельрейтер, напротив, увидел в поглощающих скрещиваниях общую закономерность, обеспечивающую константность вида у животных и растений, и прямую аналогию с алхимической трансмутацией элементов (Кельрейтер, 1940).

В ламарковской триаде «стремление к совершенству» приписывается таксону наподобие механической силы. В зависимости от того, действует сила или нет, таксон, мыслимый как нечто монолитное, может эволюционировать. По Дарвину, таксон состоит из множества различающихся элементов (особи или семьи, как у общественных насекомых (Дарвин, 1991)), элементарные акты взаимодействия которых («борьба за существование») определяют эволюцию [10], которую можно определить как преобразование в череде поколений индивидуальной неопределенной изменчивости, «мало интересной для систематика» (Дарвин, 1991), в изменчивость групповую и далее в константные таксономические признаки (Левонтин, 1978). Это преобразование идет под действием отбора – дифференциального переживания, которое само есть следствие биоразнообразия. На место идеализированной особи Дарвин поставил реально существующие популяции – группы особей (иначе невозможно выявить изменчивость), связанные родством (иначе невозможно выявить наследственность). Эволюция, таким образом, является неотъемлемым сущностным свойством таксона: в триаде «изменчивость–отбор–наследственность» все три члена логически связаны. Такая логическая стройность и предопределила как успех теории, так и бурную дискуссию вокруг нее. В ходе дискуссии, которую можно определить как «эволюция: да или нет», данные Менделя, касающиеся константных [11] нейтральных признаков (Мендель, 1935), не прибавляли аргументов ни противникам, ни сторонникам дарвинизма, поэтому остались невостребованными.

Дарвиновская постановка проблемы потребовала пересмотреть определение эволюции. В его теории эволюция является детерминистически невоспроизводимым и потому преимущественно дивергентным процессом (Дарвин, 1991). В ее ходе одна закономерная траектория развития спонтанно и случайно заменяется на другую – одну из множества возможных. Вероятностный характер замены следует из определения неопределенной изменчивости, под которой Дарвин понимал признаки с неустойчивым, варьирующим в череде поколений и от особи к особи проявлением (с широкой нормой реакции в современных терминах) (Дарвин, 1991) и отличал их от внезапного, случайного изменения признака, константно наследуемого в череде поколений – «спорта» [12].

Однако введение такой случайной категории, как неопределенная изменчивость, в качестве базового элемента научной теории, более того, картины развития мира, настолько шло в разрез с общепринятыми научными концепциями, что вызвало интуитивное отторжение значительной части научного сообщества [13]. Вся последующая драма идей вокруг дарвинизма, как это отмечали Филипченко (1977) и Воронцов (1999), по сути, связана с попытками либо ограничить, либо вовсе исключить базовый элемент случайности. Таким образом, как только дискуссия «эволюция: да или нет» сменилась на дискуссию «неопределенная изменчивость: да или нет», законы Менделя обрели актуальность и вскоре были переоткрыты.

Сам Дарвин первоначально рассматривал неопределенную изменчивость лишь как изменчивость, механизмы и закономерности возникновения которой предстоит изучить, а затем был вынужден отступить на позиции ламаркизма (теория пангенезиса). Результаты поисков закономерностей неопределенной изменчивости Дарвин (1941) обстоятельно изложил в работе «Изменение животных и растений в домашнем состоянии». В частности, в ней был систематизирован накопленный на тот момент в науке материал по межпородным и межвидовым скрещиваниям и по плодовитости гибридов. На качественном уровне Дарвин описал доминирование, наследование, связанное с полом, и расщепление гибридов в F_2, но при этом остался равнодушен к числовым соотношениям [14]. Оставаясь верным

[10] В этом смысле теорию Дарвина можно считать одним из первых прорывов в неклассическую науку с ее вероятностной картиной мира.

[11] Таким образом, именно достоинство работы Менделя – выбор константных контрастных форм, позволивший провести математический анализ, – привело к тому, что работа оказалась невостребованной.

[12] Английский садоводческий термин. Хотя Дарвин (1991) не исключал роли «спортов» в эволюции, основным материалом для нее он все же считал неопределенную изменчивость.

[13] В 1920 г. XX в. аналогичная ситуация сложилась в физике вокруг квантовой механики (Льоцци, 1970).

[14] Так, выяснив, что признаки могут устойчиво наследоваться даже тогда, когда не принадлежат обоим родителям (гомозиготы в F_2 по современной терминологии), Дарвин ограничился замечанием, что такие формы в потомстве не преобладают (Дарвин, 1941).

себе, Дарвин искал законы именно варьирования признаков (экспрессивности и пенетрантности в современной терминологии), а не комбинаторики константных признаков (Darwin, 1877; Дарвин, 1941). Теория пангенезиса предлагала такой, пусть и умозрительный [15], механизм.

Справедливости ради надо заметить, что и в генетике вопрос о закономерностях экспрессивности и пенетрантности признаков был поставлен более чем через 20 лет после переоткрытия законов Менделя (Timofeeff-Ressovsky, 1927; Вавилов, 1967б). Первые генетики, напротив, отказались не только от неопределенной изменчивости, но и от отбора вообще (мутационная теория Коржинского –де Фриза (Коржинский, 1899)). Впоследствии отбор был восстановлен, прежде всего в рамках балансовой теории С.С. Четверикова (Левонтин, 1978). В синтетическую теорию эволюции отбор вошел как сито, фильтрующее мутации (по сути – дарвиновские «спорты») и рекомбинации (Грант, 1991). Таким образом, константная изменчивость, которая исходно, по Дарвину, являлась результатом взаимодействия неопределенной изменчиво-сти и отбора, в рамках СТЭ служит пассивным материалом для отбора и должна накапливаться пропорционально дивергенции таксонов.

Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова

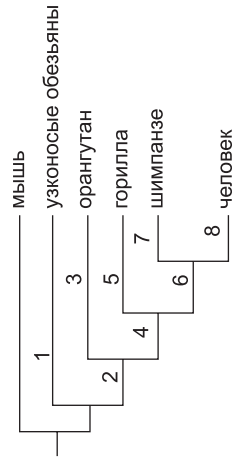
Между тем сравнение уровней молекулярной, морфофизиологической и биохимической дивергенции говорит об отсутствии такой корреляции. Так, несмотря на большие морфологические и поведенческие различия между человеком и шимпанзе, полногеномные сравнения дают оценки межвидовых различий в пределах 1–2 %, т. е. не выше, чем между шимпанзе и другими человекообразными обезьянами (Wildman *et al*., 2003; Glazko *et al*., 2005). В то же время сравнение генов-ортологов позволяет выявить консервативные и быстро эволюционирующие функциональные группы генов. Так, у млекопитающих быстро и адаптивно эволюционируют гены иммунитета, гены, связанные с репродукцией, гены ольфакторных рецепторов и гены модификации хроматина. У человекообразных к ним добавляются гены транспорта (ионный транспорт, липидный транспорт, транспорт O_2), гены нервной системы (в том числе гены допаминовой и серотонинэргической систем), транскрипционных факторов и раннего эмбриогенеза, в частности, ответственные за развитие антериорной части тела (Wildman *et al*., 2003; CSAC, 2005; Arbiza *et al*., 2006) (рис. 1).

Полногеномные исследования заставили пересмотреть монофилию таксонов, выстроенную на эмбриональном, морфологическом и биохимическом сходстве. Например, для эукариот оспорено единство ракообразных и их родство с насекомыми (Шаталкин, 2003; Cook *et al.*, 2005; Regier *et al*., 2005). У прокариот поставлена под сомнение монофилия такой консервативной группы, как цианобактерии (Захаров-Гезехус, 2008). Аналогичные примеры есть в частной систематике любого крупного таксона (млекопитающие (Asher, 2007), птицы [16] (Edwards *et al*., 2005) и т. д.).

Сходные результаты дал многолетний эксперимент по доместикации. Высокий уровень изменчивости у экспериментально доместицируемых видов (лисицы, норки) демонстрировал параллелизм с домашними животными и даже птицами, тогда как генетический анализ не выявил соответствующего генетического разнообразия. Напротив, разные новации имели сходную генетическую основу (Беляев, 1987; Трапезов, 2008; Трут, 2008). Во всех этих группах дестабилизация фенотипа объясняется общим вектором отбора, направленным на слом нейрогуморальных регуляторных систем (Беляев, 1987; Науменко, 1988; Шульгина, 2007). Однако дестабилизация затронула сравнительно небольшую фракцию генов, включающую функциональные группы формирования скелета, габитуса и онтогенеза

[15] Состоя в переписке с Ш. Нодэном, Дарвин в теории пангенезиса исходил из его экспериментов, предвосхитивших работу Менделя. Но, восприняв идею наследственных сущностей, обеспечивавших комбинаторику признаков (Нодэн, 1935), Дарвин предположил, что они возникают не только в половых клетках (геммулы) и подвержены влиянию среды. Ожидая обвинений в умозрительности, Дарвин пытался найти аналоги геммул в природе. Предположив, что они могут быть сходны с возбудителями оспы, он стал, таким образом, одним из предшественников теории симбиогенеза и горизонтального переноса (Дарвин, 1941).

[16] О параллельном формировании, артроподного (Пономаренко, 2004), орнитойдного (Feduccia *et al*., 2005; Курочкин, 2006) и маммального (Татаринов, 1976) морфофизиологического комплексов свидетельствуют также данные палеонтологии.



Ген	8) человек	7) шимпанзе	6) общий предок чел./шимп.	5) горилла	4) общий предок шимп./гор.	3) орангутан	2) общий предок гор./оранг.	1) узконосые обезьяны	Биологическая функция
AHSG		x					x		Формирование скелета/*архитектоника*
ANG		x					x	x	Катаболизм РНК
APOE				x					Метаболизм холестерина
BRCA1	x	x							Репарация ДНК
COX411			x		x	x	x		} *Энергетические процессы*
COX7C					x		x	x	
COX8L	x			x			x	x	
DAF			x	x	x		x	x	*Иммунитет (?)*
DAZ	x	x							Сперматогенез/*плодовитость*
DRD4			x	x					Дофаминовый рецептор } *рецепция*
FPRL2	x			x					G-белки, рецептор
HBA1			x				x	x	Транспорт O_2/*транспорт*
ICAM1	x	x							Межклеточная адгезия
IL3	x				x		x	x	Пролиферация клеток
IL8RA	x	x	x						} G-белки, *рецептор*
IL8RB			x		x	x	x	x	*Иммунный ответ*
IL16							x		Жировые запасы, метаболизм
LEP				x				x	Воспалительный процесс
LYZ				x	x		x	x	Определение пола
NROB1	x	x				x		x	Ольфакторный рецептор } *рецепция*
OR1E1		x		x					G-белки, рецептор
OR1G1	x			x					
PRM1	x	x	x	x	x		x		} Сперматогенез/*плодовитость*
PRM2	x	x		x			x	x	Сборка белковых комплексов
RHAG	x	x	x	x	x		x	x	Панкреатическая рибонуклеаза
RNASE1			x			x		x	Катаболизм РНК
RNASE3	x	x			x	x		x	Регуляция транскрипции
SP100		x	x						Определение пола у самцов
SRY	x	x			x	x			Регуляция транскрипции
ZNF80			x	x					
Всего генов	14	14	11	13	10	6	14	14	
Усредненное Ka, %	0,68	0,62	0,44	0,79	1,39	1,37	1,96	2,96	
Усредненное Ks, %									
Ka/Ks	4,5	2,9	2,3	2,5	2,3	2	1,9	1,7	
P < %	0,1	0,1	5	0,5	0,1	5	0,5	0,1	

Рис. 1. Гены и функции, отмеченные знаком x адаптивно эволюционируют в разных филумах на различных этапах филогенеза человекообразных (по: Wildman *et al*., 2003).

Слева – филогенетическое древо приматов. Ветви, отмеченные цифрами, характеризуются адаптивной эволюцией по многим генам. Справа – таблица быстро эволюционирующих функциональных групп генов (группы, отмеченные в тексте, подчеркнуты). Столбцы 2–9 пронумерованы в порядке ветвления филогенетического дерева слева. Объяснение см. в тексте.

(Маркель, Бородин, 1990; Шумилина, 2007; Трут, 2008), транспорта, систем рецепции сигналов внешней среды (нервная система, сезонный ритм, поведение) (Беляев, Трут, 1983; Попова, 2002), метаболизма (Маркель, 2008) и размножения (Науменко и др., 1983). Таким образом, под отбор во многом попали те же группы генов (рис. 1, столбец 10, подчеркнуты), что и при эволюции гоминидной линии приматов. Параллелельная и независмая эволюция в тех же функциональных группах генов отмечена и в линии низших узконосых обезьян (рис. 1, ветка 1, столбец 9). Наконец, аналогичные быстро эволюционирующие функциональные группы генов можно выявить и у доместицированных растений [17] (Paterson *et al*., 1995; Гончаров, 2007): гены архитектоники, плодовитости, транспорта, регуляции обмена между внутренней и внешней средой (гены рецепции сигналов, метаболизма экзогенных субстратов (Glazko, 2003), гены устойчивости к неблагоприятным факторам (Cooper *et al*., 2003)) [18]. На

[17] Следует отметить, что одним из первых на параллелизм изменчивости доместицированных животных и растений обратил внимание Дарвин (1941).

[18] У растений гены устойчивости к неблагоприятным факторам часто входят в генные сети онтогенеза и/или архитектоники и/или опосредуют связь между внутренней и внешней средами организма (Cooper *et al*., 2003; Гончаров, 2007).

рис. 1 в столбце 10 эти функциональные группы отмечены курсивом. Таким образом, налицо не только общий вектор отбора, но и параллельные ряды функционально общих модулей, на которые он периодически действует.

С учетом этих данных картина эволюции больше соответствует не классическому дереву с длинным стволом и ветвями разной длины (рис. 2, а), а «кусту», разветвляющемуся у самого корня. Большинство веток «куста» имеют сходную длину и эволюционируют параллельно (рис. 2, б). Такая параллельная эволюция, в частности, позволяет успешно обмениваться генами различным видам прокариот (Ochman *et al*., 2000; Шестаков, 2003), в компактном геноме которых чужой ген может дать адаптивное преимущество, лишь если он не разрушит уже сложившуюся корегуляцию генов (Tamames, 2001; Шестаков, 2007; Захаров-Гезехус, 2008) (рис. 2, в). Наличие общих функциональных групп генов препятствует чрезмерной дивергенции таксонов. Время от времени интенсивная эволюция затрагивает определенные группы генов, порой повторно у одного и того же таксона. Часто у разных таксонов это одни и те же функциональные группы, обогащенные генами-ортологами (Kumar *et al*., 1996; Wildman *et al*., 2003; Evans *et al*., 2004; Katoh Y., Katoh M., 2005; Shi *et al*., 2006; Гунбин и др., 2007).

В статье мы попытаемся ответить на два взаимосвязанных вопроса: 1) чем обусловлена устойчивость функциональных групп генов в филогенезе, несмотря на различные локальные векторы отбора каждого отдельного таксона; 2) почему при постоянном накоплении мутаций и сохранении этой устойчивости эволюция идет скачками.

Обнаруженная картина эволюции заставляет обратиться к закону гомологических рядов Н.И. Вавилова (Вавилов, 1920, 1935): 1) виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предсказать параллельные формы других видов и родов; 2) семейства характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящим через все роды и виды.

Н.И. Вавилов структурировал признаки, входящие в гомологические ряды, в форме радикала – набора фенотипических признаков, записанных последовательно по степени константности их проявления (Вавилов, 1920, 1935). Таким образом, признаки, фенотипическое проявление которых константно у одного вида, часто константны и у родственных видов. Напротив, варьирующие признаки вида, вероятно, будут варьировать и у его родственников (закон Уолша (Walsh, 1864; Любищев, 1957; Дарвин, 1991)). Согласно Вавилову, морфотип любой популяции можно описать радикалом. Его левая часть – константные признаки – будет у всех особей практически одинаковой, характеризуя таксон высокого ранга – род, семейство, отряд. Правая часть – признаки с широкой нормой реакции – распадется по степени варьирования на группы, соответствующие низшим таксонам (от подвида до жорданона – монотипической популяции) (рис. 3). Так, например, в радикале злаков, такие качественные признаки, как «остистость/безостость», «голозерность» должны войти в левую часть радикала, а широко варьирующие признаки «окраска зерна», «высота соломины», «кустистость», «засухоустойчивость» – в правую. Позже Вавилов отметил, что порядок

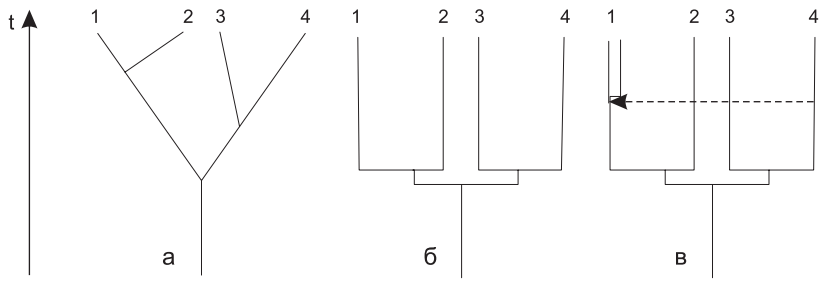


Рис. 2. Схема эволюции: а – классическое филогенетическое дерево – случаи дивергенции равномерно распределены во времени; б – случаи дивергенции сосредоточены в прикорневой части, большую часть времени таксоны эволюционируют параллельно, что облегчает горизонтальный перенос (в).

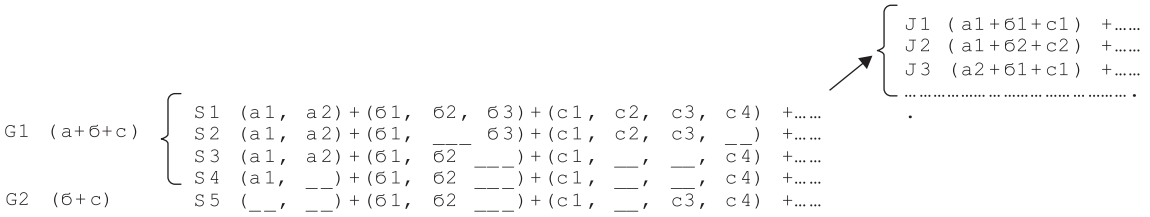


Рис. 3. Схема радикала по Н.И. Вавилову (1935, 1967б).

G – род, S – вид, J – жорданон. Русскими буквами обозначены различные признаки, цифрами – варианты этих признаков, прочерк – ненайденный или отсутствующий вариант.

признаков в радикале близких таксонов может меняться. Так, «стекловидность зерна», обычно широко варьирующая, оказалась константной для персидской пшеницы. Для одних рас пшеницы окраска колоса и стебля может быть константной, для других – варьирующей. Часто такая изменчивость носит хорошо выраженный клинальный характер (так, высота соломины параллельно увеличивается у разных рас к северу и по мере поднятия в горы) (Вавилов, 1967б).

Ценность этого взгляда в том, что уникальное сочетание константных и варьирующих признаков «физиономически» характеризует вид, причем в отличие от современных концепций вида константные и варьирующие (интересовавшие Дарвина) признаки одинаково важны, а репродуктивная изоляция, если она есть, – лишь один из признаков в радикале (Вавилов, 1931; Vasilyeva, 1999).

Формирование радикала вида в эволюции Н.И. Вавилов объяснял через взаимодействие генетической составляющей дарвиновской неопределенной изменчивости предковой популяции с разнообразием контрастных физико-географических факторов внешней среды в пределах небольшого ареала (Вавилов, 1931). Этому удовлетворяли центры происхождения культурных растений (Вавилов, 1965), приуроченные к гористым районам с пересеченной местностью и разнообразными, часто контрастными условиями. В таких обстоятельствах вся наличная изменчивость небольших редко взаимодействующих популяций-полуизолятов имела наилучший шанс проявиться и быть закрепленной отбором[19]: из первоначального полиморфизма выделялась левая, константная часть радикала. Тогда его правая часть – либо незавершенный эволюционный процесс, либо признаки, полиморфизм которых выгоден (или безразличен) виду (системе популяций – линнеону) в целом (Вавилов, 1931; Мейен, 1978).

Н.И. Вавилов не успел закончить разработку классификации признаков злаков по степени константности проявления (Вавилов, 1967б), поэтому определение радикала в его работах (Вавилов 1920, 1935) осталось схематичным. Позже С.В. Мейен, базируясь на законе гомологических рядов, предложил мероно-таксономический метод классификации. Признаки объединяются функционально и/или по общности положения в классы – мероны (Мейен, 1977). Примеры меронов на уровне генов – в столбце «Биологическая функция» таблицы рис. 1. Каждый мерон может входить составной частью в мерон более высокого ранга и делиться на мероны низкого ранга. Ряд меронов, объединенных в различных таксонах общим правилом преобразования, образует рефрен (Мейен, 1977, 1978). Строки таблицы на рис. 1 можно рассматривать как рефрены меронов генов, подчиняющиеся кимурианскому критерию адаптивной эволюции.

Гомологические ряды и генные сети

Генетической основой радикала, по Н.И. Вавилову, в равной мере служили общий пул гомологичных генов и общее сходство онтогенетического пути от гена до признака. Позднее Г.Ф. Гаузе (2002), сформулировав обратную зависимость между приспособляемостью (адаптивной модификацией) и приспособленностью, показал, что обе характеристики могут взаимно компенсировать друг друга, обеспечивая константность фенотипа. И.И. Шмальгаузен (1968)

[19] А.Н. Колмогоров аналитически строго показал, что наибольший темп накопления изменчивости характерен именно для совокупности популяций-полуизолятов (Колмогоров, 1935).

предположил, что уменьшение степени варьирования (переход признаков из правой части радикала в левую) может происходить именно за счет стабилизации онтогенетического пути, ведущего к одной из возможных модификаций. Отбор на устойчивость ее фенотипического проявления должен привести к фиксации различных, необязательно гомологичных, мутаций. М.М. Камшилов на дрозофиле смоделировал этот процесс, а также показал влияние межгенных взаимодействий на амплитуду модификаций (при введении мутации eyeless в различные генотипы) (Камшилов, 1935, 1939, 1940а, б, 1974). Таким образом, вавиловский радикал должен опираться не только на совокупность генов, но и на граф связей между ними, а также – для варьирующих признаков – на состояние критических параметров внешней и внутренней среды [20]. Параллелизм может затрагивать любой из этих уровней (Мейен, 1978). С игнорированием этого системного момента связаны неудачи многих попыток сопоставить гомологическим рядам морфологических признаков молекулярно-генетические морфологические ряды.

В современной терминологии сходство морфологических признаков должно отражать сходство не отдельных генов, а генных сетей – функциональных групп координированно экспрессирующихся генов. Любая генная сеть (ГС) имеет: 1) группу генов («ядро»), обеспечивающую выполнение ее функций; 2) центральные регуляторы – транскрипционные факторы, организующие гены «ядра» в координированно экспрессирующиеся кассеты генов при взаимодействии с общими сайтами связывания их регуляторных районов; 3) рецепторы, запускающие работу ГС в ответ на внешние сигналы; 4) пути передачи сигналов с рецепторов ГС на ее центральные регуляторы. Часть продуктов генов «ядра» ГС также играют роль сигналов, взаимодействуя с рецепторами как собственной ГС, так и других генных сетей и формируя регуляторные контуры с положительными и отрицательными обратными связями (Колчанов и др., 2000).

[20] Роль параметров демонстрирует правило родственных отклонений Н.П. Кренке (1933–1935): признак, расцениваемый как тератоморфа, для одного таксона может быть нормой в родственном таксоне. Механизмы образования тератоморф хорошо описываются динамическими моделями онтогенеза и часто связаны с параметрической неустойчивостью.

Режим функционирования ГС определяют: (а) наборы молекул-регуляторов и (б) набор генов «ядра» сети, (в) граф сети – структура связей между ее компонентами, (г) состояние критических параметров внешней и внутренней среды и (д) начальное состояние переменных генной сети. Таким образом, в генных сетях можно выделить три иерархических информационных уровня: функциональный (а и б), чьи закономерности связаны с конкретными молекулярными механизмами взаимодействия молекул; структурный (в); и параметрический (г и д) (Колчанов и др., 2000; Лихошвай, Колчанов, 2008).

Морфологические признаки, представляя законченный результат онтогенетического процесса, хорошо визуализуются. Визуализация генных сетей менее очевидна – в разное время один и тот же ген может участвовать в разных кассетах или в разных генных сетях, изменения начальных параметров меняют режим функционирования генных сетей. Таким образом, фенотипическим гомологическим рядам логичнее сопоставлять не сами генные сети, а их состояния в тот или иной момент онтогенеза.

Регулоги – паттерны коэкспрессирующихся генов

Состояние генной сети – своего рода ее моментальный снимок – можно оценить по микрочиповым профилям коэкспрессии. Паттерны коэкспрессии, консервативные в пределах цветковых растений, образуют, например, гены, входящие в генную сеть формирования цветка (рис. 4, а). В пределах таксона Metazoa консервативно коэкспрессируются гены, входящие в генные сети циркадного ритма (рис. 4, б) или Hh-каскада (рис. 4, в). У прокариот консервативно коэкспресссируются гены базовых генетических процессов и основных метаболических путей (Teichmann, Babu, 2002, 2004). Для консервативных модулей коэкспрессии был предложен термин «регулог» (regulog). Регулоги были обнаружены как у про-, так и у эукариот. У прокариот гены, входящие в регулог, часто сохраняют свое взаиморасположение и положение на кольцевой хромосоме, что связано с оперонной структурой генома прокариот (Teichmann, Babu, 2002; Захаров-Гезехус, 2008). У эукариот

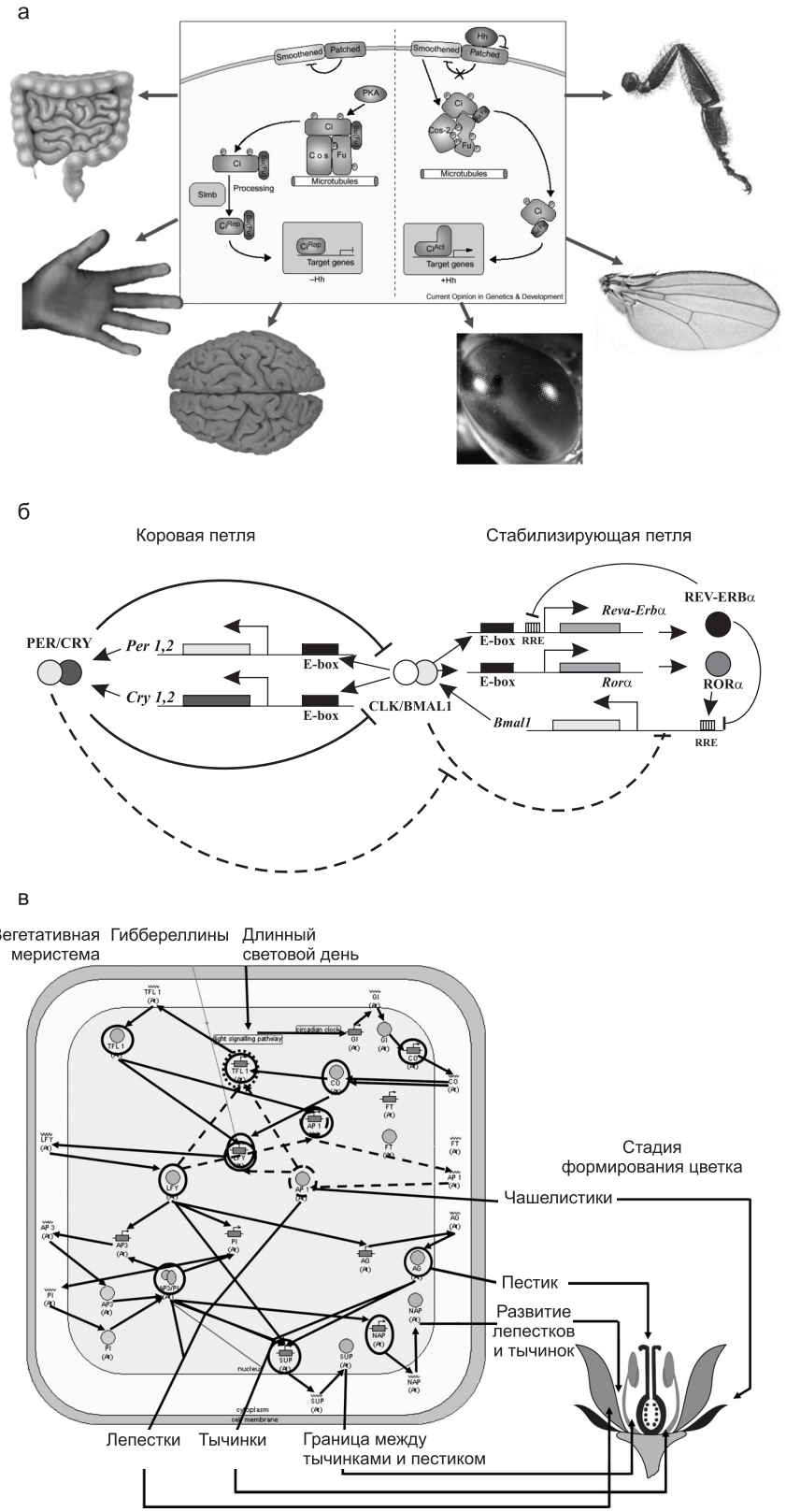


Рис. 4. Примеры трех генных сетей, гены которых формируют консервативные паттерны коэкспрессии у разных таксонов – регулоги: а – генная сеть Hh-каскада (по: Nybakken, Perrimon, 2002); б – генная сеть циркадного ритма (по: Badiu, 2003); в – генная сеть морфогенеза цветка (по: Honma, Goto, 2001; Theissen, Saedler, 2001).

в ряде случаев отмечена связь регулогов и определенных районов хромосом (Lindsay *et al*., 1999; Paterson *et al*., 2000; Taddei *et al*., 2001; Teichmann, Babu, 2002; Pauli *et al*., 2006).

Для выявления регулогов между удаленными таксонами используют несколько стандартных процедур. При использовании только микрочиповых данных сначала проводят поиск генов-ортологов в сравниваемых таксонах, затем отобранные гены в каждом отдельно взятом таксоне тестируют на коэкспрессию в микрочипах при контрастных условиях (разные условия среды, разные стадии онтогенеза и т. п.). Полученные выборки генов для каждого отдельного таксона сравнивают со случайной выборкой, а затем проводят стандартный тест на робастность микрочипового метода, удаляя часть выборки и повторяя всю процедуру заново. Выборки коэкспрессирующихся генов, прошедшие всю процедуру, считают регулогами, принадлежащими одной генной сети (Stuart *et al*., 2003).

Такое сравнение 3182 микрочиповых экспериментов ортологов *Homo sapiens* (6591 ген), *Drosophila melanogaster* (5802 гена), *Caenorhabditis elegans* (5180 генов) и *Saccharomyces cerevisiae* (2434) выявило 22163 консервативных случая коэкспрессии. Они распределились по 12 консервативным паттернам, состав генов в которых коррелировал с хорошо изученными генными сетями (Stuart *et al.*, 2003), как древними (сети «домашнего хозяйства» и базовых процессов – клеточного цикла, трансляции, транскрипции, протеосомной деградации белков, липидного метаболизма), так и молодыми (например сети нейрогенеза).

Стандартной процедурой выявления регулогов также является сравнение микрочиповых данных, полученных в контрастных условиях, с данными белок-белковых взаимодействий (Sharan *et al*., 2005) (рис. 5, а) или с данными секвенирования генов: гены, демонстрирующие устойчивую коэкспрессию и регулируемые общим специфичным транскрипционным фактором, считаются принадлежащими к общему регулогу (Snel *et al*., 2004; Teichmann *et al*., 2004) (рис. 5, б).

Паттерны коэкспрессии можно разделилить на три типа: 1. Генным сетям базовых процессов «домашнего хозяйства» соответствуют паттерны с высококонсервативным составом и коэкспрессией ортологов, а также с высокосвязным графом ГС; 2. Паттерны, в которых состав ортологов варьировал при переходе от дрожжей к многоклеточным (сети регуляции транскрипции, межклеточной коммуникации, а также сети сложных белковых комплексов – рибосомы, протеасомы), связаны с появлением новых функций; 3. Паттерны, в которых консервативность состава ортологов не соответствует консервативности коэкспрессии (нейрогенез), связаны с дивергенцией функций в эволюции (Chervitz *et al*., 1998; Peregrin-Alvarez *et al*., 2003; Stuart *et al*., 2003; Bergmann *et al*., 2004).

Три типа паттернов коэкспрессии заставляют вспомнить вавиловский радикал: тип 1 соответствует левой части, тип 3 – правой части с неустойчивым (варьирующим) фенотипическим проявлением, тип 2 – признакам, которые невозможно включить в радикал на данном таксономическом уровне. Замечательно, что для генов с неизвестной функцией ассоциация с такими паттернами позволяет предсказывать функцию (Stuart *et al*., 2003; Huynen *et al*., 2004), что взаимодополнительно к закону гомологических рядов.

Для многоклеточных эукариот функциональный паттерн коэкспрессии распадается на регулоги отдельных клеточных типов и стадий дифференцировки. Так, в общем регулоге, ответственном за сперматогенез, регулог, объединяющий гены, экспрессирующиеся в клетках Сертолли и митотических сперматогониях, выявляется также в различных соматических тканях (в частности, в него входят выше упоминавшиеся гены липидного транспорта).

Отдельные частично перекрывающиеся регулоги можно выявить для разных мейотических и постмейотических стадий созревания сперматозойда (Eddy, 2002; Chalmel *et al*., 2007). Нужно отметить, что у мейотических и постмейотических регулогов также отмечено минорное перекрывание с соматическими регулогами (в частности мозг) и более широкое – с малигнизированными клетками (Schlecht, Primig, 2003; Chalmel *et al*., 2007; Jacobs *et al*., 2007; Jacobs *et al*., 2008).

В регулогах можно выделить «ядро», содержащее гомологичные гены (как ортологи, так и паралоги) и «шлейф» негомологичных видоспецифичных генов. Размеры «ядра» могут сильно варьировать по составу генов и/или по

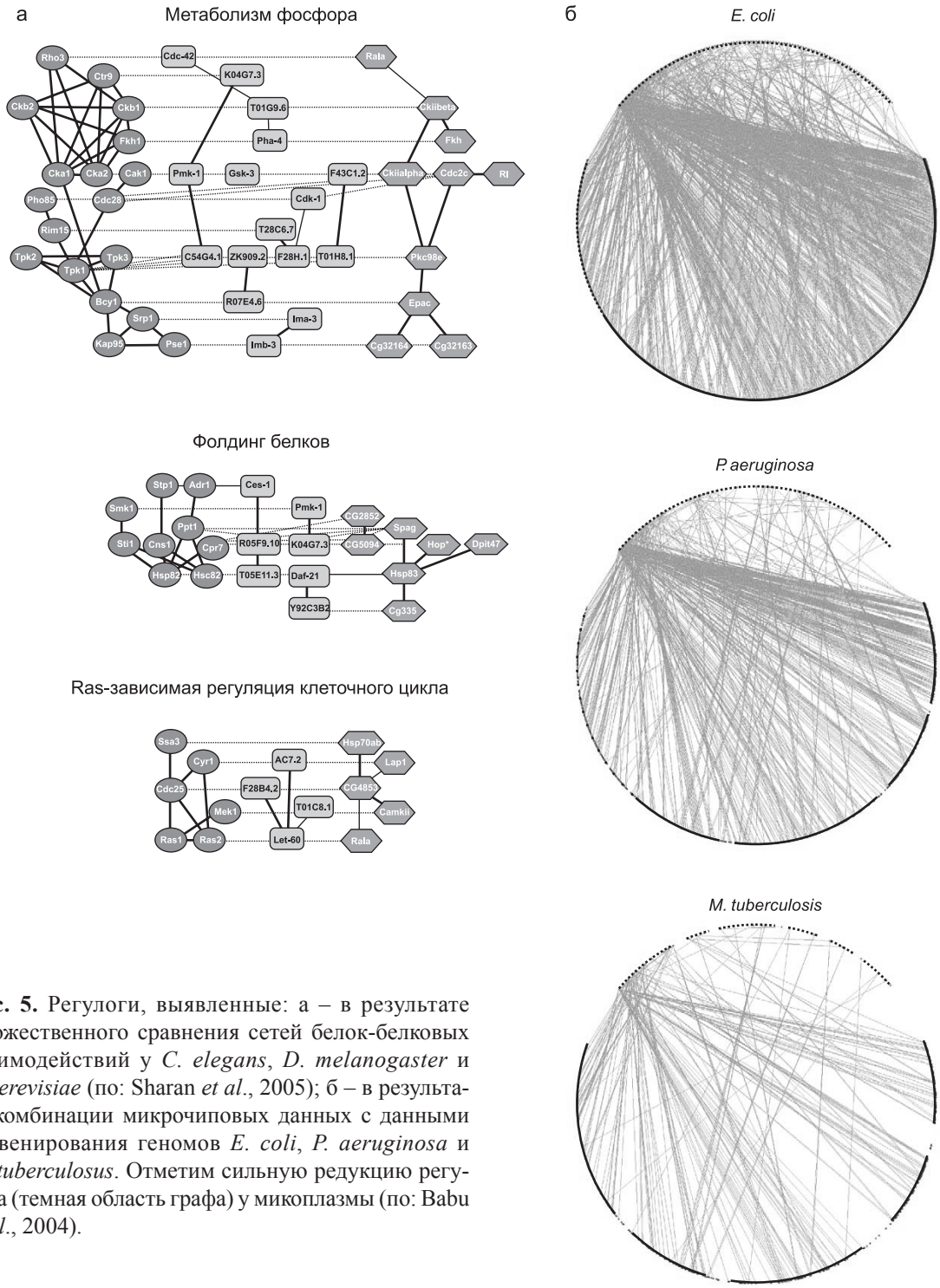


Рис. 5. Регулоги, выявленные: а – в результате множественного сравнения сетей белок-белковых взаимодействий у *C. elegans*, *D. melanogaster* и *S. cerevisiae* (по: Sharan *et al*., 2005); б – в результате комбинации микрочиповых данных с данными секвенирования геномов *E. coli*, *P. aeruginosa* и *M. tuberculosus*. Отметим сильную редукцию регулога (темная область графа) у микоплазмы (по: Babu *et al*., 2004).

степени коэкспрессии (Bergmann *et al*., 2004). Так, «ядро» небольшой генной сети циркадного ритма у Metazoa (рис. 4, б) консервативно (Badiu, 2003) – мутации в гене казеинкиназы эпсилон I укорачивают циркадный ритм у дрозофилы, грызунов и человека, снижая уровень фосфорилирования белка PER (Vanselow *et al*., 2006). Мутации по другим казеинкиназам также сохраняют гомологичность, хотя направленность нарушений (удлинение или укорочение циркадного ритма) в разных видах может не совпадать (Xu *et al*., 2005).

Размер «ядра» связан с эволюционной историей регулога. Так, регулог пролиферации клеток в глобальных генных сетях человека и дрозофилы имеет хорошо выраженное консервативное ядро. Напротив, регулог дифференциации клеток распадается на перекрывающиеся стадиеспецифичные регулоги, варьирующие как по составу генов, так и по графу взаимодействия между ними, что свидетельствует об их быстрой эволюции (Sharan *et al*., 2005; Xia *et al*., 2006). Анализ глобальных генных сетей показал, что наиболее консервативными являются регулоги, содержащие гены, продукты которых функционируют в составе мультимерных белковых комплексов (Sharan *et al*., 2005). Менее консервативными оказались регулоги генных сетей онтогенеза и дифференцировки. Напротив, генные сети метаболических путей оказались слабоконсервативными, так как содержали очень небольшое консервативное «ядро» с генами собственно метаболизма и большой варьирующий шлейф регуляторной компоненты (Teichmann, Babu, 2002; Bergmann *et al*., 2004).

Анализ регулогов показал, что среди транскрипционных факторов сравнительно немного как строго тканеспецифичных, так и функционирующих на всех стадиях онтогенеза. Большинство транскрипционных факторов участвуют в нескольких процессах и экспрессируются на нескольких стадиях онтогенеза (рис. 6) (Teichmann, Babu, 2002; Luscombe *et al*., 2004; Chalmel *et al*., 2007; Jacobs *et al*., 2008).

Устойчивость регуляторных модулей в эволюции

Регулоги имеют иерархическое строение, собираясь из небольших блоков (рис. 7, а) в ходе выполнения той или иной функции. Анализ таких блоков позволил выявить типовые регуляторные мотивы (Babu *et al*., 2004; Bergmann *et al*., 2004; Luscombe *et al*., 2004) (рис. 7, а). Рассматривая иерархическую организациию генных сетей с позиций регуляции транскрипции, заметим, что низшей ступенью иерархии является функциональная связка «транскрипционный фактор–сайт его связывания в ДНК» (Babu *et al*., 2004). В результате комбинаторики таких пар и образуются регулоги, комбинаторика которых в свою очередь дает регуляторные мотивы ГС. Мотив может быть представлен (рис. 7, а) транскрипционным фактором, взаимодействующим с кассетой сайтов; триггероподобной структурой, основанной на взаимодействии двух идентичных транскрипционных факторов и сайтов их связывания;

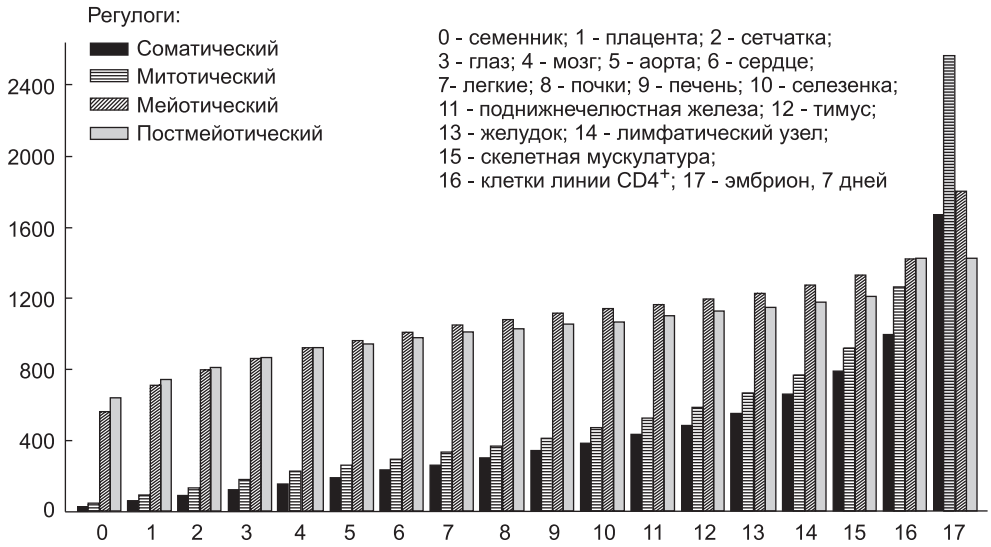


Рис. 6. Большинство транскрипционных факторов функционируют в нескольких процессах.

Частота коэкспрессии (ось *OY*) генов 4 регулогов – соматического, митотического, мейотического, постмейотического – в семенниках млекопитающих (0) и частота их одновременной коэкспрессии в семенниках и (1–17) в органах и тканях (интенсивность коэкспрессии не учитывается) (по: Chalmel *et al*., 2007).

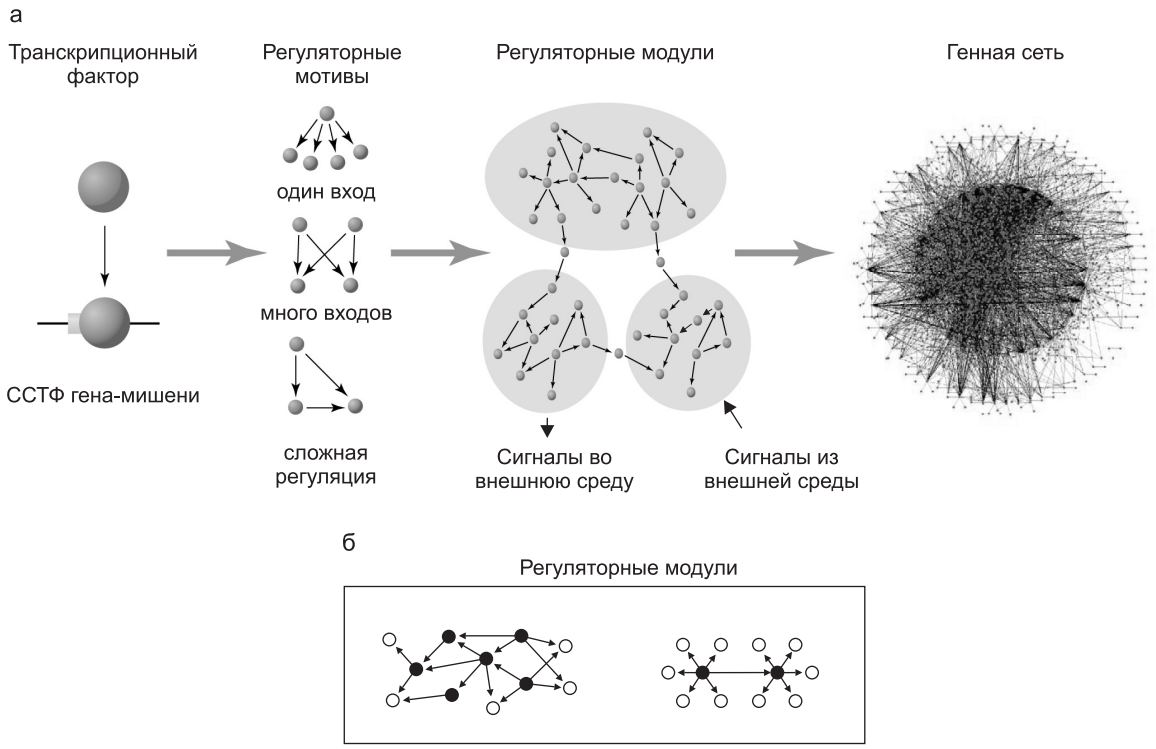


Рис. 7. Организация графа генных сетей.

а – иерархия элементов графа генных сетей (по: Babu *et al.*, 2004); б – схемы эндогенного (слева) и экзогенного (справа) модулей (по: Luscombe *et al*., 2004).

композиционным элементом, состоящим из пары взаимодействующих сайтов связывания (Babu *et al*., 2004) и др. Комбинаторика мотивов, в свою очередь, образует регуляторные модули, которые, объединяясь за счет генерируемых ими сигналов, формируют регуляторную машину глобальной генной сети организма (Babu *et al.*, 2004; Wittkopp, 2007). Возможность такой комбинаторики обеспечивается общим пулом регуляторных молекул, а ограничение на комбинаторику в эволюции определяет степень перекрывания регулогов, проявляемая в фенотипе как плейотропные эффекты мутаций.

Модули, выполняющие эндогенные (гены домашнего хозяйства и базовых метаболических функций, гены онтогенеза) и экзогенные (рецепция и передача сигнала, стрессовый ответ, регуляция метаболизма) функции, обогащены различными регуляторными мотивами. Экзогенные модули обогащены генными кассетами, регулируемыми единственным центральным регулятором. Эндогенные модули обогащены замкнутыми регуляторными контурами и генными кассетами, включающими множество коактиваторов центрального регулятора (рис. 7, б) (Luscombe *et al*., 2004).

Snel и соавторы (Snel *et al*., 2004) провели попарный внутри- и межвидовой анализ коэкспрессирующихся корегулируемых генов. Критерием корегуляции генов считался высокий коэффициент их коэкспрессии ($r > 0,6$) при наличии в их регуляторных районах общего сайта связывания транскрипционного фактора. У *S. cerevisiae* было выявлено 975 таких пар. В выборке коэкспрессирующихся генов *C. elegance* ортологи таких пар оказались в правом хвосте распределения по величине коэффициента коэкспрессии (рис. 8).

Высокая степень коэкспрессии ортологов корегулируемых генов *S. cerevisiae* позволяет предположить, что они сохранили корегуляцию и в геноме *C. elegans*.

Наиболее впечатляющие свидетельства эволюционной устойчивости небольших регуляторных модулей получены при изучении паттернов коэкспрессии у насекомых и хордовых. Так, сходный набор ортологов регулирует формирование фасеточных глаз насекомых и

сложных камеральных глаз хордовых (Gehring, 2005). Фасеточные глаза фиксируются палеонтологами не позднее кембрия (~ 570–550 млн лет назад), но согласно палеонтологическим и эмбриологическим данным, предки хордовых никогда не обладали такими глазами. Развитые камеральные глаза впервые появляются в ордовике (500 млн лет назад) независимо у головоногих и хордовых (Михайлова, 1997). Следовательно, консервативные модули коэкспрессии, ответственные за формирование глаз, возникли еще раньше, возможно, в венде (~ 650 млн лет назад), а потом независимо рекрутировались в ходе эволюции.

Интересно, что для эктопического развития функционирующих фасеточных глаз или (обратный эксперимент) – тканей камерального глаза (Gehring, 2005) оказалось достаточно трансгенеза единственным транскрипционным фактором Pax-6. Попав в различные ткани, Pax-6 – один из центральных регуляторов ГС развития глаза – рекрутировал из разнообразного генетического окружения гены, участвующие в формировании глаз, по сути, восстановив генную сеть.

В морфогенез крыльев насекомых и парных конечностей хордовых также вовлечен общий набор генов – центральных регуляторов, сохранивших сходный паттерн экспрессии. Такой неожиданный результат можно объяснить, лишь предположив, что для формирования крыльев и ног в эволюции был независимо вовлечен древний консервативный регулог, предназначенный для формирования билатерально-симметричных придатков тела. Он образовался, судя по совокупности палеонтологических (появление билатерально-симметричных складок, а затем преобразование их в конечности (Михайлова и др., 1997)) и молекулярно-биологических (филогения отдельных генов (Шаталкин, 2003)) данных, незадолго до кембрийского взрыва (~ 550 млн лет назад) у общего предка Metazoa. По сравнению с первичноротыми дорзо-вентральная ось хордовых инвертирована, поэтому ноги и крылья соответствуют придаткам одной и той же стороны, иннервировавшимся одной и той же нервной системой (Reichert, Simeone, 2001).

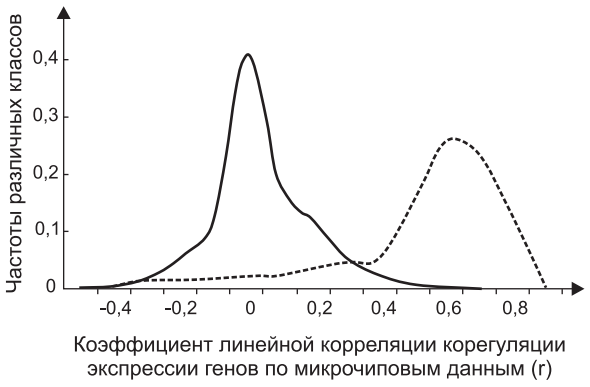


Рис. 8. Ортологи корегулируемых генов *S. cerevisiae* (пунктир) проявляют наиболее консервативную коэкспрессию в геноме *C. elegans* (сплошная линия) (по: Snel *et al*., 2004).

Комбинаторика регуляторных модулей в генных сетях позволяет объяснить быстрое и неоднократное формирование новых органов в эволюции. Так, исследование профилей коэкспрессирующихся генов в плаценте Eutheria показало практически полное отсутствие регуляторных генов с плацентоспецифическим профилем экспрессии. Дифференцирующаяся плацента оказалась обогащена регулогами с древними генами, ортологичными для эукариот и/или хордовых в целом и ответственными за базовые клеточные процессы. Зрелая плацента обогащена регулогами, включающими таксон-специфичные (от отряда и ниже) гены-паралоги, ответственные за негативную регуляцию ростовых и метаболических процессов. Образование паралогов – результат дупликаций, сопровождавших дивергенцию отрядов и семейств плацентарных (Cross *et al*., 2003; Knox, Baker, 2008).

Таким образом, в ходе эволюции плацента Eutheria была сформирована блочно-модульным способом из уже готовых генных сетей или их фрагментов[21]. В дальнейшем в ходе эволюцион-

[21] Возможно, еще более глубокая перекомпоновка, объединившая восстановленные (?) эволюционно древние и молодые генные сети, сопровождала возникновение уникального эмбриогенеза млекопитающих, с его комбинацией примитивных (дробление, сходное с таковым у кишечнополостных) и продвинутых стадий (формирование амниотического эмбриона). Кроме того, возникновение трофобласта могло быть связано с адаптивным рекрутированием генных сетей онкогенеза (Eddy *et al*., 2002; Hiden *et al*., 2007; Jacobs *et al*., 2007; Old, 2007), связанных с регуляцией клеточного цикла и межклеточных взаимодействий у Metazoa. Еще один случай адаптивного рекрутирования таких генных сетей описан Н.Н. Воронцовым (1967): в семействе слепышевых (Spalacidae) ворсинчатый эпителий желудка, заселяемый симбиотической микрофлорой и способствующий мацерации растительных тканей, – норма у цокора (Myospalax), землекопов (Cryptomys) и африканских бамбуковых крыс (Tachyoryctes) и около-

ного становления характерной для каждого таксона репродуктивной стратегии (многоплодие или малоплодие; тип потомства «птенцовый» – рождение недоразвитых детенышей – или «выводковый» – детеныши способны следовать за матерью и др.) в ряде таксонов произошло параллельное становление идентичных типов плацент, видимо, тем же блочно-модульным способом. Так, человекообразные рекрутировали в плаценту ретровирусный блок, связанный с формированием синцитиотрофобласта (Knerr *et al.*, 2004). Эпителиохориальная плацента параллельно развилась у китов, парнокопытных, непарнокопытных, панголинов и лемуров (Carter, Enders, 2004). Такая плацента обеспечивает низкотравматичные для самки роды малоплодного «выводкового» потомства (адаптивно для видов, испытывающих пресс хищников, либо агрессивной внешней среды).

Древние генные сети, вовлеченные в становление живорождения у млекопитающих, продолжают существовать у остальных хордовых. Таким образом, предположение Л.С. Берга (1977) о параллельном возникновении живорождения в неродственных таксонах вновь обретает актуальность (с поправкой на роль отбора)[22] и хорошо согласуется с концепцией маммализации (Татаринов, 1976) – параллельного развития маммального комплекса признаков в нескольких линиях терапсид.

Регуляторные модули могут не только иметь транскрипционную природу, но и формироваться на базе связок «миРНК–сайт ее связывания в мРНК». Например, miR319 регулирует экспрессию генов семейства TCP у столь отдаленных растений, как томат и арабидопсис (Palatnik *et al*., 2003). При повышении интенсивности взаимодействия миРНК с мРНК-мишенью формируется лист с изрезанным краем (норма для томата, мутация для арабидопсиса), а при низкой интенсивности – цельнокрайний лист (мутация для томата, норма для арабидопсиса). Важно, что фенотипические проявления мутационного нарушения такой регуляции сходны, хотя молекулярные механизмы совершенно различны: у томата (рис. 9, а) снижение интенсивности взаимодействия получено за счет мутации, меняющей сродство к миРНК сайта-мишени мРНК гена LA (семейство TCP), а у арабидопсиса (рис. 9, б) интенсивность взаимодействия повышена вследствие усиления экспрессии miR319 (мутация jaw).

Регуляторные модули и блочно-модульная эволюция

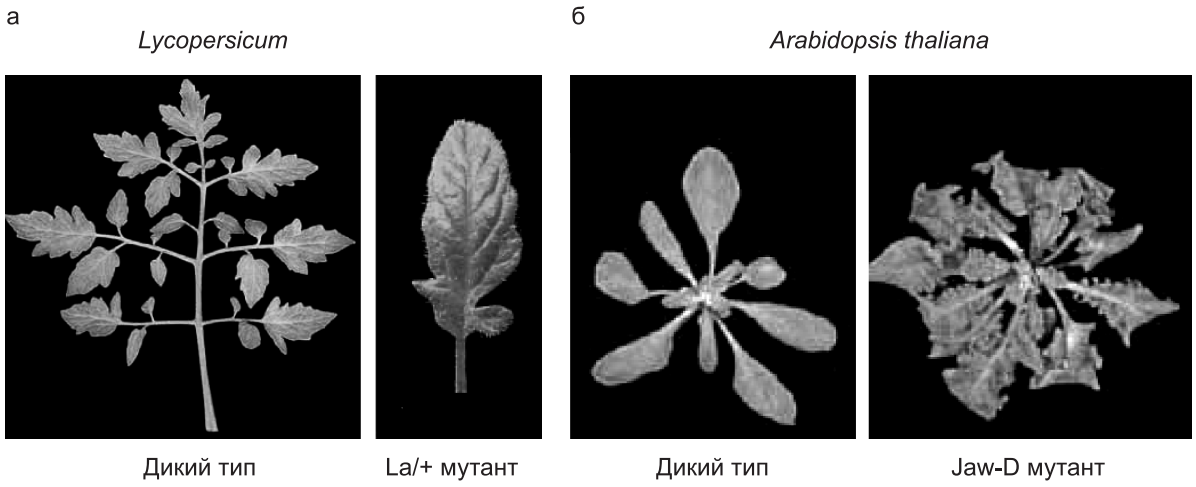
При независимой адаптивной эволюции по многим локусам под негативный отбор хотя бы по одному из них попадет каждая из особей популяции, что ведет популяцию к гибели (дилемма Холдейна). При таком ограничении актуальным становится блочно-модульный тип эволюции – комбинаторика относительно автономных генных сетей, уже «апробированных» отбором в ходе предшествующего филогенеза (Ратнер и др., 1985; Ратнер, 2002). Следовательно, раз возникнув и будучи вовлечены в блочно-модульную эволюцию, регуляторные модули (ген-центральный регулятор и его мишени) способны длительно сохраняться в филогенезе дивергировавших таксонов, многократно и параллельно рекрутируясь в генные сети как гомологичных, так и негомологичных органов. Сохранение таких модулей позволяет объяснить гомологические ряды, выявляемые на современном (Вавилов, 1935; Воронцов, 1967; Vasilyeva, 1999), ископаемом (Соболев, 1924; Обручев, 1972; Meyen, 1978; Рожнов, 2006) и эмбриологическом материале (Raff, Sly, 2000; Richardson *et al.*, 2002), глубокий параллелизм на уровне генов-центральных регуляторов между негомологичными органами [23] (Шаталкин, 2003; Gehring, 2005) и низкие оценки различий по молекулярно-биологическим данным между морфологически далекими видами (Wilson *et al*., 1974; Wildman, 2003; Glazko *et al*., 2005).

Напротив, локальные адаптации таксонов обеспечиваются за счет комбинаторики модулей и дупликации генов в составе модуля. Одним

гическое заболевание у прочих грызунов.

[22] Имеются косвенные данные о параллельном формировании живорождения у сумчатых и плацентарных (Freyer *et al*., 2003) и частичной гомологии между плацентами разных таксонов живородящих рептилий (Flemming, Blackburn, 2003; Stewart, Thompson, 2003).

[23] С.В. Мейен (1975, 1977) в 1970-е гг. подчеркивал, что отношения гомологии могут связывать лишь мероны одного и того же уровня иерархии. Его предвидение оправдалось: в настоящее время становится бессмысленным говорить о гомологии, не указывая уровень рассмотрения (экоценотический, морфологический, кариологический, геномный, молекулярно-генетический).



Мутация в сайте связывания мРНК гена LA (семейство TCP) с регуляторной миРНК319(jaw) приводит к формированию простых одиночных листьев

Повышенная экспрессия миРНК319(jaw) приводит к формированию листьев с изрезанным краем. Основные мишени миРНК в этом процессе – гены семейства TCP

```
WT       5′ GAGGGGAC:CCCUUCAGUCCAG 3′    AAAGGGGUACCCUUCAGUCCAGUU
La              .............U.......          ||·|· ||||||||||||·Δ
La-2-4          .............A.......    3′CCCUCGAGGGAAGUCAGGUU 5′
La-5            ..A..................
miR319a  3′ UCCCUCGAGGGAAGUCAGGUU 5′
```

Рис. 9. Параллельная изменчивость на базе регуляторной связки «miR319–ген семейства TCP» (Palatnik *et al*., 2003).

При высокой вероятности взаимодействия микроРНК с мишенью (гомологичные гены семейства TCP) формируется изрезанный край листовой пластинки, а при низкой вероятности взаимодействия – цельнокрайняя пластинка.

из ограничений на комбинаторику модулей является плейотропный эффект мутаций по содержащимся в них генам. Плеойтропный эффект может быть уменьшен благодаря дупликациям и/или формированию белков-коактиваторов транскрипционных факторов (часто благодаря тем же дупликациям с субфункцио-нализацией одного из паралогов (McCarrey, Riggs, 1986; de Souza *et al*., 2005; Sharma *et al*., 2006)). Таким образом, комбинаторика модулей должна сопровождаться дупликациями составляющих их генов. Полногеномный анализ *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, *Arabidopsis thaliana*, *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces pombe* зафиксировал такие таксонспецифические всплески дупликаций именно на ранних стадиях дивергенции таксонов (по молекулярным часам) (Lespinet *et al*., 2002).

Важную роль в экспансии регуляторного модуля играет также конвергентное возникновение сайтов связывания транскрипционных факторов, чему благоприятствуют небольшие размеры таких сайтов. Даже одиночные нуклеотидные замены способны существенно менять величину активности сайтов связывания – от полной ее потери до выраженного увеличения, а также приводить к появлению активных сайтов в ранее нефункциональной ДНК (Ponomarenko *et al*., 1999, 2001). Благодаря таким заменам под контроль транскрипционного фактора ставятся негомологичные гены, формирующие модули, как это, например, имеет место для фактора SF-1, работающего в ГС стероидогенеза (рис. 10) (Колчанов и др., 2005).

Таким образом, локальные адаптации таксонов связаны с экспансией модуля в их глобальных генных сетях. В ходе экспансии снижается вероятность утраты модуля. Одновременно модуль начнет рекрутировать гены из ранее независимых генных сетей, если на них действует

общий фактор отбора (Берг, 1993а, б). В ходе такой коэволюции стабилизирующий отбор будет поддерживать смену функциональной связи на генетически закрепленную (Шмальгаузен, 1968) (например за счет конвергентного формирования сайтов связывания транскрипционных факторов). При параллельной экспансии в репродуктивно изолированных таксонах рекрутироваться будут как гомологичные, так и негомологичные гены – начнется формирование «ядра» и «шлейфа» регулога. В глобальной генной сети организма такие регулоги должны формировать своеобразное пространство возможностей, ограничивающее выбор траекторий развития, тем самым канализируя дальнейшую эволюцию. Таким образом, высокое разнообразие на молекулярно-генетическом уровне будет унифицировано на уровне фенотипа.

Пространство возможностей в макромолекулах

В пространственной структуре белков также можно выделить консервативное «ядро» – позиции, формирующие функциональные центры, позиции, необходимые для правильной укладки глобулы, и «шлейф» – позиции, модулирующие активность центров, позиции белок-белковых взаимодействий, лидерные последовательности и др. При этом доля позиций, в которых возможна фиксация мутаций без повреждения структуры и функции белка, как правило, невелика (до 20 %). В каждый конкретный момент времени на эволюционной шкале в белке имеется лишь ограниченный набор позиций – коварионов (одновременно варьирующих позиций), способных фиксировать мутации без существенного изменения структуры и функции (Miyamoto, Fitch, 1995). В этом режиме эволюции фиксация любой мутации частично переопределяет набор коварионов и слегка модулирует функцию белка (рис. 11).

Исследования показывают, что в ходе коварионной эволюции происходит многократный перебор пространства возможностей. Например, один из механизмов ускользания вируса гриппа от иммунного ответа – образование сайтов связывания ионов в антигенной детерминанте. Ион, чуть меняя локальную конформацию, мешает преципитации антител. Небольшие размеры белка ограничивают количество антигенных детерминант и вероятных сайтов связывания ионов. В итоге у близкородственных штаммов вируса

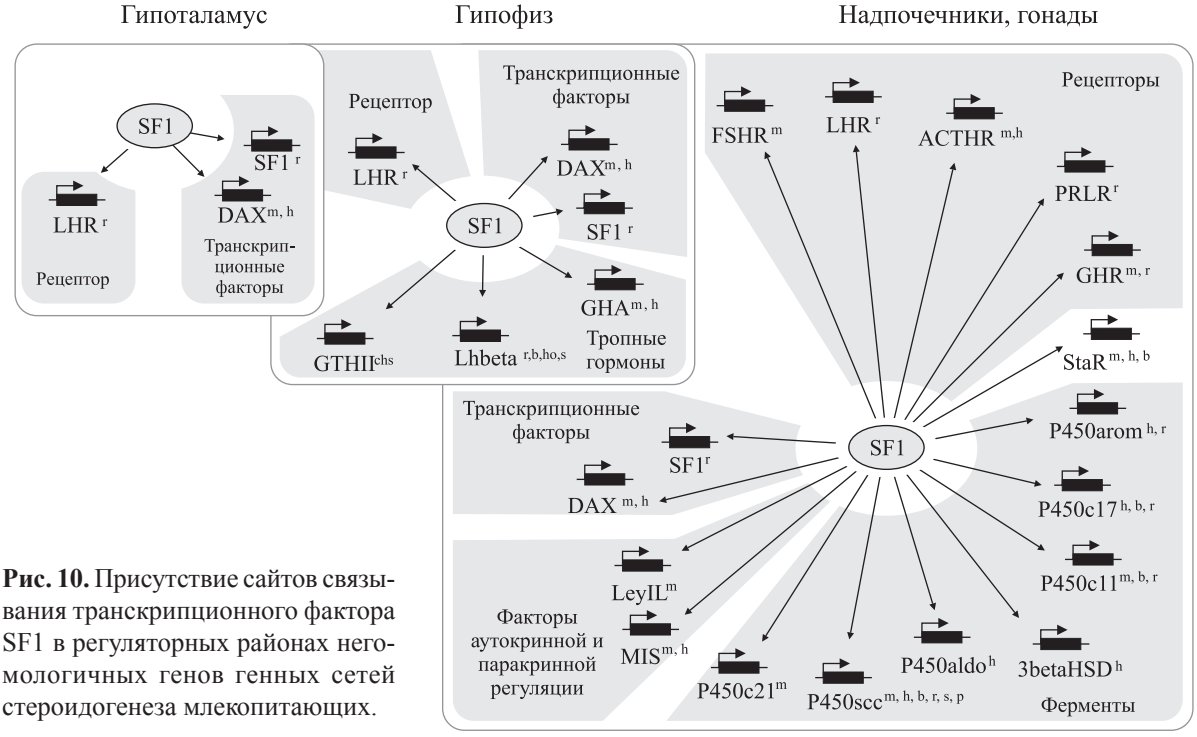


Рис. 10. Присутствие сайтов связывания транскрипционного фактора SF1 в регуляторных районах негомологичных генов генных сетей стероидогенеза млекопитающих.

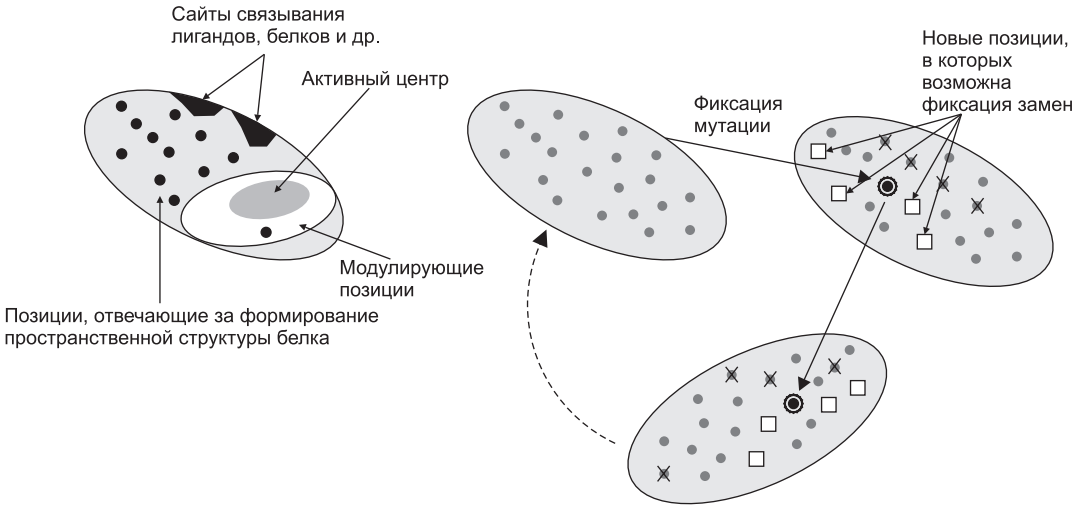


Рис. 11. Ковариционный режим эволюции белков: в конкретный момент времени на эволюционной шкале белок имеет возможность фиксировать мутации без существенного изменения структуры и функции в ограниченном наборе позиций – коварионов (одновременно варьирующих позиций). Фиксация любой мутации частично переопределяет набор коварионов.

гриппа А сайты связывания ионов занимают различное положение – перебор пространства возможностей только начат, а у дальнородственных – сходное: перебор пространства возможностей завершен и завершен цикл изменчивости[24] (Иванисенко и др., 2008). Таким образом, для молекулярного фенотипа белка, как ни странно, действительно подходит концепция Л.С. Берга с поправкой на роль отбора.

Аминокислотные остатки, участвующие в формировании трехмерной структуры белков, образуют сеть взаимодействий, ограничивающую эволюцию. Единичные мутации ухудшают функциональность белков, повышая вероятность фиксации компенсирующих замен (рис. 12) (Афонников, Колчанов, 2001, 2008).

Режим эволюции коадаптивных замен приводит к тому, что разнообразие на уровне первичных структур белков повышается, а на уровне третичных структур унифицируется. Так, высокий суммарный положительный заряд молекулы белков-протаминов, компактизующих ДНК в сперматозоиде, стабилизируется коадаптивными заменами: мутация, элиминирующая основную аминокислоту, повышает вероятность фиксации компенсирующей мутации. В итоге характерный для протаминов высокий уровень dn/ds – кимурианский критерий адаптивной эволюции (Wyckoff *et al*., 2000) – слабо связан с изменением их функции, которая находится под стабилизирующим отбором[25] (Rooney *et al*., 2000).

Аналогичные соображения о существовании консервативного «ядра» и модулирующего «шлейфа», унифицирующих изменчивость на уровне пространственных структур за счет накопления ее на нижележащих уровнях и тем самым формирующих пространство возможностей эволюции, будут справедливы для любых биополимеров, рабочие структуры которых формируются за счет взаимодействия ограниченного множества мономеров. Так, коадаптивные замены унифицируют консервативную структуру рРНК за счет фиксации конвергентных и неконвергентных замен в неродственных таксонах (Алешин и др., 1999).

Эволюция в пространствах возможностей или порядок за счет разнообразия

Итак, путь от гена до признака можно представить как иерархию различных пространств

[24] Возможен также перебор пространства возможностей на уровне субъединиц белка. Например, таким образом в разных таксонах независимо сформировались FcR-рецепторы иммунной системы (Fayngerts *et al*., 2007; Guselnikov *et al*., 2008).

[25] Так как протамины играют важную роль и в оплодотворении, движущий кимурианский отбор, видимо, играет роль в двух противоположных трендах эволюции: изменяя белок, формирует репродуктивный барьер (Swanson, Vacquier, 2002), одновременно через коадаптивные замены стабилизирует общие параметры белка (Rooney *et al*., 2000).

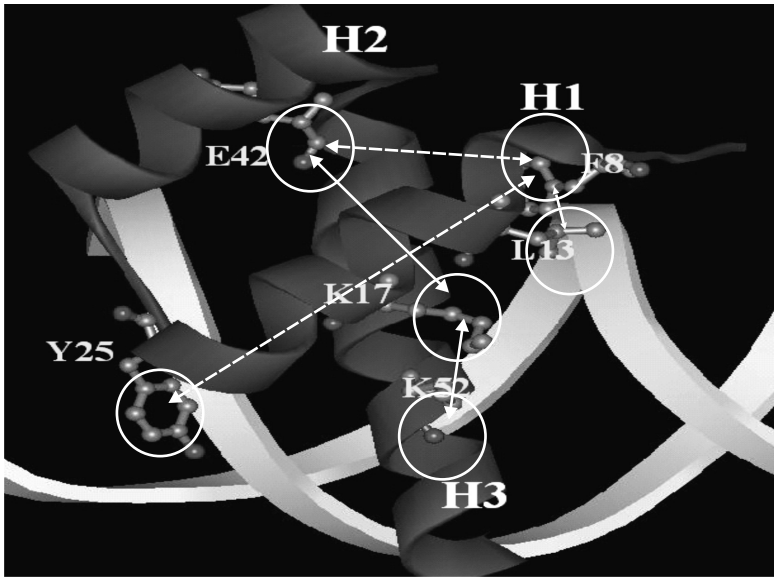


Рис. 12. Сеть корреляций (по заряду аминокислот) в ДНК-связывающих доменах транскрипционных факторов типа «гомеодомен»: пунктирные стрелки – положительные корреляции, сплошные – отрицательные (Афонников, Колчанов, 2001).

возможностей: а) на уровне биополимеров; б) локальных генных сетей и в) глобальной генной сети организма. Эти пространства возможностей формируются модулями сходной структуры: всегда существует высококонсервативная часть, сложившаяся на ранних этапах эволюции, и низкоконсервативная часть – следствие локальных адаптаций таксонов. В генных сетях высококонсервативной части соответствует «ядро» регулога, низкоконсервативной – «шлейф»; в белках – соответственно функциональные центры и их окружение; в олигонуклеотидах (РНК, сайты связывания транскрипционных факторов на ДНК) – коровый район и фланги. Такой инвариант структуры[26] самоподдерживается за счет несинонимичных мутаций, одновременно значительно снижая мутационный груз – переводя эти мутации в режим отбора, близкий к нейтральному. В результате наблюдается непрерывное накопление изменчивости при константном фенотипе. Получается парадоксальная картина: мутации, являясь источником изменчивости, могут унифицировать фенотип[27], обеспечивая морфофизиологический стазис. Такая картина хорошо согласуется с фактом неравномерности темпов морфофизиологической и молекулярной эволюции (Wilson *et al.*, 1974; Wildman, 2003; Glazko *et al*., 2005).

В глобальной генной сети организма мутации и дупликации обеспечивают также экспансию регуляторных модулей – много-

[26] Сходный инвариант можно наблюдать и на экосистемном уровне, рассматривая экологическую нишу не просто как гиперобъем в многомерном пространстве факторов и ресурсов, заданный границами толерантности представителей вида (Hutchinson, 1965), а как вероятность заполнения такого гиперобъема с учетом компенсации ресурсов по Рюбелю (Rubel, 1935) и кондиционирования одним фактором другого (Беклемишев, 1970). Области гиперобъема, соответствующие наиболее комфортному сочетанию факторов/ресурсов и заполненные наиболее густо, образуют «ядро», менее комфортные – «шлейф». Кроме того, можно выделить области, где взаимодействие факторов делает невозможным существование любого представителя вида (значения факторов по отдельности остаются переносимыми), и области экстремальной периферии, доступные лишь для отдельных популяций либо требующие для существования особей запуска генных сетей стрессового ответа. Стресс смещает границы толерантности вида, поэтому возможна ситуация, непредусмотренная Дж. Хантингтоном: выход области экстремальной периферии за границы фундаментальной экологической ниши вида.

[27] По-видимому, любой источник изменчивости в структурах подобного рода приводит к той или иной унификации фенотипа. Так, периодическое замедление ответа на отбор в длительно селектируемых линиях может быть связано с тем, что формирование коадаптивных комплексов из линейно расположенных в хромосомах генов выводит из под отбора накапливающиеся в межгенных промежутках слабовредящие мутации. Резкий ответ на отбор – следствие редких рекомбинаций, нарушающих связь слабовредных мутаций с генами коадаптивного комплекса (Бердников, 1990). У прокариот (Tamames, 2001) и эукариот (De *et al*., 2009) наиболее интенсивно эволюционирующие гены локализованы в неконсервативных участках генома.

кратное рекрутирование функциональной связки «транскрипционный фактор – сайт его связывания» в локальные генные сети, отвечающие за различные функции (Teichmann, Babu, 2004). В организме, у которого есть несколько взаимодействующих генных сетей, одновременно функционирующих в онтогенезе, но активирующихся различными центральными регуляторами, стабилизирующий отбор будет поддерживать такую экспансию, поскольку она усиливает интеграцию и автономизацию организма, уменьшая число независимо отслеживаемых параметров. Механизмами экспансии будет конвергентное образование сайтов связывания в регуляторных районах негомологичных генов, дупликации сайтов связывания и, наконец, дупликации самих генов. В итоге такой экспансии одна из сетей превратится в генную сеть – интегратор, регулирующую остальные, в которых, в свою очередь, существенно изменится граф взаимодействий и пул транскрипционных факторов. При этом на фенотипическом функциональном уровне практически ничего не меняется – все сети по-прежнему работают вместе. Смена транскрипционных факторов в генных сетях регуляции синтеза рибосомальных белков у аскомицетов (Gasch *et al*., 2004; Tanay *et al*., 2005) подтверждает такой сценарий. При изучении регулогов синтеза рибосомальных белков оказалось, что пул регулируемых белков практически не менялся, зато набор сайтов связывания в их промоторах варьировал от вида к виду так же, как и пул транскрипционных факторов.

Аналогичные рассуждения справедливы и для генных сетей, функции которых перекрываются во времени (например на смежных стадиях онтогенеза). В итоге экспансия модуля может изменить структуру генных сетей раннего эмбриогенеза, эволюционно сформировавшихся раньше самого модуля, что и было выявлено при анализе генных сетей эмбриогенеза (Gilbert *et al*., 1996; Richardson *et al*., 1997; Raff, Sly, 2000; Jeffery *et al*., 2002). Таким образом, вероятность потери регуляторного модуля в ходе эволюции мала, чем и можно объяснить гомологические ряды функциональных групп генов, устойчивые на протяжении миллионов лет в репродуктивно изолированных таксонах, и отсутствие полной гомологии генов в таких группах. Эволюция, идущая за счет комбинаторики и экспансии модулей, в локальном масштабе обеспечивает адаптации, а в долговременном – препятствует утрате модулей.

Результатами экспансии регуляторного модуля в глобальной генной сети организма в результате длительного стабилизирующего отбора будут также уменьшение фракции ткане-, органо- и стадиеспецифичных транскрипционных факторов в протеоме (Teichmann, Babu, 2002; Luscombe *et al*., 2004; Chalmel *et al*., 2007; Jacobs *et al*., 2008) и формирование графов генных сетей, обладающих свойствами «малого мира» (Ravasz, Barabasi, 2003; Bergmann *et al*., 2004), в которых относительно немного высокосвязных узлов обеспечивают быстрое распространение сигнала по генной сети.

Обратным следствием экспансии модулей будет повышение чувствительности организмов к плейотропным мутациям. Изменение вектора отбора со стабилизирующего на движущий или дестабилизирующий должно поддерживать дезинтеграцию генных сетей. Ее механизмом могут служить дупликации отдельных генов и целых модулей (мегадупликации районов хромосом (Piskur, 2001)) и, наконец, полиплоидизация генома в целом. Затем следует дивергентная специализация паралогов, сопровождаемая в случае полиплоидизации генома утратой части генов (Walbot, 2000; Wang, Gu, 2000; Sharma *et al*., 2006). Вспышки дупликаций и циклы «полиплоидизация генома«–«утрата генов» действительно предшествовали и/или сопровождали кратковременные «эволюционные взрывы» во многих таксонах (Walbot, 2000; Wang, Gu, 2000; Paterson *et al*., 2004; Sharma *et al*., 2006).

Другим следствием стабилизирующего отбора будет формирование в составе генных сетей регуляторных контуров с отрицательными обратными связями (ООС). В простейшем контуре с ООС, регулирующем концентрацию белка, параметр «отклонение концентрации от нормы» отслеживается регуляторным звеном ООС, меняющим скорость синтеза белка. Таким образом, ООС сужает норму реакции, выводя из-под отбора любое изменение на нижележащих уровнях иерархии (рис. 13а, б), где могут накапливаться мутации, эволюционирующие в квазинейтральном режиме. При движущем отборе ситуация противоположна. В незнакомых условиях среды преимущества получают организмы с широкой

нормой реакции (дарвиновской неопределенной изменчивостью), т. е. таксоны без ООС или таксоны с положительной обратной связью (Колчанов, Шиндялов, 1991) (рис. 13а, б).

Слом ООС приведет к одновременному проявлению всех ранее обнейтраленных мутаций (гиперманифестация изменчивости). Все накопленные мутации одновременно попадут под отбор, поэтому, согласно дилемме Холдейна, будут тестироваться случайно подобранными ансамблями по одному из параметров («адаптивная оптимизация») (Суслов и др., 2006). Наиболее быстрый и экономный способ оптимизировать такой параметр – вновь образовать ООС, но уже по другому регуляторному звену (рис. 13а). Граф генной сети, испытавшей несколько циклов таких «эволюционных качелей» (смена стабилизирующего отбора и движущего

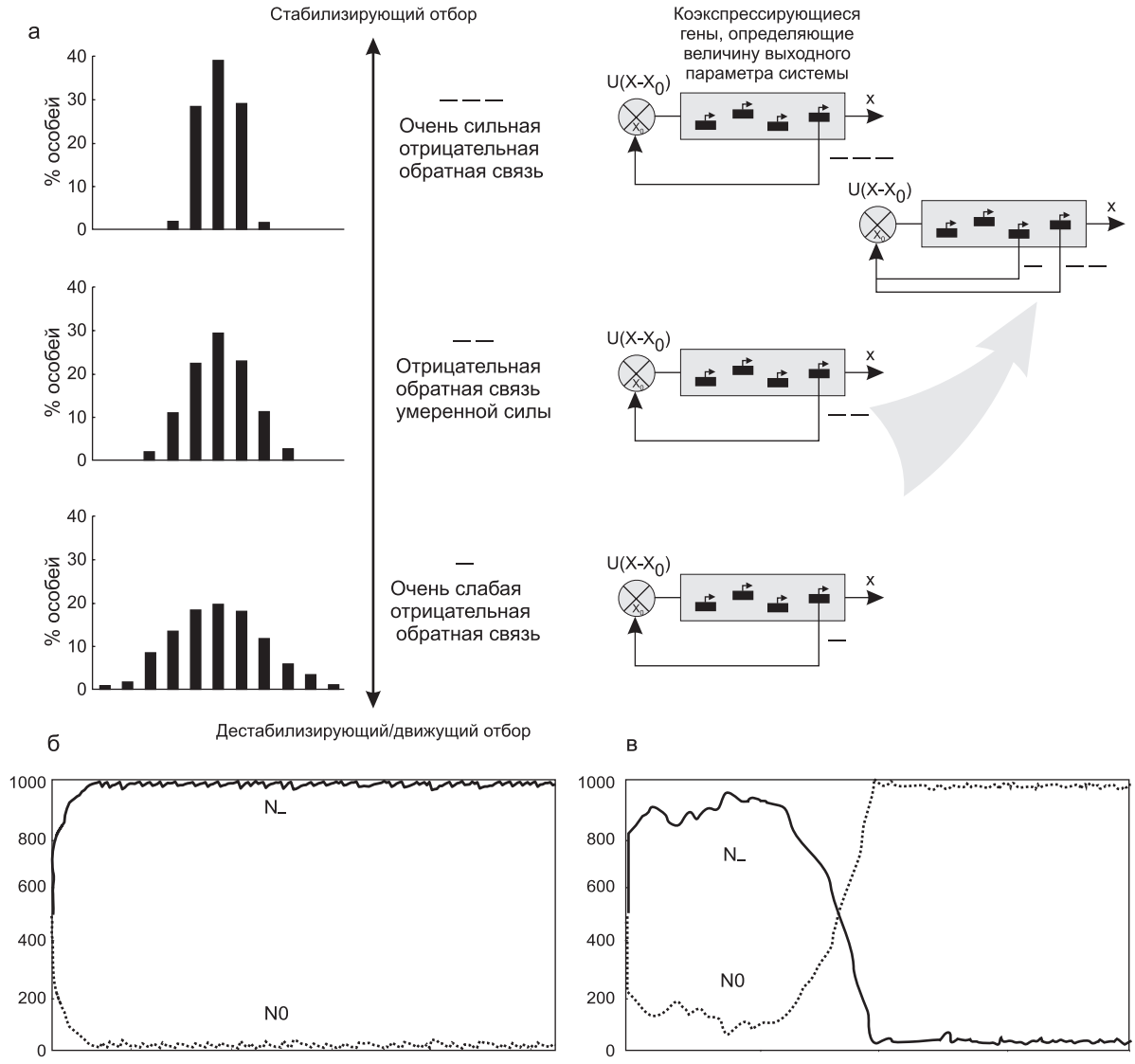


Рис. 13. Отрицательные и положительные обратные связи в эволюции (см. текст).

а – «обнейтраливание» изменчивости отрицательной обратной связью: слева – OX – спектр фенотипической изменчивости, OY – частота разных особей фенотипов; справа – схема усложнения обратной связи в эволюции; б, в – конкуренция особей с отрицательной обратной связью (N-) и без нее (N0) в ходе эволюции популяции при стабилизирующем (б) и движущем/дестабилизирующем отборе (в). OX – количество эволюционных шагов, OY – число особей (численность популяции постоянна – 1000 особей). В начальный момент 50 % особей имеют контур с отрицательной обратной связью (N-) и 50 % – не имеют (N0).

отбора), должен иметь многослойную структуру. Такая структура действительно выявляется по микрочиповым данным для генов плаценты (Cross *et al*., 2003; Knox, Baker, 2008) и на графах генных сетей *E. coli* (Luscombe *et al*., 2004), дрожжей (Maslov *et al*., 2004) и *C. elegans* (Walhout *et al*., 2006; Haerty *et al*., 2008) (рис. 14). В частности, в генных сетях *E. coli* и дрожжей обратными связями были обогащены «эндогенные» регулоги (Luscombe *et al*., 2004).

Таким образом, эволюция должна идти скачками: после короткого периода разнообразия и высокой эволюционной пластичности таксонов, в течение которого формируются регуляторные модули, наступает длительный период постепенного снижения размаха эволюционной пластичности. В это время идут экспансия модулей в глобальных генных сетях представителей таксонов и интеграция генных сетей, увеличивается их обнейтраливающий потенциал. Картина постепенного снижения размаха эволюционной пластичности соответствует палеонтологическим данным (Раутиан, 1988; Рожнов, 2006).

Одновременно начинается процесс накопления обнейтраленных мутаций и размывания гомологии на нижних уровнях иерархии. Этот процесс подготавливает будущий выход из стазиса. Резкая смена экологической обстановки, изменяющая вектор отбора со стабилизирующего на движущий, приводит к травматичному выходу из стазиса, сопровождающемуся «эволюционным взрывом» – быстрой эволюцией новых таксонов, большинство из которых вскоре вымирает. Стресс при дестабилизирующем отборе (Беляев, 1987, 1979; Маркель, 2008) позволяет осуществить щадящий выход, кратковременно увеличивающий норму реакции существующего таксона и в лучшем случае сопровождаемый отпочковыванием от него нескольких таксонов низкого ранга. Усиливая нагрузку на эффекторное звено, стресс позволяет частично выявлять обнейтраленную изменчивость без слома ООС: выводит часть обнейтраленных мутаций под отбор или проявляет потенциал модификационной изменчивости, ранее обнейтраливаемый ООС. Такой потенциал может включать в себя различные молекулярно-биологические механизмы, например, повышение вероятности альтернативного сплайсинга, считывание генов и белков с разных стартов транскрипции и трансляции (Uversky, Dunker, 2008), синтез особых шаперонов (Вельков, 2002). Стохастический проскок терминирующих кодонов (фенотипическая супрессия (Тиходеев, 1990)) позволяет, например, кратковременно использовать псевдогены[28] (Балакирев, Айяла, 2004). В итоге увеличивается размах «реализационной изменчивости» (Инге-Вечтомов, 2005). В протеоме увеличивается фракция белков с латентными третичными структурами, что позволяет неспецифически увеличить амплитуду варьирования начальных параметров генной сети, обеспечив расширение нормы реакции при стрессе.

[28] Д.К. Беляев рассматривал включение длительно молчащих генов как один из перспективных механизмов эволюции (Кикнадзе, 2002).

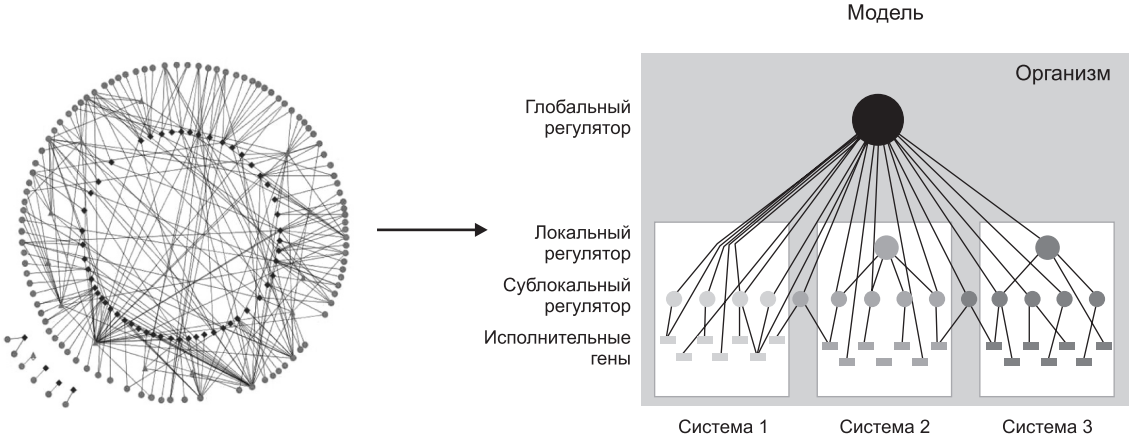


Рис. 14. Граф генной сети регуляции транскрипции генов кишечного тракта *S. elegans* образует слоистую структуру (по: Walhout, 2006).

Благодарности

Выражаем благодарность сотрудникам лаборатории теоретической генетики ИЦиГ СО РАН В. Иванисенко, М.П. Пономаренко и С.А. Лашину за плодотворные дискуссии.

Работа поддержана грантом РФФИ № 06-04-49556-а, интеграционными проектами СО РАН № 115, № 34, грантом НШ-2447.2008.4, проектами № 10.7 по программе РАН «Молекулярная и клеточная биология» и № 18.13 по программе РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и госконтрактом № 10104-37/П-18/110-327/180608/015.

Литература

Алешин В.В., Владыченская Н.С., Кедрова О.С. и др. Вторичная структура шпильки 17 низшего многоклеточного животного *Rhopalura ophiocomae* (Mesozoa: Orthonectida) как пример «прерываемого равновесия» в эволюции 18S рибосомной РНК // Молекуляр. биология. 1999. Т. 33. С. 319–329.

Афонников Д.А., Колчанов Н.А. Консервативные особенности ДНК-связывающих доменов класса «гомеодомен», обусловленные коадаптивными заменами аминокислотных остатков // Докл. АН. 2001. Т. 380. № 5. С. 691–695.

Афонников Д.А., Колчанов Н.А. Координированные замены аминокислотных остатков в белках // Системная компьютерная биология. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 591–602.

Балакирев Е.С., Айяла Ф.Дж. Псевдогены: консервация структуры, экспрессия и функции // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 4. С. 306–321.

Беклемишев Н.В. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Биоценологические основы паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 90–138.

Беляев Д.К. Некоторые генетико-эволюционные аспекты стресса и стрессируемости // Вестник АМН СССР. 1979. № 7. С. 9–14.

Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы). Л.: Наука, 1987. С. 266–277.

Беляев Д.К., Трут Л.Н. Реорганизация сезонного ритма размножения у серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* Desm.) в процессе отбора на способность к доместикации // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 42. № 6. С. 739–752.

Берг Л.С. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Пг.: Гос. изд-во, 1922. 316 с.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л.: Наука, 1977. 388 с.

Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Генетика и эволюция. Избр. труды. Новосибирск: Наука, 1993а. С. 123–137.

Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Генетика и эволюция. Избр. труды. Новосибирск: Наука, 1993б. С. 137–178.

Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука, 1990. 253 с.

Боголюбский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Сов. наука, 1959. 593 с.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е перераб. и расшир. изд-е. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 56 с.

Вавилов Н.И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Н.И. Вавилов. Избр. тр.: в 5 томах. Т. 5. М.: Наука, 1965. С. 108–119.

Вавилов Н.И. Великие земледельческие культуры доколумбовой Америки и их взаимоотношения // Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967а. Т. 1. С. 276–302.

Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы // Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967б. Т. 2. С. 7–259.

Вельков В.В. Новые представления о молекулярных механизмах эволюции: стресс повышает генетическое разнообразие // Молекуляр. биология. 2002. Т. 36. № 2. С. 277–285.

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 239 с.

Воронцов Н.Н. Эволюция дарвинизма (Развитие эволюционных идей в биологии). М.: УНЦ ДО, 1999. 630 с.

Гайсинович А. Грегор Мендель и его предшественники // Избр. работы о растительных гибридах. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. С. 11–156.

Галич М. История доколумбовых цивилизаций. М: Мысль, 1990 г. 408 с.

Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. М.: Ижевск: Ин-т компьютерных исслед., 2002. 160 с.

Голубовский М. Парадоксы непризнания: Мендель и Мак-Клинток. http://www.vestnik.com/issues/2001/0327/win/golubovsky.htm

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.

Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.

Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 373–400.

Давиташвили Л.Ш. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 252 с.

Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1941. 619 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб: Наука, 1991. 539 с.

Джуа М. История химии. М.: Мир, 1966. 452 с.

Захаров-Гезехус И.А. Проблема гомологии в эволюционной биологии. М., 2008. 127 с.

Иванисенко В.А., Деменков П.С., Фомин Э.С. и др. Распознавание функциональных сайтов в пространственных структурах белков // Системная компьютерная биология. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 231–245.

Инге-Вечтомов С.Г. Роль генетических процессов в модификационной изменчивости. Пророчество Б.Л. Астаурова // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 4. С. 274–279.

Камшилов М.М. Отбор в различных условиях проявления признака // Биол. журнал. 1935. Т. 4. № 6. С. 1005–1013.

Камшилов М.М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23. № 4. С. 361–364.

Камшилов М.М. Проявление признака и изменчивость. Эффект порога проявления // Докл. АН. 1940а. Т. 26. № 6. С. 605–608.

Камшилов М.М. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа // Докл. АН. 1940б. Т. 29. № 3. С. 239–243.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. 2-е изд., М.: Наука, 1974. 256 с.

Кашев И.И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 1–298.

Кикнадзе И.И. Учитель жив в своих учениках // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 97–105.

Колмогоров А.Н. Уклонение от формул Харди при частичной изоляции // Докл. АН СССР. 1935. Т. 3. № 7. С. 129–132.

Колчанов Н.А., Шиндялов И.Н. Теоретическое исследование эволюции регуляторных контуров при различных типах отбора // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 268–279.

Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А. и др. Генные сети // Молекуляр. биология. 2000. Т. 34. № 4. С. 533–544.

Колчанов Н.А., Подколодная О.А., Игнатьева Е.В. и др. Интеграция генных сетей, контролирующих физиологические функции организма // Информ. вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 2. С. 179–198.

Коржинский С.И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. I // Зап. Акад. наук по физ.-мат. отделению. 1899. Т. 9. № 2. С. 1–94.

Кренке Н.П. Соматические показатели и факторы формообразования // Феногенетическая изменчивость. Т. 1. Сборник работ отделения фитоморфогенеза // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М.: Изд-во ин-та им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. С. 11–415.

Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журнал. 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.

Лакатос И. Доказательства и опровержения. М.: Наука, 1967. 152 с.

Ламарк Ж.-Б. Философия зоологии. М.: Наука, 1911. 313 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 349 с.

Лихошвай В.А., Колчанов Н.А. Модели гипотетических генных сетей // Системная компьютерная биология. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 399–408.

Льоцци М. История физики. М.: Мир, 1970. 464 с.

Любищев А.А. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и его значение в биологии. Рукопись, 1957, http:lub.molbiol.ru/02_15.html

Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 280 с.

Маркель А.Л. Стресс и эволюция // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 206–215.

Маркель А.Л., Бородин П.М. Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса // Стресс как фактор регуляции генетической изменчивости. Новосибирск: Наука, 1990. С. 148–159.

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. Проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1975. С. 66–117.

Мейен С.В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наук. думка, 1977. С. 25–33.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.

Мендель Г. Опыты над растительными гибридами // Избранные работы о растительных гибридах.

М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. С. 233–291.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Т. 1. М.: Изд-во МГУ, 1997. 446 с.

Науменко Е.В. Адренокортикальная система у разных видов доместицированных животных // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 47. № 4. С. 460–465.

Науменко Е.В., Осадчук А.В., Серова Л.И., Шишкина Г.Т. Генетико-физиологические механизмы регуляции функций семенников. Новосибирск: Наука, 1983. 203 с.

Нодэн Ш. Новые исследования над гибридностью растений // Избр. работы о растительных гибридах. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. С. 173–232.

Обручев Д.В. Некоторые критерии филогенетических исследований на примере низших позвоночных // Палеонт. журнал. 1972. №3. С. 56–71.

Пономаренко А.Г. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 2004. Вып. 6. С. 7–22.

Попова Н.К. Что определяет поведение? // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 109–111.

Ратнер В.А. Генетика. Молекулярная кибернетика. Личности и проблемы. Новосибирск: Наука, 2002. С. 104–121.

Ратнер В.А., Жарких А.А., Колчанов Н.А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск: Наука, 1985. 260 с.

Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 76–118.

Рожнов С.В. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразия (к 70-летию А.Ю. Розанова). М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 134–147.

Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 369 с.

Скворцов А.К. У истоков систематики. К 300-летию Карла Линнея // Природа. 2007. № 4. С. 3–10.

Соболев Д.Н. Начало исторической биогенетики. Гос. изд-во Украины, 1924, 202 с.

Суслов В.В., Колчанов Н.А., Сергеев М.Г. Молекулярно-генетические механизмы процессов формирования биоразнообразия // Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. С. 317–344.

Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.

Тиходеев О.Н., Гетманова Е.В., Тихомирова В.Л., Инге-Вечтомов С.Г. Неоднозначность трансляции у дрожжей: генетический контроль и модификации // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1990. С. 218–228.

Трапезов О.В. Гомологические ряды изменчивости окраски меха у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) в условиях доместикации // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 11. № 3/4. С. 547–559.

Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 7–18.

Фандо Р.А., Музрукова Е.Б. Взаимопроникновение медицинских и биологических воззрений в проблему наследственности человека: историко-научный анализ // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 3. С. 474–482.

Холодковский Н.А. Биологические очерки. М.; Пг.: Гос. изд-во, 1923. 356 с.

Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука, 1977. 227 с.

Фламель Н. Алхимия. СПб: Азбука. Петербургское Востоковедение, 2001. 384 с.

Шаталкин А.И. Регуляторные гены в развитии и проблема морфотипа в систематике насекомых // Чтения памяти Н.А. Холодковского. СПб, 2003. Вып. 56(2). 109 с.

Шестаков С.В. О ранних этапах биологической эволюции с позиции геномики // Палеонтол. журнал. 2003. № 6. С. 50–57.

Шестаков С.В. Как происходит и чем лимитируется горизонтальный перенос генов у бактерий // Экол. генетика. 2007. Т. 5. Вып. 2. С. 12–24.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 452 с.

Штрубе В. Пути развития химии. М.: Мир, 1984. Т. 1. 239 с.

Шульгина Н.К. Эндокринологические аспекты промышленной доместикации соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 76–90.

Шумилина Н.Н. Доместикационные преобразования конституциональных особенностей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* Desm.) в ходе их промышленного разведения // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 109–114.

Ютен С. Повседневная жизнь алхимиков в средние века. М.: Молодая Гвардия. Палимпсест, 2005. 256 с.

al-Hassan A.Y., Hill D.R. Islamic technology. Cambridge:

Cambridge Univ. Press, 1987. 320 c.
Arbiza L., Dopazo J., Dopazo H. Positive selection, relaxation, and acceleration in the evolution of the human and chimp genome // PLoS Comput. Biol. 2006. V. 2. e38.
Asher R.J. A web-database of mammalian morphology and a reanalysis of placental phylogeny // BMC Evol. Biol. 2007. V. 7. P. 108.
Babu M.M., Luscombe N.M., Aravind L. *et al.* Structure and evolution of transcriptional regulatory networks // Curr. Opin. Struct. Biol. 2004. V. 14. № 3. P. 283–291.
Badiu C. Genetic clock of biologic rhythms // J. Cell. Mol. Med. 2003. V. 7. № 4. P. 408–416.
Bergmann S., Ihmels J., Barkai N. Similarities and differences in genome-wide expression data of six organisms // PLoS Biol. 2004. V. 2. E9.
Cain A.J. Thomas Sydenham, John Ray, and some contemporaries on species // Archives of Natural History. 1999. V. 26. № 1. P. 55–83.
Carter A.M., Enders A.C. Comparative aspects of trophoblast development and placentation // Reprod. Biol. Endocrinol. 2004. V. 2. P. 46.
Chalmel F., Rolland A.D., Niederhauser-Wiederkehr C. *et al*. The conserved transcriptome in human and rodent male gametogenesis // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 20. P. 8346–8351.
Chervitz S.A., Aravind L., Sherlock G. *et al.* Comparison of the complete protein sets of worm and yeast: orthology and divergence // Science. 1998. V. 282. № 5396. P. 2022–2028.
Cook C.E., Yue Q., Akam M. Mitochondrial genomes suggest that hexapods and crustaceans are mutually paraphyletic // Proc. Biol. Sci. 2005. V. 272. № 1569. P. 1295–1304.
Cooper B., Clarke J.D., Budworth P. *et al*. A network of rice genes associated with stress response and seed development // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. № 8. P. 4945–4950.
Cross J.C., Baczyk D., Dobric N. *et al*. Genes, development and evolution of the placenta // Placenta. 2003. V. 24. № 2/3. P. 123–130.
CSAC – Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome // Nature. 2005. V. 437. № 7055. P. 69–87.
Darwin Ch. Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom. London, 1877 // http://www.gutenberg.org/etext/4346
De S., Teichmann S.A., Babu M.M. The impact of genomic neighborhood on the evolution of human and chimpanzee transcriptome // Genome Res. 2009. V. 19. № 5. P. 785–794.
Dobretsov N.L., Kolchanov N.A., Suslov V.V. On important stages of Geosphere and Biosphere evolution // Biosphere origin and evolution. Springer Science +Business Media, LLC, 2008. P. 3–24.
Eddy E.M. Male germ cell gene expression // Recent. Progr. Horm. Res. 2002. V. 57. P. 103–128.
Edwards S.V., Bryan Jennings W., Shedlock A.M. Phylogenetics of modern birds in the era of genomics // Proc. Biol. Sci. 2005. V. 272. № 1567. P. 979–992.
Eldrege N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman Cooper and Co, 1972. P. 82–115.
Evans P.D., Anderson J.R., Vallender E.J. *et al*. Adaptive evolution of ASPM, a major determinant of cerebral cortical size in humans // Hum. Mol. Genet. 2004. V. 13. № 5. P. 489–494.
Fayngerts S.A., Najakshin A.M., Taranin A.V. Species-specific evolution of the FcR family in endothermic vertebrates // Immunogenetics. 2007. V. 59. № 6. P. 493–506.
Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe J.R. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // J. Morphol. 2005. V. 266. № 2. P. 125–166.
Flemming A.F., Blackburn D.G. Evolution of placental specializations in viviparous African and South American lizards // J. Exptl. Zoolog. A. Comp. Exptl. Biol. 2003. V. 299. № 1. P. 33–47.
Freyer C., Zeller U., Renfree M.B. The marsupial placenta: a phylogenetic analysis // J. Exptl. Zoolog. A. Comp. Exptl. Biol. 2003. V. 299. № 1. P. 59–77.
Gasch A.P., Moses A.M., Chiang D.Y. *et al*. Conservation and evolution of cis-regulatory systems in ascomycete fungi // PLoS Biol. 2004. V. 2. № 12. e398.
Gehring W.J. New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors // J. Hered. 2005. V. 96. № 3. P. 171–184.
Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // Dev. Biol. 1996. V. 173. № 2. P. 357–372.
Glazko V.I. An attempt at understanding the genetic basis of domestication // Anim. Sci. Papers and Rep. 2003. V. 21. № 2. P. 109–120.
Glazko G., Veeramachaneni V., Nei M., Makałowski W. Eighty percent of proteins are different between humans and chimpanzees // Gene. 2005. V. 346. P. 215–219.
Guselnikov S.V., Ramanayake T., Erilova A.Y. *et al.* The Xenopus FcR family demonstrates continually high diversification of paired receptors in vertebrate evolution // BMC Evol. Biol. 2008. V. 8. P. 148.
Haerty W., Artieri C., Khezri N. *et al.* Comparative analysis of function and interaction of transcription factors in nematodes: extensive conservation of orthology coupled to rapid sequence evolution // BMC Genomics. 2008. V. 9. № 399.

Hiden U., Bilban M., Knöfler M., Desoye G. Kisspeptins and the placenta: regulation of trophoblast invasion // Rev. Endocr. Metab. Disord. 2007. V. 8. № 1. P. 31–39.

Honma T., Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs // Nature. 2001. V. 409. № 6819. P. 525–529.

Hutchinson G.E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume // The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven: Yale Univ. Press, 1965. P. 26–78.

Huynen M.A., Snel B., van Noort V. Comparative genomics for reliable protein-function prediction from genomic data // Trends Genet. 2004. V. 20. № 8. P. 340–344.

Jacobs J.F., Brasseur F., Hulsbergen-van de Kaa C.A. *et al.* Cancer-germline gene expression in pediatric solid tumors using quantitative real-time PCR // Int. J. Cancer. 2007. V. 120. № 1. P. 67–74.

Jacobs J.F., Grauer O.M., Brasseur F. *et al*. Selective cancer-germline gene expression in pediatric brain tumors // J. Neurooncol. 2008. V. 88. № 3. P. 273–280.

Jeffery J.E., Bininda-Emonds O.R.P., Coates M.I., Richardson M.K. Analysing evolutionary patterns in amniote embryonic development // Evol. Dev. 2002. V. 4. № 4. P. 292–302.

Katoh Y., Katoh M. Comparative genomics on Sonic hedgehog orthologs // Oncol. Rep. 2005. V. 14. № 4. P. 1087–1090.

Knerr I., Huppertz B., Weigel C. *et al.* Endogenous retroviral syncytin: compilation of experimental research on syncytin and its possible role in normal and disturbed human placentogenesis // Mol. Hum. Reprod. 2004. V. 10. № 8. P. 581–588.

Knox K., Baker J.C. Genomic evolution of the placenta using co-option and duplication and divergence // Genome Res. 2008. V. 18. № 5. P. 695–705.

Kumar S., Balczarek K.A., Lai Z.C. Evolution of the hedgehog gene family // Genetics. 1996. V. 142. № 3. P. 965–972.

Lakatos I. Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes // Lakatos I. Philosophical Papers. Cambridge U.P.: Cambridge, 1978. V. 1. P. 8–101.

Lespinet O., Wolf Y.I., Koonin E.V., Aravind L. The role of lineage-specific gene family expansion in the evolution of eukaryotes // Genome Res. 2002. V. 12. № 7. P. 1048–1059.

Lindsay E.A., Botta A., Jurecic V. *et al*. Congenital heart disease in mice deficient for the DiGeorge syndrome region // Nature. 1999. V. 401. № 6751. P. 379–383.

Luscombe N.M., Babu M.M., Yu H. *et al*. Genomic analysis of regulatory network dynamics reveals large topological changes // Nature. 2004. V. 431. № 7006. P. 308–312.

Maslov S., Sneppen K., Eriksen K.A., Yan K.K. Upstream plasticity and downstream robustness in evolution of molecular networks // BMC Evol. Biol. 2004. V. 4. № 9.

McCarrey J.R., Riggs A.D. Determinator-inhibitor pairs as a mechanism for threshold setting in development: a possible function for pseudogenes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1986. V. 83. № 3. P. 679–683.

Meyen S.V. Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need for cross-pollination // Acta Biotheoretica. 1978. V. 27. Suppl.: Folia biotheoretica. № 7. P. 21–36.

Miyamoto M.M., Fitch W.M. Testing the covarion hypothesis of molecular evolution // Mol. Biol. Evol. 1995. V. 12. № 3. P. 503–513.

Nybakken K., Perrimon N. Hedgehog signal transduction: recent findings // Curr. Opin. Genet. Dev. 2002. V. 12. № 5. P. 503–511.

Ochman H., Lawrence J.G., Groisman E.A. Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation // Nature. 2000. V. 405. № 6784. P. 299–304.

Old L.J. Cancer is a somatic cell pregnancy // Cancer Immunity. 2007. V. 7. P. 19–21.

Palatnik J.F., Allen E., Wu X. *et al.* Control of leaf morphogenesis by microRNAs // Nature. 2003. V. 425. № 6955. P. 257–263.

Paterson A., Lin Y., Li Z. *et al.* Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci // Science. 1995. V. 269. № 5231. P. 1714–1718.

Paterson A.H., Bowers J.E., Burow M.D. *et al.* Comparative genomics of plant chromosomes // Plant. Cell. 2000. V. 12. № 9. P. 1523–1540.

Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. № 26. P. 9903–9908.

Pauli F., Liu Y., Kim Y.A. *et al*. Chromosomal clustering and GATA transcriptional regulation of intestine-expressed genes in *C. elegans* // Development. 2006. V. 133. № 2. P. 287–295.

Peregrin-Alvarez J.M., Tsoka S., Ouzounis C.A. The phylogenetic extent of metabolic enzymes and pathways // Genome Res. 2003. V. 13. № 3. P. 422–427.

Piskur J. Origin of duplicated regions in the yeast genomes // Trends Genet. 2001. V. 17. № 6. P. 302–303.

Ponomarenko J.V., Furman D.P., Frolov A.S. *et al.* ACTIVITY: a database on DNA/RNA sites activity adapted to apply sequence-activity relationships from one system to another // Nucl. Acids Res. 2001. V. 29. № 1. P. 284–287.

Ponomarenko J.V., Ponomarenko M.P., Frolov A.S. *et al.*

Conformational and physicochemical DNA features specific for transcription factor binding sites // Bioinformatics. 1999. V. 15. № 7/8. P. 654–668.

Raff R.A., Sly B.J. Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development // Evol. Dev. 2000. V. 2. № 2. P. 102–111.

Ravasz E., Barabási A.L. Hierarchical organization in complex networks // Phys. Rev. E. Stat. Nonlin. Soft. Matter. Phys. 2003. V. 67. № 2. Pt. 2. 026112.

Regier J.C., Shultz J.W., Kambic R.E. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic // Proc. Biol. Sci. 2005. V. 272. № 1561. P. 395–401.

Reichert H., Simeone A. Developmental genetic evidence for a monophyletic origin of the bilaterian brain // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2001. V. 356. № 1414. P. 1533–1544.

Richardson M.K., Hanken J., Gooneratne M.L. *et al.* There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development // Anat. Embryol. (Berl). 1997. V. 196. № 2. P. 91–106.

Richardson M.K., Keuck G. Haeckel's ABC of evolution and development // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2002. V. 77. № 4. P. 495–528.

Rooney A.P., Zhang J., Nei M. An unusual form of purifying selection in a sperm protein // Mol. Biol. Evol. 2000. V. 17. № 2. P. 278–283.

Rubel E. The Replaceability of Ecological Factors and the Law of the Minimum // Ecology. 1935. V. 16. № 3. P. 336–341.

Schlecht U., Primig M. Mining meiosis and gametogenesis with DNA microarrays // Reproduction. 2003. V. 125. № 4. P. 447–456.

Sharan R., Suthram S., Kelley R.M. *et al.* Conserved patterns of protein interaction in multiple species // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. № 6. P. 1974–1979.

Sharma M.K., Liu R.Z., Thisse C. *et al*. Hierarchical subfunctionalization of fabp1a, fabp1b and fabp10 tissue-specific expression may account for retention of these duplicated genes in the zebrafish (*Danio rerio*) genome // FEBS J. 2006. V. 273. № 14. P. 3216–3229.

Shi P., Bakewell M.A., Zhang J. Did brain-specific genes evolve faster in humans than in chimpanzees? // Trends Genet. 2006. V. 22. № 11. P. 608–613.

Snel B., van Noort V., Huynen M.A. Gene co-regulation is highly conserved in the evolution of eukaryotes and prokaryotes // Nucl. Acids Res. 2004. V. 32. № 16. P. 4725–4731.

Souza F.S. de, Bumaschny V.F., Low M.J. *et al.* Subfunctionalization of expression and peptide domains following the ancient duplication of the proopiomelanocortin gene in teleost fishes // Mol. Biol. Evol. 2005. V. 22. № 12. P. 2417–2427.

Stewart J.R., Thompson M.B. Evolutionary transformations of the fetal membranes of viviparous reptiles: a case study of two lineages // J. Exptl. Zoolog. A. Comp. Exptl. Biol. 2003. V. 299. № 1. P. 13–32.

Stuart J.M., Segal E., Koller D., Kim S.K. A geneco-expression network for global discovery of conserved genetic modules // Science. 2003. V. 302. № 5643. P. 249–255.

Swanson W.J., Vacquier V.D. The rapid evolution of reproductive proteins // Nat. Rev. Genet. 2002. V. 3. № 2. P. 137–144.

Taddei I., Morishima M., Huynh T., Lindsay E.A. Genetic factors are major determinants of phenotypic variability in a mouse model of the DiGeorge/del22q11 syndromes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. № 20. P. 11428–11431.

Tamames J. Evolution of gene order conservation in prokaryotes // Genome Biol. 2001. V. 2. № 6. Research0020.

Tanay A., Regev A., Shamir R. Conservation and evolvability in regulatory networks: the evolution of ribosomal regulation in yeast // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. №. 20. P. 7203–7208.

Teichmann S.A., Babu M.M. Conservation of gene co-regulation in prokaryotes and eukaryotes // Trends Biotechnol. 2002. V. 20. № 10. P. 407–410.

Teichmann S.A., Babu M.M. Gene regulatory network growth by duplication // Nat. Genet. 2004. V. 36. № 5. P.492–496.

Theissen G., Saedler H. Floral quartets // Nature. 2001. V. 409. № 6819. P. 469–471.

Timofeeff-Ressovsky N.W. Studies on the phenotype manifestation of hereditary factors. I. On the phenotypic manifestation of the genovariation *radius incompletus* in *Drosophila funebris* // Genetics. 1927. V. 12. P. 128–198.

Uversky V.N., Dunker A.K. Biochemistry. Controlled chaos // Science. 2008. V. 322. № 5906. P. 1340–1341.

Vanselow K., Vanselow J.T., Westermark P.O. *et al.* Differential effects of PER2 phosphorylation: molecular basis for the human familial advanced sleep phase syndrome (FASPS) // Genes Dev. 2006. V. 20. № 19. P. 2660–2672.

Vasilyeva L.N. Systematics in mycology // Bibl. Mycol. 1999. Bd. 178. S. 1–253.

Walbot V. A green chapter in the book of life // Nature. 2000. V. 408. № 6814. P. 794–795.

Walhout A.J. Unraveling transcription regulatory networks by protein-DNA and protein-protein interaction mapping // Genome Res. 2006. V. 16. № 12. P. 1445–1454.

Walsh B.D. On certain entomological speculation of the New England school of naturalists // Proc. Entomol.

Soc. Phil. 1864. V. 3. P. 207–249.
Wang Y., Gu X. Evolutionary patterns of gene families generated in the early stage of vertebrates // J. Mol. Evol. 2000. V. 51. № 1. P. 88–96.
Wildman D.E., Uddin M., Liu G. *et al.* Implications of natural selection in shaping 99.4 % nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus Homo // Proc. Natl Acad. Sci. USA. USA. 2003 V. 100. № 12. P. 7181–7188.
Wilson A.C., Sarich V.M., Maxson L.P. The importance of gene rearrangement in evolution – evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution // PNAS. USA. 1974. V. 71. № 8. P. 3028–3030.
Wittkopp P.J. Variable gene expression in eukaryotes: a network perspective // J. Exptl. Biol. 2007. V. 210. Pt. 9. P. 1567–1575.
Wyckoff G.J., Wang W., Wu C.I. Rapid evolution of male reproductive genes in the descent of man // Nature. 2000. V. 403. № 6767. P. 261–263.
Xia K., Xue H., Dong D. *et al.* Identification of the proliferation/differentiation switch in the cellular network of multicellular organisms // PLoS Comput. Biol. 2006. V. 2. № 11. P. 145.
Xu Y., Padiath Q.S., Shapiro R.E. *et al.* Functional consequences of a CKIdelta mutation causing familial advanced sleep phase syndrome // Nature. 2005. V. 434. № 7033. P. 640–644.

DARWINIAN EVOLUTION AND REGULATORY GENE STRUCTURE

V.V. Suslov, N.A. Kolchanov

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

There were times in the history of natural science when theories supporting evolution and theories supporting the invariability of species were equally popular; however, no evolutionist before Darwin succeeded in finding out what the driving force of evolution was. The most important part of Charles Darwin's legacy is perhaps not so much his famous theory of evolution as his opinion that indefinite variability is a biological phenomenon in its own right. Evolution as per Darwin is a gradual, generation-by-generation, change of individual indefinite variability («though of small interest to the systematist») into the variability of discrete groups, taxa. Selection is a logical consequence of variability. Thus, Darwin was first to create a theory of evolution that had no need for involvement of some special external powers like the others did. However, the question is: how does gradual evolution give rise to a discrete outcome? Regulatory sequences, protein active sites and gene networks contain evolutionarily conserved modules, which create possibility spaces limiting variability and canalizing evolution. This allows Vavilov's law of homologous series and other cases of parallel evolution to be looked at a different angle. These modules live in a self-supportive manner and carry on with duplications and convergent molecular evolution. In parallel, keeping a fraction of mutations away from selection, the modules have them accumulate in a quasineutral mode and thus cater for future evolution, which, above all, will be unique.

ДАРВИН: ПОРА ПРОЩАТЬСЯ?

А.В. Куприянов

Государственный университет – Высшая школа экономики, Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: alexei.kouprianov@gmail.com

Отдавая должное важности интеллектуальной революции, связанной с появлением «Происхождения видов …» Ч. Дарвина (1859), мы должны правильно понять его место в научной жизни современности. Развитие науки основывается на постоянных негоциациях, в ходе которых ученые приходят к соглашению о разграничении фактов и интерпретаций, «подлинных» фактов и артефактов наблюдения, формулируют, тестируют и перерабатывают теории. Дарвин давно перестал участвовать в этом процессе. Мы не сможем заставить его принять наши стандарты научности или пересмотреть свои взгляды под давлением новых фактов, сконструированных в ходе позднейших негоциаций. За 150 лет, прошедших с момента публикации «Происхождения видов …», картина мира сильно изменилась. Некоторые концепции, восходящие к работам Дарвина, включены в современные эволюционные теории в форме, которая была бы не только непонятна, но, возможно, неприемлема для самого Дарвина и его современников, другие были полностью отброшены. Две основные ошибки в обращении с наследием Дарвина – догматическое следование букве его учения и оспаривание валидности его взглядов на мир – равно неприемлемы. Его труды следует рассматривать как классику научной литературы, относящуюся к определенному периоду развития науки. А научные дискуссии осмысленно вести с коллегами-современниками. В статье подчеркивается важность работы по популяризации современных достижений науки самими учеными, активно вовлеченными в ее развитие.

Ключевые слова: Чарлз Дарвин, теория эволюции, история науки, науковедение, популяризация науки.

Немногие книги ученых известны по именам почти каждому: «Математические начала натуральной философии» И. Ньютона, «Система природы» К. Линнея. 200 лет назад, 12 февраля 1809 г., появился на свет автор еще одной книги, которая помогла изменить мир. «Происхождение видов …» Ч. Дарвина по своей известности готово дать фору даже «Началам» Евклида, не то, что Ньютону [1]. Полтора столетия, прошедшие с момента ее публикации (по странному стечению обстоятельств мы будем отмечать юбилей книги в этом же году осенью), она вдохновляла одних и раздражала других. За все это время в боях за верную интерпретацию духа и буквы этой и последующих теоретических работ Дарвина сломано немало копий [2]. Работы Дарвина остаются актуальными и ныне, потому что о них спорят не только историки науки, которым это подобает «по должности», но и журналисты, и не причастные к науке обыватели, и – местами – биологи.

В наше время информационной открытости нет смысла пересказывать по случаю дня рождения биографию Дарвина, которую каждый читатель может найти в любой энциклопедии, в том числе в Интернете [3]. Кроме того, в этом году, богатом «эволюционными» юбилеями, многие научные и научно-популярные журналы обращаются к темам, связанным с Дарвином и эво-

[1] Имя Дарвина по праву воспринимается как один из «верстовых столбов» истории мысли: достаточно вспомнить названия книг по истории биологии: например «От греков до Дарвина» Г.Ф. Осборна (Osborn 1894), «От Гераклита до Дарвина» В.В. Лункевича (1936, 1940–1943), монографии Л.Ш. Давиташвили (1940), Б.Е. Райкова (1951–1959, 1969) и И.И. Канаева (1963, 1966) с не менее характерными названиями.

[2] Это, прежде всего, «Происхождение человека и половой отбор» и «Изменения домашних животных и культурных растений» (см. Дарвин, 1951, 1953).

[3] Биографическая статья в «Википедии» может служить удачным примером международной кооперации и коллективной работы.

люцией. Поэтому я позволю себе встретить его юбилей умеренно-полемическими заметками о современных судьбах его учения. Несмотря на то, что моя специальность – история науки, эти заметки будут носить не столько исторический, сколько философский характер.

Революция

Вопрос о том, что нового внес Дарвин в науку своего времени, опубликовав «Происхождение видов …», сложен. Как это часто бывает с «великими людьми» прошлого, приданный им стараниями комментаторов блеск затмевает все, что происходило вокруг. Поэтому при определенной симпатии к герою он будет выглядеть одиноким титаном мысли, возвышающимся в интеллектуальной пустыне.

Другие (в основном, критически настроенные к главному герою) авторы будут готовы проследить возникновение «основных идей» вплоть до Древней Греции. Они будут с легкостью перебрасывать через многовековые пропасти мостики интеллектуальной преемственности, много более шаткие, чем иные палеонтологические реконструкции. Эти мостики будут покоиться на представлениях о «дальнодействии» великих людей (или, что, возможно, еще менее основательно, о саморазвитии великих идей). В таких местах историки науки в прежние времена писали «повлиял» (а кто-то пишет так и теперь). Им было легко усмотреть «влияние», скажем, Аристотеля на ботаников XVIII в. или Платона на идеалистическую морфологию XIX в. Современное науковедение более жестко и придирчиво подходит к вопросу о «влияниях». Оно основывается на концепции так называемого «локального знания» и довольно специфическом понимании «знания» как такового. Под «знанием» при этом понимают конкретные дискурсивные формы (воспроизводимые устные рассуждения и тексты), изображения и телесные навыки, а тезис локальности подразумевает, что знания производятся в локальном контексте с использованием доступных в данном месте вещественных и дискурсивных ресурсов. В этой ситуации любое путешествие знания в пространстве и времени проблематизируется. Современным науковедам для «влияния» нужны посредники – люди и вещи, которые донесут знание из одного места и времени в другое [4].

Поясню, что я имею в виду, на конкретном примере. Аристотель из глубины веков не влиял на меня непосредственно. Ему помогали в этом тысячи переписчиков, комментаторов, переводчиков, библиотекарей, целая армия университетских преподавателей и студентов, поддерживавших в последние несколько столетий относительно стабильный спрос на его книги, сотни больших и малых издательств по всему миру, чутко отзывавшихся на этот спрос, магазины, в которых продавались его книги, веб-сайты, на которых лежали копии переводов его трудов. Однако это – лишь общие рамочные условия, обеспечивающие принципиальную возможность встречи. Конкретно для меня он актуален, прежде всего, тем, что на его тексты ссылались в разговорах и на письме десятки современных мне людей, мнения которых мне по тем или иным причинам приходилось учитывать, соглашаясь или оспаривая, когда я, по совету отца, впервые раскрыл книгу на словах «Все люди от природы стремятся к знанию...», когда получал высшее образование и писал диссертацию по истории биологии. Кто повлиял на мое видение проблем классификации и их истории в итоге? Аристотель, которого я не только никогда не видел лично, но даже не способен прочесть в оригинале за незнанием древнегреческого? Или – с его помощью – все те многочисленные реальные и воображаемые более современные собеседники, с которыми я обсуждал интерпретации его текстов?

В результате, читая Дарвина сейчас, неискушенный читатель зачастую не в состоянии отличить собрания расхожих банальностей того времени от подлинных прорывов. Что именно Дарвин знал или не знал, благодаря своим учителям, коллегам, друзьям и врагам, книгам, которые он читал, – это частный вопрос обширной «дарвиновской индустрии», как историки биологии называют меж собой исследования по истории эволюционного учения.

Реконструкции контекста возникновения взглядов Дарвина на эволюцию, как и вопросу

[4] Хорошую сводку о приложении современных науковедческих подходов к истории науки см. в работе Я. Голинского (Golinski, 1998), специально проблеме трансляции знаний посвящена гл. 6 Culture and Construction).

о том, что нового он внес своими трудами, посвящена масса историко-научной литературы, по большей части совершенно неизвестной в России, особенно массовому читателю. Хорошим подспорьем тут могли бы стать русские переводы книг Д. Осповата или Э. Десмонда [5], однако пока их издание не предвидится. Единственная относительно современная российская книга, основанная на приличном знании иностранной литературы, «Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина», принадлежащая перу петербургского историка науки Я.М. Галла (1993), давно распродана, да и написана она много суше и много менее ясно, чем книга Осповата [6]. Кое-что можно почерпнуть из многочисленных послесловий к последнему изданию русского перевода «Происхождения видов …» в серии «Классики науки» [7].

Зрелая теория Дарвина рождалась долго и трудно, минуя ряд промежуточных этапов. Дарвин шаг за шагом расставался с некоторыми «очевидностями» своего времени, выдвигал гипотезы, проверял их, собирая горы фактов, потихоньку смещал акценты. Вдумчивое, «с карандашом в руках», чтение. Записные книжки, испещренные выписками и мыслями по поводу. Переписка с десятками корреспондентов. Предварительные наброски разных версий теории.

За те два десятка лет, которые прошли с возвращения Дарвина из путешествия на «Бигле», его взгляды претерпели длительную эволюцию. Из мира предустановленной гармонии, сложного баланса Природы, обусловленного взаимной «подгонкой» живых тварей, мира взаимных добрых услуг по обеспечению друг друга пропитанием и контроля за численностью он переселился в мир конкуренции, где места в «экономии природы» не расписаны наперед, где появление нового вида заставляет тесниться тех, что были прежде.

Ему удалось предложить простое «механическое» объяснение досадным случаям вымирания, проблеме источника удивительной приспособленности, древовидной схеме, которая проглядывала за многообразием живых форм в трудах его современников – систематиков, анатомов, эмбриологов. Продуктивное использование метафоры «природной селекции» (или естественного отбора) позволило ему создать легко представимую картину эволюции живых существ [8].

О многом из того, что он писал, говорили и раньше, но именно после «Происхождения видов …» трансформизм получил скандально широкую известность. Не столько признавая букву и дух теории Дарвина, сколько поддавшись моде на теоретизирование в этой области, естествоиспытатели конца XIX–начала XX вв. начали порождать одну за другой эволюционные концепции, один лишь список названий которых уже может напомнить списки кораблей Гомеровской «Илиады» [9]. Этот взрыв нельзя приписать одному лишь «влиянию» Дарвина, но отрицать, что «Происхождение видов …» сыграло в этом важную роль, невозможно [10].

Пора прощаться

Факты – вещь не только упрямая (подчеркну, что именно их упрямство и составляет

[5] Опубликованная посмертно работа Д. Осповата стала поворотным пунктом в понимании сложного генезиса зрелой теории Дарвина (Ospovat, 1981). Я имею в виду серию монографий Э. Десмонда, посвященных культурному и интеллектуальному контексту формирования теории Дарвина и самому Дарвину (Desmond, 1989, 1994). Не хочу сказать, что этими книгами исчерпывается то, что можно было бы прочитать по данному вопросу, но они могли бы быть очень хорошим введением в проблему. В качестве общего обзора эволюционных идей можно рекомендовать работу П. Боулера (Bowler, 1983a).

[6] См. также краткое изложение в статье, опубликованной в «Информационном вестнике ВОГиС» (Галл, 2004).

[7] См. Дарвин, 1991 (есть также 2-е изд-е, 2001 г.). В это обильно комментированное издание включены статьи А.В. Яблокова, Я.М. Галла и А.Л. Тахтаджяна.

[8] Специально метафоре естественного отбора посвящена работа Р. Янга (Young, 1985. P. 79–125).

[9] Как-то раз на одном из съездов ISHPSSB (Международное общество истории, философии и социальных исследований биологии) мне довелось слушать доклад по поводу развития ортогенетических эволюционных теорий в конце XIX– начале XX вв. Весь доклад выглядел, как потенциально бесконечный список концепций, снабжаемых по ходу дела краткими характеристиками в стиле «Теория X выдвинута имяреком в работе Y, от остальных теорий отличалась тем-то и тем-то. Следующая теория Z выдвинута...» Когда докладчик при немом изумлении аудитории, не привыкшей к такого рода организации материала, за полчаса дошел до примерно двадцатой теории, он внезапно завершил свое выступление словами: «Вообще-то, еще было много теорий, но мое время ограничено, поэтому...» Справедливости ради хотел бы отметить, что это был докладчик из России.

[10] Подробнее про этот период можно прочесть в работах Л.Ш. Давиташвили (1940), К.М. Завадского (1973) и П. Боулера (Bowler, 1983b).

их суть)[11], но и сложная. Можно говорить о теоретической нагруженности фактов, об их социальном конструировании, наконец о просто конструировании, если считать, что концепция «социального» проблематична[12]. Вместе с тем, что бы мы о них ни думали, очевидно, что есть то, что мы принимаем за факты, отличая от теоретических интерпретаций. Вопрос о том, что считать за факт, а что – за интерпретации, каждый раз приходится негоциировать с другими людьми, которые готовы оспорить наши различения. Институциализованные формы переговоров такого рода составляют важный аспект научной деятельности.

При этом как бы мы ни проводили границу между фактами и интерпретациями, они должны жить в мире друг с другом. Грубо говоря, ученый занимается рационализациями в том мире, который принимает как данность. Когда Дарвин сообщает о чем-то как о «фактах» или «наблюдаемых в природе» закономерностях, то речь идет не о каких-то «вечных истинах», а о том, что считалось самоочевидными фактами в его время. Выстраивая свои теоретические схемы, пытаясь примирить их с этими фактами и эти факты друг с другом, он блуждает по совершенно незнакомому нам ландшафту обобщений, возникших в результате негоциаций, происходивших в начале 19-го столетия[13].

Мы не сможем сесть за стол переговоров ни с Дарвином, ни с его современниками. Мы не сможем терпеливо отделить зерна от плевел, убедить его или их в действенности наших стандартов научности, наших требований к описанию наблюдений, к строгости рассуждений, навязать им или переопределить вместе с ними, что именно считать очевидным – тем, в согласии с чем мы будем строить свои теории. Поставить дополнительные эксперименты при надлежащем контроле, наконец. По большому счету это не требуется. Вся эта работа уже проделана нашими предшественниками.

Благодаря этому, сейчас, почти через 150 лет после выхода в свет «Происхождения видов …», мы определенно можем сказать, что Дарвин «неправ». Практическим подтверждением этого служит то, что никто из современных биологов не использует его теории в том виде, в котором они изложены в его книгах, в качестве теоретической рамки при проведении эмпирических исследований. Мир современного биолога (при всем разнообразии этих миров) не тот, в котором жили Дарвин, его теории и его факты.

Его взгляды на наследственность и изменчивость невозможно без значительных натяжек совместить с современными представлениями. Это расхождение наметилось с созданием более или менее современной версии классической генетики уже к 1920 гг. и только углубилось в последующие годы с развитием молекулярной биологии и сравнительной геномики. Современное понимание естественного отбора и его роли, вероятно, показались бы Дарвину удивительными, как и совершенно контринтуитивное «апостериорное» понимание приспособленности, характерное для современных эволюционных теорий[14]. Брутальная рациональность теории

[11] Здесь речь идет о концепции факта, сформировавшейся в рамках социологии научного знания и восходящей к классической работе Л. Флека, который определяет факт как «сигнал сопротивления в первоначально хаотичном мышлении», зависимый от стиля мышления «сигнал сопротивления мысли» (Флек, 1999. С. 117–120).

[12] О теоретической нагруженности фактов много говорилось и в рамках вполне классической философии науки. Подобного рода рассуждения можно найти у Т. Куна (1977) и П. Фейерабенда (1986). В рамках современного науковедения, в основе которого лежат методы и интерпретативные схемы социологии и антропологии, говорят о социальном конструировании фактов (более или менее классический вариант «сильной программы» социологии научного знания, например Г. Коллинз) или «просто» о конструировании, если следовать Б. Латуру в его критическом анализе «социального» в приложении к изучению науки и технологий. Детали этой дискуссии см. в уже упомянутом обширном обзоре Я. Голинского (Golinski, 1988).

[13] В этой связи весьма характерным примером будут его размышления о «квинарной» системе – одной из натурфилософских схем начала XIX в., популярных в Англии. Согласно теории У.Ш. Маклея, система животных могла бы быть построена как система вложенных кругов. Каждый круг был образован 5 группами, каждая из которых, в свою очередь, могла быть представлена в виде подобного круга. Круги соприкасались, образуя подобие цветка, и расположение групп в пределах каждого круга тоже отражало некие важные особенности, так, разные круги соприкасались группами, сходными в силу «аналогии», в то время как объединение в круги определялось «сродством» (affinity). Поначалу Дарвин всерьез полагал, что необходимо придумать какое-то объяснение тому, что сходства животных и растений должны демонстрировать квинарные паттерны, и лишь после того как значительная часть влиятельных зоологов Англии отвергла квинарные и прочие подобные системы, основанные на численно-регулярных делениях, решил, что попытки объяснений напоминают «галлюцинации» и их следует оставить (Ospovat, 1981. P. 101–113).

[14] В рамках ряда направлений современной эволюционной теории приспособленность определяется по ко-

игр в приложении к эволюции могла бы поразить его, пытавшегося найти не столько черты животного в человеке, сколько человечность в животных [15]. Его пришлось бы, вероятно, долго уговаривать по поводу признания значимости «генетического дрейфа» (генетико-стохастических процессов в популяциях).

Есть вещи, которые, возможно, порадовали бы его. Во-первых, значительное пополнение наших знаний об ископаемых. Открытие новых ископаемых флор и фаун, о которых он не мог иметь ни малейшего представления, обнаружение огромного количества останков ископаемых родственников человека и древних популяций, относимых к несомненным *Homo sapiens*. Во-вторых, более детальное знание зоогеографии и ботанической географии, которые верно служили ему на разных этапах построения концепции видообразования. В-третьих, строгие количественные исследования конкуренции в мире животных и растений, обосновавшие его тезис о большей жесткости внутривидовой борьбы [16]. Наконец, торжество дивергентной модели эволюции, представляющей жизнь в виде ветвящегося древа, которая на настоящий момент остается доминирующей, хотя и существенно дополнена данными о роли отдаленной гибридизации и более общих процессов «горизонтального переноса» генов [17].

Однако, так или иначе, его теории в тех конкретных формулировках, которые он когда-то предложил, благополучно ушли в прошлое. Их избирательное догматическое воскрешение с теми или иными целями (особенно попытка зацепиться за то, что казалось ему «фактами») не доводит до добра. Один из самых ярких примеров этого – столкновение российской версии «дарвинизма» с менделевской (а потом и морган овской) генетикой. Странное восприятие «менделизма» как теории эволюции привело физиолога растений, эволюциониста и популяризатора науки К.А. Тимирязева в лагерь его непримиримых противников [18]. Позже, когда бренд дарвинизма стал важным элементом советской идеологии, риторические приемы и авторитет Тимирязева, цитаты из работ и авторитет Дарвина были взяты на вооружение лысенковцами в их борьбе за построение своей «мичуринской» генетики [19].

нечному результату: если носитель одной комбинации аллелей (вариантов генов) способен внести больший относительно носителей других аллельных комбинаций вклад в формирование последующего поколения (и этот дифференцированный вклад данного генотипа носит систематический характер), то о нем и говорят как об относительно более приспособленном. Во времена Дарвина приспособленность определяли иначе: путем спекуляций и придумывания «приспособительного значения» той или иной особенности строения или образа жизни. Хотя в своей зрелой теории Дарвин и вводил понятие «относительной приспособленности», оно не имело строгого определения. Обсуждение этого см. в заключительных главах монографии Боулера (Bowler, 1983a).

[15] Именно этому посвящены в значительной мере работы, в которых Дарвин обращается к сравнению человека и животных (Дарвин, 1953). Определенная поведенческая стратегия может в конечном счете оказаться выигрышной, даже если с нашей точки зрения она неприемлема по тем или иным (например, этическим) соображениям. Например, случаи инфантицида (истребления детенышей), распространенного в ряде групп млекопитающих, объясняются тем, что эта стратегия при прочих равных может оказаться более «выигрышной», чем неубийство. По крайней мере, до тех пор, пока в живых остается достаточная для самоподдержания популяции доля детенышей и пока чужие попадаются под горячую руку в среднем чаще, чем свои, эта особенность не исчезнет. Дарвин хотя и утратил веру во всеблагого бога, все же вряд ли согласился бы с холодной расчетливостью этих калькуляций. Значительная часть рассуждений в «Происхождении человека ...» отведена под сбор доказательств того, что в поведении животных можно найти многое из того, что приписывают только человеку. Холодный расчет не входил в список этих черт.

[16] Тема конкуренции особенно остро обсуждалась в России и СССР как в связи с «академической» критикой XIX в., так и в связи с дебатами о роли конкуренции в период лысенковщины (преимущественно в послевоенные годы в связи с проблемой гнездовых посадок) (Галл, 1976; Todes, 1989).

[17] Случаи горизонтального переноса особенно часты у бактерий и между симбионтами, особенно между внутриклеточным бактериальным симбионтом и его эукариотным хозяином. Если нанести случаи горизонтального переноса, которых на настоящий момент описано немало, на родословное древо живых существ, то они образуют довольно густую сеть. Однако основу родословного древа, несмотря на все это, составляет ветвящаяся структура. Собственно, горизонтальный перенос стал заметен именно благодаря мощным ветвям, на фоне которых и проявляются как более или менее значительные аберрации. В рамках современного кладистического анализа имеется обширный пласт литературы по реконструкции филогении с учетом горизонтального переноса генов (Nakhleh *et al*., 2009).

[18] См., например, поразительно злобную биографическую статью о Г. Менделе, написанную для энциклопедического словаря «Гранат» (Тимирязев, 1939). Для современного читателя она будет интересна, прежде всего, глубоко своеобразным анализом изменчивости и наследственности, который выглядит с наших нынешних позиций совершенно диким.

[19] В настоящий момент я вместе с моими студентами работаю над проектом по анализу естественнонаучной периодики России и СССР межвоенного периода. Одним из побочных результатов этого проекта стала ограниченная возможность подсчета упоминаний тех или иных авторов в журнальных статьях. Ч. Дарвин (вместе с рядом других персонажей) занимает лидирующие позиции, однако

Она, кстати, во многом соответствовала поздним взглядам самого Дарвина на наследственность и изменчивость. Лысенко и его последователи, правда, не смогли удержаться в рамках «плоского эволюционизма», к тому же запятнанного связями с «реакционным попом» Мальтусом. К концу 1940–началу 1950-х гг. они придумали совершенно оригинальный «советский творческий дарвинизм», который воскресил еще более древние представления о внезапной трансмутации видов[20]. В попытках обосновать, какая концепция в большей мере может претендовать на наследие Дарвина, прошли долгие годы. Не прекращаются эти дебаты и поныне.

Постоянная тяга общаться с классиками, все время реанимируя их как актуальных договороспособных представителей научного сообщества, свидетельствует о недонасыщенности живого общения, о нежелании вдаваться в тонкости контринтуитивных и сильно математизированных обобщений современной эволюционной биологии. Это относится не только к тем, кто пытается доказать, что дарвинизм «вечно жив», но и к настойчивым критикам дарвинизма. Работы, подобные «Эволюции не по Дарвину …» В.И. Назарова (2005) или «Науки о развитии жизни …» Ю.В. Чайковского (2006), в которых в десятый раз пережевываются мнимые проблемы их вымышленного уродливого «дарвинизма» – тяжелое последствие интеллектуальной изоляции и признак глубокого провинциализма российской науки. Вместо коллег-современников такие авторы вызывают придуманные ими же самими призраки классиков, с которыми потом и ведут (внутренний) диалог. Когда дети играют с воображаемыми друзьями, это нормально. Хуже, когда взрослые без конца воюют с воображаемыми врагами.

Когда я обсуждал парадоксальную известность работ Назарова и Чайковского с биологами, мне нередко говорили, что эти работы – не биологические, а историко-научные. Хотелось бы предостеречь читателей от этого заблуждения. Это не история науки. Это, скорее, попытка заниматься биологическим теоретизированием «без лицензии». Примерно по этой же причине, при всей симпатии, я не ссылаюсь здесь почти ни на какие историко-научные работы, написанные практикующими биологами, в том числе, на широко известные труды Э. Майра и Н.Н. Воронцова. Да простят мне такое сравнение, но большая часть работ подобного рода напоминает историку науки краткий курс истории ВКП(б) с его правым и левым уклонами и линией партии между ними [21].

Вместе с тем работы подобного рода достаточно заметны, и я постоянно сталкиваюсь с людьми, которые черпают свою информацию по истории эволюционных учений и по теории эволюции в основном из них. Не снимая ответственности с немногих профессиональных историков науки, работающих в России, я хотел бы обратиться к ученым-биологам по поводу теории. Важно, чтобы они сами активнее играли на поле популяризации, не отдавая все на откуп журналистам-«научникам» или тем, кто позиционирует себя как историков науки. Необходимо формулировать и продвигать новые

упоминания его сосредоточены в основном в центральном лысенковском журнале «Яровизация». Более того, в том же журнале в критические моменты дискуссий появлялись подборки цитат типа «Ч. Дарвин о вреде близкородственных скрещиваний» или «Ч. Дарвин о вегетативной гибридизации». Эти цитаты далее использовались в статьях и монографиях лысенковцев в качестве подтверждения того, что их построения наилучшим образом согласуются с дарвинизмом. Научные противники, соответственно, критиковались как антидарвинисты.

[20] Когда Т.Д. Лысенко изучил работы О. Б. Лепешинской, он получил в руки теоретическое объяснение возможности зарождения клеток одних видов в теле других из бесструктурного «живого вещества». Это нашло отражение в ряде его работ (Лысенко, 1952).

[21] В англоязычной литературе для историй такого рода есть устойчивое выражение «whig history» (что может быть с некоторой степенью вольности переведено как «история в стиле вигов»). Изначально обозначавшее конкретную традицию исторической мысли Великобритании (истории, в которых основным мотивом был неотвратимый прогресс в направлении парламентской демократии и ограничении монархии), оно стало в среде историков науки нарицательным (Jardine, 2003). О постоянном переписывании истории см. Кун (1977), особенно гл. «Неразличимость революций». В самой по себе деятельности такого рода, в каком-то смысле, нет ничего предосудительного, поскольку ретроспективная рационализация (и ерационализация) своих действий – одна из характерных особенностей человеческой деятельности вообще, не обязательно научной (см.: Golinski, 1998, особенно заключительную главу «The obligations of Narrative»). Хороший пример ретроспективной рационализации в истории науки дает Флек (1999), подробно рассматривающий историю разработки «реакции Вассермана» и трансформацию описаний истории ее открытия. Вместе с тем именно принимая во внимание эту тенденцию «спрямлять» путь к цели, которая становится яснее «задним числом», по ее достижении, историк науки не может следовать за своими героями, слепо доверяя им и просто повторяя их рассказы о себе.

нетривиальные идеологемы, постоянно подновляя и усложняя «научную картину мира», решительно, но без грубости, расставаясь со славным прошлым.

Природа искры

Мне кажется, что мы в большей мере отдадим дань Дарвину, если оставим его книги истории и пойдем дальше – туда, куда разбредается современное развитие эволюционной биологии. Их поздно принимать за исходный пункт рассуждений, с ними поздно спорить.

Это не значит, что работы Дарвина не могут служить источником вдохновения для современного ученого. Его научные труды, дневник путешествий, воспоминания и письма можно читать, как читают старую добрую степенную художественную литературу XIX в., например, Диккенса. Так, как слушают классическую музыку. Говоря его же словами, значение его работ в возникновении теоретических озарений современного биолога да будет «не больше, чем значение природы искры, которая воспламеняет массу материала, в определении природы пламени» (Дарвин, 1991. С. 28).

Благодарности

В основу этой статьи положен значительно переработанный и дополненный вариант текста, скорее публицистического, чем историко-научного, опубликованного в феврале 2009 г. на информационно-аналитическом портале «Полит.ру» к юбилею Ч. Дарвина (Куприянов, 2009). Я благодарен О.Э. Костерину за настойчивость и терпение, без которых мне не удалось бы переработать оригинал должным образом, а также читателям, поделившимся со мной соображения-ми относительно исходного текста. Отдельно хотелось бы отметить помощь И. Федоровой в организации подсчета упоминаний имени Дарвина в биологических журналах 1930-х гг. Особую признательность хотелось бы, пользуясь случаем, выразить Я.М. Галлу, лекции которого по истории эволюционных учений, прослушанные в университете, стали для меня одним из первых примеров живой историко-научной мысли.

Литература

Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции: Историко-критический анализ отечественных ботанических исследований. Л.: Наука, 1976.

Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб: Наука, 1993.

Галл Я.М. Генетика, динамичная экология и таксономия в «зрелой» теории Дарвина (принцип дивергенции) // Информ. вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 3. С. 151–163.

Давиташвили Л.Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.

Дарвин Ч. Сочинения / Гл. ред. В.Н. Сукачев. Т. 4: Изменения домашних животных и культурных растений / Под. ред. Е.Н. Павловского. М.: Изд-во АН СССР, 1951.

Дарвин Ч. Сочинения / Гл. ред. В.Н. Сукачев. Т. 5: Происхождение человека и половой отбор. Выражение эмоций у человека и животных / Под. ред. Е.Н. Павловского. М.: Изд-во АН СССР, 1953.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь: Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, 1991.

Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е гг.). Л.: Наука, 1973.

Канаев И.И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.

Канаев И.И. Очерки из истории морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Наука, 1966.

Кун Т.С. Структура научных революций. 2-е изд. Пер. с англ. М.: Прогресс, 1977.

Куприянов А.В. Дарвин: пора прощаться // «Полит.ру» 13 февраля 2009 г. URL: http://www.polit.ru/author/2009/02/13/darvin.html (дата обращения: 22.05.2009)

Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии: В 3 т. М.; Л.: Биомедгиз, 1936; Изд-во АН СССР, 1940–1943.

Лысенко Т.Д. Новое в науке о биологическом виде. М.: Сельхозгиз, 1952.

Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. Учебное пособие. М.: КомКнига, 2005.

Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России: В 4 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951–1959.

Райков Б.Е. Германские биологи-эволюционисты до Дарвина. Лоренц Окен. Карл Фридрих Бурдах. Мартин Генрих Ратке. Л.: Наука, 1969.

Тимирязев К.А. Мендель (статья для энциклопеди-

ческого словаря «Гранат») // Сочинения. Т. 4. М.: Сельхозгиз, 1939. С. 255–265.
Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. Пер. с англ. и нем. М.: Прогресс, 1986.
Флек Л. Возникновение и развитие научного факта: введение в теорию стиля мышления и мыслительного коллектива. Пер. с англ., нем., польск. М.: Идея-Пресс: Дом интеллектуальной книги, 1999.
Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2006.
Bowler P.J. Evolution: The History of an Idea. Rev. edn. Berkeley: Univ. of California Press, 1983a.
Bowler P.J. The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades Around 1900. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 1983b.
Desmond A. The Politics of Evolution: Morphology, Medicine, and Reform in Radical London. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1989.
Desmond A. Darwin: The Life of a Tormented Evolutionist. London: W.W. Norton & Co, 1994.
Golinski J. Making Natural Knowledge: Constructivism and the History of Science (Cambridge studies in the history of science). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998.
Jardine N. Whigs and Stories: Herbert Butterfield and the Historiography of Science // History of Science. 2003. V. 41. P. 125–140.
Nakhleh L., Ruths D., Innan H. Gene trees, species trees, and species networks // Meta-analysis and Combining Information in Genetics / Eds R. Guerra, D. Allison, D. Goldstein. Chapman and Hall. CRC, 2009. P. 1–27.
Osborn H.F. From the Greeks to Darwin: An Outline of the Development of the Evolution Idea. N.Y.; L.: Macmillan and Co, 1894.
Ospovat D. The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1838–1859. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1981.
Todes D.R. Darwin Without Malthus: The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1989.
Young R. Darwin's Metaphor: Nature's Place in Victorian Culture. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1985.

FAREWELL TO DARWIN

A.V. Kouprianov

State University Higher School of Economics, St Petersburg, Russia,
e-mail: alexei.kouprianov@gmail.com

Summary

Paying the due respect to the historical importance of the intellectual revolution caused by Ch. Darwin and his «Origin of species» (1859) one should not misunderstand its place in our current scholarly life.

The complex development of science is based on production of new facts and theories in the course of negotiations allowing us to tell facts from their interpretations, «real» facts from systematic observational errors, to formulate, test and reshape theories, etc. Darwin is a wrong partner for this negotiation process. One can not any longer force him to accept the current standards of scientific validity, to reconsider his views, or to put them into other words. The whole world of facts and theories changed over the past 150 years. Some scientific concepts taking their origin from the works of Darwin are present in the now current theories of evolution in such a form that would not be intelligible and, perhaps, even agreeable for Darwin and his contemporaries. The notions of selection and competition attained a far higher degree of counterintuitivity and mathematical sophistication than one could imagine in the nineteenth century. Some ideas, e. g., Darwin's vague views of heredity, were completely rejected.

Two principal fallacies in the treatment of Darwin's heritage are thus identified: the dogmatic literalism in following his views, and the readiness to engage in a scholarly debate with «Darwinism» by criticising or denigrating Darwin's original ideas. The dogmatic literalism in following Darwin's views on heredity was characteristic, e. g., for the infamous Trofim Lysenko and his adherents. On the other hand, those who are now seriously involved with criticising Darwin are performing their scholarly duties poorly. Darwin's works should remain where they are, in the history of science, situated in the culture of the nineteenth century. The current debate should be centered upon the current theoretical problems. What is no less important is that the scientists should play a more active role in reshaping the public understanding of science, introducing the increasingly complex new World to the general public.

О ЧЕМ ПИСАЛ ДАРВИН?

О.Э. Костерин[1], Т.Д. Колесникова[2]

[1] Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: kosterin@bionet.nsc.ru; [2] Отдел молекулярной и клеточной биологии Института химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: trotsenk@bionet.nsc.ru

«Происхождение видов ...» Чарлза Дарвина представляет собой фундаментальное произведение, содержащее в себе множество плодотворных идей из самых разных областей биологии, не всегда свободных от противоречий, высказанных в контексте биологии середины XIX в. и сформулированных в стиле, характерном для естественнонаучной литературы того времени. В связи с этим нередкие апелляции к этому первоисточнику как выразителю точки зрения современного дарвинизма (особенно в контексте «права ли теория Дарвина») могут ввести в заблуждение, во многом вследствие изменившегося и уточнившегося значения многих терминов и понятий. Даже само название знаменитой книги в наше время требует определенной интерпретации. В статье делается попытка сопоставления некоторых базовых понятий теории эволюции Дарвина (на момент последнего издания «Происхождения видов ...») с понятиями современной теории эволюции.

Ключевые слова: Дарвин, теория эволюции, вид, естественный отбор, борьба за существование, приспособленность, адаптация, дивергенция, изоляция, понятийный аппарат.

За 150 лет, прошедших после первой публикации в 1859 г. великой книги Дарвина «Происхождение видов ...», прямые апелляции к Дарвину постепенно исчезали из биологической литературы – по мере того как она сама пропитывалась дарвинистическим мировоззрением. Для очень многих ученых это мировоззрение превратилось в само собой разумеющуюся основу современной биологии, так что сейчас его можно уподобить воздуху, который необходим для жизни настолько, что живой человек может не замечать его существования. Дарвинизм утвердился в биологии уже не просто как «теория», оказавшаяся правильной, а как единственно возможное в биологии научное мировоззрение. (Само общепринятое название отрасли биологии «теория эволюции» может показаться непосвященному свидетельством определенной осторожности самих ее адептов, поскольку в эмпирических науках названия теорий часто упоминаются в тех случаях, когда существует несколько альтернативных теорий, в частности, во времена Дарвина в таком смысле употреблялось выражение «теория Дарвина». Однако теория – это некая единая система исходных положений и их следствий. В математике, где все теории равноправны и являются самоцелью, многие науки имеют слово «теория» в своем названии: теория вероятности, теория комплексного переменного. В эмпирических науках теория должна соответствовать фактам, и периоды конкуренции нескольких теорий сменяются периодами господства одной общепринятой, название же науки при этом не меняется и остается предметно-ориентированным. В этом смысле традиционное название «теория эволюции» относится к немногим исключениям и вызывает определенное недоразумение; было бы лучше, если бы эта отрасль науки получила какое-нибудь чисто предметное название, допустим, «эволюционистика», но мы не можем менять традиции задним числом.)

И в то же время вокруг наследия Дарвина не утихает ожесточенная полемика, причем не только в широком обществе, но и в биологическом сообществе, особенно среди биологов узкой специализации. Со времен Дарвина его учение проделало огромный путь и во многих

отношениях изменилось до неузнаваемости. Достаточно сказать, что некоторые взгляды самого Дарвина в том виде, как они изложены на страницах его эпохального труда, в особенности поздних изданий, мы сейчас с уверенностью назвали бы «антидарвинистическими». Хотя весь этот долгий путь зафиксирован не только в собственно научной литературе, но и в литературе по истории науки, сами по себе колоссальные объемы той и другой не позволяют легко проследить его в порядке научного досуга. Если же обратиться к самому первоисточнику, который легко доступен и легко написан, и сравнить то, что думал Дарвин, с тем, что известно практикующему биологу сегодня, то результат этой процедуры может быть диаметрально противоположным. Для тех, кто занимается биологической эволюцией профессионально и в курсе того, как развивалась наука о ней – как, к примеру, для профессора П.М. Бородина (статья которого опубликована в этом же номере), книга Дарвина выглядит монументальным свидетельством мощи человеческого интеллекта и источником современного биологического мировоззрения. А кто-то может увидеть в книге Дарвина прямые противоречия со взглядами современного научного сообщества или собственными взглядами.

Как следствие, в популярной печати (но не в серьезных журналах!) особенно в нашей стране появляются самые разные варианты систем взглядов, позиционируемых как «антидарвинистические», так и как «дарвинистические», зачастую сопровождающиеся активным неприятием идей друг друга. Одна из главных причин этого – взаимное непонимание «официальных» эволюционистов, авторов-специалистов в конкретных областях биологии, и, наконец, самого Ч. Дарвина, более ста лет назад нас покинувшего.

И, как и всегда в подобных случаях, почти все споры и проблемы сами собой исчезают, когда понятийный аппарат оппонентов становится доступен друг другу. Беда лишь в том, что понятия нельзя определить в рамках обычного человеческого языка (в отличие от математических понятий и математического языка), их можно только *понять* в их взаимоотношении с понятиями уже *понятыми*, а любое определение – не более чем самая короткая и емкая подсказка. Поэтому адекватное понимание положений любой науки, которая пользуется обычным языком, даже если они сформулированы общепонятными словами, требует основательного знакомства с ее основными положениями, хотя бы для того, чтобы отличать слова, употребленные в обыденном смысле, от слов, употребляемых в точном смысле и соответствующих научным понятиям, т. е. *терминов*. В теории эволюции довольно много терминов совпадает со словами обыденного языка – те же «вид», «приспособленность». С этим связан ряд подводных камней, подстерегающих дилетанта.

Было бы безумием надеяться привести в соответствие друг другу понятийный аппарат различных отраслей науки и различных ученых, живых и умерших, и тем более – изложить все это в рамках короткой статьи. Однако нереальность задачи – еще не повод отказаться от попыток ее осуществления. Наш продолжительный опыт дискуссий с самыми разными людьми и друг с другом позволяет нам надеяться, что мы можем разрешить хотя бы некоторые трудности во взаимопонимании людей, так или иначе интересующихся биологической эволюцией и, в частности, сопоставить то, что думал Дарвин на момент публикации последнего издания «Происхождения видов …», неоднократно издававшегося в русском переводе, с тем, что в XXI в. думаем «мы». Мы ограничимся рассмотрением ряда наиболее общеизвестных положений «теории Дарвина», в том числе употребленных уже в названии его труда, смысл которых за последние 150 лет был значительно уточнен или существенно изменился.

Более того, смысл многих понятий несколько меняется в самой книге Дарвина от главы к главе (и от издания к изданию). Сама научная литература в то время была совсем другим жанром, чем сейчас. Ее было относительно немного. Писалась она медленно, читалась – тоже, большой объем считался скорее достоинством (обстоятельностью), а не недостатком. Если мысль автора проделала определенный путь, то он считал само собой разумеющимся пригласить читателя проделать этот путь вместе с ним. Несмотря на то, что труд «Происхождение видов …» постоянно дорабатывался Дарвином для новых изданий, он сохранил следы эволюции самой мысли великого эволюциониста. Дарвин часто как бы рассуждает вслух, по

принципу «с одной стороны нельзя не сказать, с другой стороны – нельзя не отметить», стремясь в любом вопросе привлечь к рассмотрению максимальное количество фактического материала. Это делает отдельные цитаты из Дарвина довольно сомнительным аргументом в дискуссиях относительно его научного наследия – книги его очень велики, и в них, как и в самой природе (разные проявления которой они тщательно описывают), легко найти то, что нужно. Чтобы преодолеть проблему цитат, вырванных из контекста, мы сочли возможным приводить довольно много обширных цитат из последнего, шестого издания «Происхождения видов ...» 1872 г. (Дарвин, 1991). Наверняка нам не удалось избежать греха тенденциозного цитирования, но мы, однако, надеемся, что подобранные нами цитаты как минимум отображают многогранность, некоторую расплывчатость и местами противоречивость взглядов самого Дарвина. Положения же современной теории эволюции мы были вынуждены приводить как можно более кратко, не перегружая текст подробностями и обильными ссылками на источники информации. В порядке извинения за недостаточное внимание к цитированию современных источников мы сообщаем, что ничто из изложенного ниже не является оригинальным и было множество раз опубликовано в самого разного рода научных и популярных трудах.

Происхождение

Нас нет в единственном числе.
То ли от звезд, то ли из глины
Наш род случился на Земле.
Когда очнулись ото сна,
Мы были. Наша цель ясна
И наши помыслы едины.
Нам сила вечная дана,
Одною мыслию гонимы –
Себя отнять от косной тьмы.
Мы самовоспроизводимы,
А это значит: живы мы.

В.Я. Фет

Итак, «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» («The Origin of Species by means of Natural Selection or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life»). Здесь что ни слово, то ловушка. Если быть внимательным, то их можно разглядеть даже не открывая самой книги. Ловушки начинаются с перевода на русский язык самого первого слова. Английское слово «Origin» может переводиться и как «происхождение» (слово, традиционно принятое для перевода заглавия Дарвинова труда), и как «возникновение», что в русском языке не одно и то же. Происхождение – это всегда нечто конкретное, отвечающие на вопросы: «от кого», «откуда», «когда», но никогда – на вопрос «как». Мы можем говорить, что человек произошел от обезьяны, цыгане происходят из Индии, а многоклеточные произошли от одноклеточных в докембрии. А откуда, от кого или когда произошли виды? Что имеется в виду? Все виды вообще? Уж не от некоего ли единого «первовида», который в протерозое наслаждался одиночеством на всей акватории Мирового праокеана? Слава богу, так не решаются ответить ни дарвинисты, ни антидарвинисты. Или рассматривается происхождение каждого из известных тогда видов? Однако сам тот факт, что третье слово названия, идущее после слов «Происхождение видов ...», – это слово «путем» (by means of) – означает, что Дарвин отвечал на вопрос, «каким путем», т. е. говорил о механизмах. Мы можем говорить о механизмах возникновения, но не можем – о «механизмах происхождения». Правильное русское слово для перевода английского «origin» легко получить, переведя заголовок из назывной формы в описательную. «Виды происходят путем естественного отбора» – согласитесь, по-русски это невозможное выражение. А вот «Виды возникают путем естественного отбора» звучит хорошо и понятно. Таким образом, перевод «Возникновение видов путем естественного отбора» был бы более адекватным.

Но давайте же, наконец, откроем саму книгу Дарвина. Выясняется, что даже в этом предварительном рассмотрении мы невольно приписали ее автору слишком многое от современной научной методологии. Прежде чем отвечать на вопрос, каким путем виды возникли, Дарвин очень тщательно обосновывает очень простую, на наш современный взгляд, идею, что виды «произошли от», а не были сотворены готовыми. То есть доказывается сама возможность какого бы то ни было происхождения видов, что есть возможность биологической эволюции. Вот, например: «Что касается вопроса о происхожде-

нии видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном родстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом распространении, геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы прийти к заключению, что виды не были сотворены независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов» (Дарвин, 1991. С. 22). «Меня постоянно поражало одно обстоятельство, что почти все животноводы и растениеводы, с которыми мне случалось говорить или чьи сочинения мне приходилось читать, твердо убеждены, что различные породы, с которыми они имели дело, произошли от такого же количества различных аборигенных видов. Натуралисты, знающие о законах наследственности гораздо менее, чем животноводы, и так же мало, как они, о связующих звеньях в длинной родословной, тем не менее допускают, что многие наши домашние расы происходят от общих предков» (Там же. С. 39–40). И вот об одном из этих натуралистов: «Необходимо прибавить, что Декандоль не верит более в то, что виды являются неизменными творениями, и заключает, что теория происхождения [derivative] более естественна «и более согласна с известными фактами палеонтологии, географии растений и животных, анатомии и классификации» (Там же. С. 58) (Здесь мы снова сталкиваемся с эффектом перевода – совсем иное английское слово «derivative» также переведено как «происхождение»). Далее: «... было бы крайне трудно дать разумное объяснение этому родству между слепыми пещерными животными и другими обитателями обоих континентов, придерживаясь обычного взгляда об их независимом сотворении» (Там же. С. 123). «Общепризнано, что органические существа созданы по двум великим законам – Единства Типа и Условий Существования. Под единством типа подразумевается то основное сходство в строении, которое мы усматриваем у органических существ одного класса и которое совершенно не зависит от их образа жизни. По моей теории единство типа объясняется единством происхождения. ... Отсюда в действительности закон Условий Существования является высшим законом, так как он включает, через унаследование прежних вариаций и адаптации, и закон Единства Типа» (Там же. С. 174). «Но многие натуралисты думают, что под Естественной системой надо разуметь нечто большее; они думают, что в ней выражается план Творца; но пока не будет определено, что разуметь под планом Творца – известный ли порядок во времени или в пространстве, или во времени и пространстве, или еще что-либо другое, мне кажется, что это утверждение ни в какой мере не увеличивает наших знаний. Изречения, подобные часто повторяемому в более или менее завуалированной форме известному изречению Линнея, что не признаки определяют род, а род определяет признаки, по-видимому, указывают, что наши классификации предполагают связь более глубокую, чем простое сходство. И я думаю, что они действительно представляют собой нечто большее; я думаю, что общность происхождения, единственная известная причина близкого сходства организмов, и есть та связь между ними, которая, хотя и выражена разными степенями модификаций, до некоторой степени раскрывается перед нами при помощи наших классификаций» (Там же. С. 360). «Так как происхождением вообще пользуются, соединяя в одно целое особей одного и того же вида, хотя самцы, самки и личинки бывают иногда крайне различны, и так как им же пользуются при классификации разновидностей, претерпевших известную и в некоторых случаях значительную степень модификации, то не пользуются ли происхождением бессознательно и при группировке видов в роды, и родов в группы высшего порядка, и всех вместе – в так называемую естественную систему?» «... обстоятельства, помогающие классификациям, и трудности, встречаемые при этом, если я не особенно ошибаюсь, можно объяснить, признав, что Естественная система основана на общности происхождения, сопровождаемого модификациями; что признаки, которые считаются натуралистами за указание истинного родства между двумя или более видами, унаследованы ими от общего предка; что всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая; что общность происхождения и есть та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты, а вовсе не какой-то неизвестный план творения, или выражение общих положений, или сближение и разделение более или менее сходных предметов» (Там же. С. 366–367) «До чего необъяснимы случаи сериальных гомологий с обычной точки зрения теории творения!» (Там

же. С. 377). «Наконец, различные группы фактов, рассмотренные в этой главе [IV], по-моему, столь ясно указывают, что бесчисленные виды, роды и семейства, населяющие земной шар, произошли каждый в пределах своего класса или группы от общих предков и затем модифицированы в процессе наследования, что я без колебаний принял бы этот взгляд, если бы даже он не был подкреплен другими фактами или аргументами» (Там же. С. 395). Одна из подобных фраз Дарвина показывает, что он в некотором смысле открыл закон гомологических рядов Н.И. Вавилова: «На основании обычного воззрения, по которому виды были независимо сотворены, почему определенная часть строения, отличающаяся от той же части других независимо сотворенных видов этого рода, должна быть более изменчивой, чем другие части, близко сходные у различных видов? Я не вижу возможности дать какое бы то ни было объяснение. Но с той точки зрения, что виды – только более резко выраженные и более постоянные разновидности, мы часто вправе ожидать, что у них продолжают еще варьировать части их организации, которые начали варьировать в сравнительно недавний период и таким образом приобрели свои различия» (Там же. С. 133–134)

Виды

Тихо приветствую мудрость любезной природы,
Ловкой рукою она ярлыки налепляет.
Даже слепой различит, что серна, свинья и гиена
Так и должны были быть серной, свиньей и гиеной

Саша Черный

Когда б создатель
Нас мастерил без видимых границ,
Одним мазком, не уточнив детали:
Цвет глаз, размер, кому годимся в корм,
Мы все бы, не имея общих форм,
Переливались и перетекали
Из маски в маску,
Жизнь была б легка,
Но мир отлит в ином материале
И постоянна форма у цветка,
Какие пчелы бы не посещали
Его тычинки: форма, суть, идея
Их помнят и лопух, и орхидея.

В.Я. Фет

Перейдем ко второму слову названия книги Дарвина – «видов». В биологии мало существует понятий, вокруг которых вплоть до настоящего времени велась бы такая ожесточенная полемика, как вокруг понятия «вид». Однако во времена Дарвина эти баталии были еще впереди, будучи в основном им же самим и инспирированы.

Русскому слову «вид» в английском языке соответствует слово «species». Это прямое заимствование из латыни. В классической латыни это слово обладало весьма широким спектром значений: 1) зрение; 2) взгляд; 3) наружность, красота; 4) видение, признак; 5) понятие, идея; 6) образец, идеал; 7) видимость, призрачность; 8) изображение, статуя и наконец 9) вид, разновидность (Малинин, 1961). Все эти значения можно было бы объединить определением: «то, что можно увидеть» плюс само зрение. В философии и логике вид (eidoz – греч., species – лат.) является наименьшей универсалией и занимает промежуточное положение между более общим понятием (род) и более частным (индивидуум) (Алтухов, 2003). В книге Ю.П. Алтухова изложена ранняя история понятия «вид» в биологии. В частности, «согласно концепции идей Платона, наблюдаемая изменчивость органического мира не более чем искажения неких постоянных, идеальных сущностей разнообразных форм жизни. Аристотель называл видом «то в каждом, что оно, собственно, и есть в первую сущность».

В биологии в полноценный научный термин слово «вид» превратилось после выхода другого эпохального труда – «Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum classes, ordines, genera, species, Cum characteribus, differentiis, synonymis, locis» К. Линнея, первое издание которого (его название отличалось от приведенного в мелких деталях) появилось за 124 года до появления первого издания книги Дарвина. Естественно, виды выделялись и ранее, но по большей части независимо в разных группах, разными исследователями и по разным критериям. После того как Линней ввел правила обозначения видов всех живых существ вообще с помощью бинарных латинских названий, виды как минимум получили уникальные идентификаторы и превратились в конкретные объекты науки, позволявшие ставить такие вопросы, как, к примеру, сколько существует видов в какой-либо таксономической группе или вообще

в природе. Поначалу никто не сомневался, что виды столь же реально существуют в природе, сколь и в головах ученых (а также в божественном замысле или мире идей Платона), вопрос же правильного распознавания видов решался Линнеем очень просто – истинный ботаник (вопрос о возможности существования более одного такового тактично остался без ответа) правильно распознает виды (и дает им хорошие названия), профан же не способен на это (Линней, 1989). Однако по большому счету за разные виды почитались любые организмы, имеющие заметные отличия и не связанные друг с другом «кровным родством», заведомо общим происхождением (например личинки и взрослые особи или «брачными узами» (самцы и самки). Являются ли два организма разными или одинаковыми, ученый уверенно и безошибочно (как ему казалось) определял на глаз. К каким результатам это иногда приводило, можно убедиться, взглянув на полстраницы перечисления названий, в свое время (в XVIII–XIX вв.) предложенных в ранге вида для разных сортов и форм посевного гороха (Макашева, 1979. С. 90–91). Экземпляры, по которым вид впервые описан (типовые экземпляры), считались эталонами вида с таким-то названием, и вопрос о правильном названии для любых экземпляров решался их сопоставлением с типовыми экземплярами уже описанных видов. Эта система удобна на практике и сохранилась в биологической номенклатуре почти в неизменном виде до наших дней. Долгое время она же являлась не только практической, но и теоретической основой выделения видов как совокупностей особей, обладающих определенными признаками, – впоследствии такой подход был назван *типологической концепцией вида*.

Как мы уже убедились в предыдущем разделе «Происхождение», во времена Дарвина слово «вид» было понятием с нашей точки зрения не вполне научным, так как оно пришло из совсем другой (и очень в то время важной!) области представлений о мире – религии и религиозной философии. Виды – это именно то, что создал в природе бог, дав им возможность воспроизводить себя, плодясь и размножаясь. Каждый занимает свое место в природе (мы бы сказали – ареал и экологическую нишу), каждый скрещивается с кем положено, и в потомстве его появляется «то, что нужно». Природа, включая все виды, сотворена богом, и сотворена наилучшим образом. Виды можно и нужно познавать, систематизировать, но не нам решать за бога, что есть вид и как он должен быть устроен. Дарвин же обнаружил своего рода первозданный хаос там, где до него все считалось ясным и упорядоченным. В контексте понятия «вид» Дарвина более всего волновало то, что вряд ли придет в голову современному биологу: «Вообще этот термин [вид] включает неизвестный элемент отдельного творческого акта» (Дарвин, 1991. С. 51). То есть Дарвин хочет сказать, что обычно всем был важен именно вид, так как он рассматривается как «единица творческого акта», и самим названием своей книги он подчеркивает, что от этого неизвестного элемента творческого акта можно отказаться вовсе. Если ранее считалось, что творец воплотил свой замысел в законченном и упорядоченном мире живых существ, то Дарвину пришлось иметь дело с миром поистине живым, находящимся в непрерывном изменении.

Возможно поэтому Дарвин не употреблял *слово* «вид» как научный термин и использовал его в названии своего труда достаточно простодушно. Однако он очень хорошо понимал, сколь велика проблема, связанная с *понятием* «вид», и по возможности старался уйти от этой проблемы. Когда Дарвин его использует, он пользуется различными критериями вида: и типологическим, и экологическим, и генетическим. Дарвин пытается очертить понятие вида, существующее на тот момент, сделать синтез всего, что известно. Он собирает все известные критерии вида и сталкивается с тем, что они могут противоречить друг другу. В разных главах Дарвин останавливается на различных аспектах и критериях. И в результате он воздерживается от четкого определения вида, поскольку не в этом суть идеи, которую он предлагает и обосновывает. Позднее, когда теория эволюции стала обрастать собственно теорией, появилась необходимость определить, с чем, собственно, приходится иметь дело.

Действительно, у Дарвина можно найти массу высказываний, явно показывающих, что понятие вида еще «не готово» и что ему в большинстве случаев не важно, что называть видом: «Не стану я обсуждать здесь и различ-

ные определения, которые были предложены для термина «вид». Ни одно из определений не удовлетворило всех натуралистов; и, однако, каждый натуралист смутно понимает, что он разумеет, говоря о виде» (Там же. С. 51). «Тем не менее невозможно предложить верного критерия для различения варьирующих форм, локальных форм, подвидов и замещающих видов» (Там же. С. 55). «Но обсуждать вопрос, следует ли их называть видами или разновидностями, пока не существует общепризнанного определения этих терминов, значило бы попусту толочь воду в ступе» (Там же. С. 57). «Если бы разновидность достигла такой степени процветания, что превысила бы численность родительского вида, то она рассматривалась бы как вид, а вид превратился бы в разновидность; либо она могла бы совершенно заменить и вытеснить родительский вид; либо, наконец, оба могли бы существовать одновременно и считаться за самостоятельные виды. ... Из всего сказанного ясно, что термин «вид» я рассматриваю как произвольный, присвоенный ради удобства для обозначения близко сходных между собою особей и не отличающийся в основном от термина «разновидность», которым обозначают менее отчетливые и более флюктуирующие формы. С другой стороны, термин «разновидность» по сравнению с простыми индивидуальными различиями также применяется произвольно, ради удобства» (Там же. С. 59–60). «Для нас несущественно, видами, подвидами или разновидностями будут называться многочисленные сомнительные формы» (Там же. С. 65). «Во-первых, разновидности, даже заметно выраженные и обладающие до некоторой степени сходством с видами, – о чем свидетельствует то безнадежное сомнение, которое во многих случаях возникает при их классификации, – несомненно отличаются друг от друга гораздо менее, чем хорошие четко различающиеся виды» (Там же. С. 101).

Довольно многое в книге свидетельствует о том, что Дарвин всякую изменчивость почитал за зарождающийся вид: «Следовательно, наиболее процветающие, или, как их можно назвать, доминирующие виды – виды с широким ареалом, более равномерно расселенные внутри ареала и наиболее богатые особями; они-то чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям или, с моей точки зрения, зарождающимся видам» (Там же. С. 60). «Рассматривая виды лишь как более сильно обозначившиеся и хорошо определившиеся разновидности, я пришел к заключению, что виды более крупных родов связаны друг с другом так же, как связаны друг с другом разновидности одного вида…» (Там же. С. 61). «И тем не менее, согласно моему воззрению, разновидности – только виды в процессе образования, или, как я их назвал, зарождающиеся виды» (Там же. С. 101). Обратим внимание и на то, что в названии книги употреблен такой расплывчатый термин, как «расы» – виды «происходят» посредством сохранения благоприятных «рас».

Однако сколь ни открещивайся Дарвин от термина «вид», ему было никуда не деться от необходимости осмыслить понятие, о котором он рассуждает. Дело в том, что основные идеи Дарвина – эволюция (пусть и не им придуманная) и естественный отбор – сами на первый взгляд не предполагают никакой дискретности в мире живых существ. Однако в природе дискретность видов обращает на себя внимание в гораздо большей степени, чем непрерывная изменчивость (что, в частности, нашло отражение в типологической концепции вида, до наших дней господствующей в практике изучения биологического разнообразия). Если ранее дискретность видов была легко объяснима как замысел Творца, то, в рамках своей теории, предполагавшей постоянную изменчивость, Дарвину потребовалось объяснить этот эмпирический факт очевидной дискретности большинства видов, от которой не уйти несмотря на все «неготовые» виды и многообразие изменчивости. «… если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Почему вся природа не представляет хаоса, вместо того чтобы виды были, как мы это видим, хорошо разграничены?» (Там же. С. 141). По сути виды представляли основную трудность всей теории Дарвина и как теоретическое понятие, и как объекты, существование которых требовало интерпретации.

Дарвин высказывает предположение о том, что именно делает виды видами. У Дарвина присутствует следующая идея: виды – носители готовых, совершенных адаптаций, в то время как промежуточные формы менее приспособ-

лены и в лучшем случае представляют собой адаптации, еще не готовые. В «Происхождении видов ...» мы читаем: «... Виды не были сотворены независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, модифицировались таким именно образом, что они приобретали то совершенство строения и коадаптацию, которые справедливо вызывают наше изумление» (Там же. С. 22). По сути представление о видах как о совершенных адаптациях было унаследовано еще от той точки зрения на виды, как на воплощение божественного плана и наилучшим образом занимают определенные места в «экономии природы», о которой говорил Линней, – Дарвин в какой-то мере все еще пользовался понятийным аппаратом «естественной теологии» (Галл, 1991). Таким образом, вопрос, как виды возникают в природе, для Дарвина в значительной степени трансформируется в вопрос, как в ходе эволюции достигли такого совершенства изумительные адаптации одной части организации к другой и к условиям жизни или одного органического существа к другому. Ответ Дарвина на этот вопрос мы могли бы сформулировать в современных терминах следующим образом: изумительные адаптации суть адаптивные оптимумы, возникшие в результате дизруптивного отбора среди континуума родственных форм, образующихся за счет непрерывной изменчивости. Этого вопроса мы коснемся более детально в разделе, посвященном дивергенции и возникновению биологического разнообразия.

Однако развитие Дарвином теории естественного отбора и все большее признание роли конкуренции и других взаимодействий живых существ между собой заставили его значительно отойти от идеи «совершенных адаптаций» (Галл, 1991). И в «Происхождении видов ...» мы находим также и такое: «Нет ни одной страны, в которой все туземные обитатели настолько совершенно адаптированы друг к другу и к физическим условиям своей жизни, чтобы ни один из них не мог быть еще лучше адаптирован или усовершенствован, это видно из того, что во всех странах туземные обитатели были до такой степени подавлены натурализованными организмами, что позволяли некоторым пришельцам прочно завладеть страной. И так как чужеземцы в любой стране побеждали некоторых туземных обитателей, мы вполне можем заключить, что и туземцы с пользой для себя могли бы модифицироваться настолько, чтобы лучше противостоять вторжению» (Дарвин, 1991. С. 124). «Но степень адаптации видов к климату, в котором они обитают, часто преувеличивают. Мы вправе это заключить из следующего: часто невозможно предсказать, выдержит ли ввезенное растение наш климат, а также многие растения и животные, привезенные из самых различных стран, оказываются у нас вполне здоровыми» (Там же. С. 80)

Идея о том, что виды представляют собой готовые и совершенные адаптации, современной биологией оставлена. Взгляды на «степень адаптации» существенно упростились – единственным доступным нам эмпирическим критерием адаптации является сам факт существования вида. Если же встать на точку зрения Творца или простого инженера, многие виды, как кажется, следовало бы существенно улучшить или даже заменить на новые. Приведем два несколько экстравагантных примера. Каждый из них может быть оспорен, но не общее представление о том, что все живое приспособлено к своей среде всего лишь в той степени, в которой оно способно выжить. Во-первых, мы слишком хорошо знаем конструктивные недостатки своего собственного вида. Какие-то из них, по-видимому, связаны с конструктивными «недоделками» при слишком быстром (за каких-то 5 млн лет) переходе к прямохождению: например, затрудненные роды, какие-то – с переходом на пищу с меньшим содержанием клетчатки: склонность к острому аппендициту, какие-то – с необычайно усложнившимся поведением: прежде всего это чудовищно большая продолжительность индивидуального развития, но также и все прелести нашей искусственной экологической ниши, столь далекой от «здорового образа жизни». Или вот существует бабочка-белянка *Madais fausta* Olivier, 1804. Зимой эта бабочка встречается в Аравии и Северо-Восточной Африке. Однако в этих регионах она неспособна существовать летом из-за слишком сухого и жаркого климата. Летом она встречается на севере Ближ-

него Востока, в Иране и на юге Туркмении. Но здесь она полностью вымерзает с наступлением зимы. Таким образом, ареал бабочки ежегодно смещается почти на 1000 км (Larsen, 1975). При этом, скорее всего, летние и зимние популяции основываются особями, случайно залетевшими вследствие ненаправленной диффузии. Итак, на планете Земля нет такого места, где бы этот вид мог существовать, это вечный беспрестанный скиталец, способный лишь случайно оказаться там, где может развиться каждое следующее поколение. Конечно, в какой-то мере и этот вид адаптирован – способен к дальним перелетам, полностью лишен каких-либо паразитоидов, которые не могут ни угнаться за этими бабочками, ни подстеречь их где бы то ни было. Но все же об «изумительной адаптации» говорить здесь не приходится.

И наконец, ни у кого не вызывает сомнений, что вымирание видов – явление как минимум не менее частое, чем видообразование. Однако прежде чем окончательно вымереть, любой из вымерших видов долгое время как-то существовал в условиях среды, которым он все менее соответствовал и которые в конечном итоге привели его к гибели, а могли бы не привести, если бы начали изменяться в противоположном направлении. *Post factum* мы конечно можем вынести вымершему виду приговор: «не жилец» и отождествить его несоответствие среде с его фатальной обреченностью. Но ведь нет никаких сомнений, что рано или поздно вымрет *любой* вид (тот факт, что виды скорее не «перетекают» один в другой, а как бы «размножаются», порождая другие виды, при этом не очень сильно изменяясь сами, мы рассмотрим ниже). И мы можем вынести противоположный вердикт – никакой вид не соответствует среде нашей планеты, если не может существовать на ней бесконечно долго.

Что же пришло на смену как типологической концепции вида, так и Дарвиновому теоретическому допущению, что вид является совершенной адаптацией, возникшей в результате конкуренции с многочисленными «промежуточными формами»? Вид стал определяться совершенно по-другому. Понятие вида в наше время не просто существует, но является очень важным. Его разделяет в той или иной степени интуитивно или осознанно большинство современных биологов (за исключением существенной части отечественных ботаников). Так называемая *биологическая концепция вида* («биологическая» выглядит как претензия на окончательную истину в биологии, однако это устоявшийся термин, который мы не в силах изменить) отказалась от рассмотрения вида как совокупности признаков, отталкиваясь от единственного критерия – возможности скрещиваться и оставлять продуктивное потомство (Майр, 1968, 1974). Вид стал определяться через единый генофонд. Любопытно, что мы находим этот критерий и у Дарвина, однако упоминаемый среди трудностей его теории: «В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?». Подход к видам как к изолированным генофондам оказался весьма продуктивным – появились критерии и методы определения границ видов, возникло строгое научное понятие. Оно, впрочем, оказалось мало применимо или вообще не применимо к тем формам жизни, у которых размножается единственный родитель (назовем их однородительскими формами): ко множеству прокариот, огромному количеству растений, размножающихся вегетативно, путем апомиксиса или самоопыления, и к немногим партеногенетическим видам животных. Прокариоты, кроме того, способны к широкому обмену генетическим материалом без особых видовых границ. В таких случаях виды приходится выделять «по старинке», типологически. Однако четкость и удобство биологической концепции вида для тех форм жизни, у которых в размножении участвуют (хотя бы иногда) два родителя (назовем их двуродительскими формами – это раздельнополые организмы и многие обоеполые – перекрестноопыляющиеся растения и спаривающиеся гермафродиты среди животных), обеспечили практически полную ее победу в зоологии и значительные успехи в ботанике. В то же время множество ботаников до сих пор используют типологическую концепцию вида как определенной совокупности признаков в качестве теоретической основы своей деятельности (что находится в полном соответствии с обычностью однородительского размножения у растений).

Любое определение как некая словесная формулировка всегда несовершенно, так как не

может охватить всех граней любого понятия и всех частных ситуаций. Нам представляется, что наилучшей формулировкой определения вида в рамках его биологической концепции была бы следующая: *вид – это наибольшая совокупность особей, реально или потенциально способных объединять свои гены в плодовитом потомстве.* Можно сказать, что вид представляет собой *потенциально единый генофонд*, а разные виды – разные, изолированные друг от друга, генофонды. Конечно, здесь есть масса сложностей. Добавление «реально или потенциально» следовало сделать из-за существования непреодолимых географических барьеров внутри ареала вида. К примеру, бабочки махаоны из Европы и Америки за 10 тыс. лет существования Берингова пролива никак не могут объединить свои гены, так как не способны через него перелететь. Но если бы мы их привезли друг к другу, они бы без проблем скрестились, так как действительно принадлежат к одному виду. Мы уже упоминали о том, что такое понятие о виде не работает у однородительских форм, у которых барьеры для обмена генетическим материалом между несхожими формами гораздо слабее, чем у эукариот. Тем не менее, для большинства эукариот вид – это универсалия, которой соответствует определенное объективное содержание (а заодно вид – это, если можно так выразиться, наиболее реальная из всех таксономических категорий). И это содержание касается путешествий генетического материала и тех границ, в которых оно возможно, но совершенно не касается адаптаций.

В литературе часто встречаются эклектические определения вида, сделанные по принципу «всем сестрам по серьгам». Дескать, в разных отраслях биологии сформировались различные «критерии вида», следовательно вид – понятие многогранное, и наилучшим определением будет то, которое на всякий случай учтет все критерии сразу. Так, например, во многих определениях содержатся политкорректные реверансы в сторону экологии – «вид должен обладать своей экологической нишей», и в сторону биогеографии – «вид должен иметь свой ареал». Однако они являются классическим примером порочного логического круга – и ниша, и ареал определяются всего лишь как место, занимаемое видом в соответственно экологическом или физическом пространстве, и должны быть отброшены из определения «вида». По сути содержательными были и остаются только два «критерия»: типологический (совокупность признаков) и «биологический» (единый генофонд).

На наш взгляд, попытки объединить различные «критерии вида» порочны в своей основе. Нетрудно понять, что «типологический вид» и «биологический вид» – это совершенно разные понятия, сформировавшиеся в совершенно разной понятийной среде и совершенно не сводимые друг к другу логически. Получается, что в биологии существуют два совершенно разных, но омонимичных термина «вид». Казалось бы, остается лишь в одном из случаев заменить само слово. Однако, как и в случае с дискретностью и континуальностью живых существ, свое слово говорит эмпирика: в большинстве случаев типологический и биологический виды включают в себя одни и те же совокупности особей. То есть два неродственных понятия совпадают на практике. Причина этого совпадения как раз кроется в «происхождении» тех и других видов, т. е. в механизмах видообразования и существования видов. Как это происходит – мы рассмотрим в следующем разделе. Однако очевидно, что мы не должны ставить телегу впереди лошади и заранее помещать эмпирическое совпадение в «комбинированное» определение.

Нужно отдать должное Дарвину, который именно в эмпирическом совпадении независимых признаков (независимых критериях выделения) таксонов увидел основное доказательство происхождения их от общего предка.

Позволим себе отступление в совсем другую область биологии, где сложилась в чем-то сходная ситуация с сосуществованием и даже конкуренцией двух совершенно разных понятий, появившихся с интервалом в полсотню лет в отраслях биологии, имеющих в своих подходах не очень много общего и обозначаемых одним и тем же термином. Этот термин – «ген». В классической генетике *ген – это наследуемый фактор, влияющий на признаки организма и занимающий определенное место на хромосоме*. Он рассматривался как единица наследственности, далее неделимая. После открытия структуры ДНК очень быстро выяснилось, что многие классические гены представляют собой участки ДНК, которые кодируют некий белок, к примеру – фермент, который и определяет наследуемый признак. Это

было огромным прорывом в науке, и на этой волне первоначально показалось, что все гены классической генетики именно таковы. Выработалась такая формула: «один ген – одна полипептидная цепь». То есть геном стали называть «участок ДНК, кодирующий полипептидную цепь». Однако со временем выяснилось, что рядом с ней имеются регуляторные последовательности ДНК, которые ничего не кодируют сами, но влияют на включение–выключение и интенсивность транскрипции этого гена. Это промоторы, энхансеры, сайленсеры – т. е. участки ДНК, которые связываются с определенными белками, способствующими и препятствующими транскрипции. Они могут находиться достаточно далеко от кодирующих последовательностей, за сотни и тысячи нуклеотидов, но все равно функционируют как *цис*-факторы (т. е. находящиеся неподалеку на хромосоме), поскольку реально оказываются неподалеку от кодирующих последовательностей за счет определенной укладки ДНК в хромосоме. Все это хозяйство стали рассматривать как принадлежности гена, который что-то кодирует. Таким образом, в молекулярной генетике: *ген – это кодирующий участок ДНК вместе с прилежащими участками ДНК, влияющими на его транскрипцию*. Заметим, ген здесь получился подразделенным на части – экзоны, интроны, регуляторные элементы, в конце концов – отдельные нуклеотиды. А регуляторная последовательность ДНК, взятая как таковая, лишилась права называться геном, так как сама ничего не кодирует. Но за счет влияния на транскрипцию гена эта последовательность может влиять и на какой-то признак, который будет наследоваться вместе с этой последовательностью, и рекомбинировать с ней. То есть регуляторная последовательность – это тоже наследственный фактор, занимающий строго определенное место на хромосоме. Некоторые регуляторные последовательности могут влиять на несколько генов сразу, т. е. занимать свое определенное место в регуляторной сети управления развитием и функционированием организма. Налицо все признаки гена в понимании классической генетики.

Это противоречие между классическим и молекулярно-биологическим понятием гена возникло в тот момент, когда казалось, что никакого противоречия и нет, и все классические гены – это транскрибируемые участки ДНК, кодирующие белок или РНК. На самом же деле речь идет о совершенно разных объектах, которые, однако, достаточно часто совпадают на практике. Впрочем, эта практика такова: ученые, работающие методами классической генетики с плохо изученным с молекулярно-генетической точки зрения объектом, называют геном то же самое, что и, например, Морган – неделимый наследственный фактор, отвечающий за признак. Когда работают с объектом, лучше молекулярно охарактеризованным, происходит плавный переход к молекулярному определению – транскрибируемый участок ДНК вместе с обслуживающим его транскрипцию хозяйством. Далеко не все осознают разницу и момент перехода. Если мутация в регуляторной последовательности ведет себя как нормальный менделевский аллель, те, кто занимается формальной генетикой, успешно продолжают называть ее геном, чего никогда не сделают молекулярные биологи.

Преодолевается данное противоречие двумя путями: либо перед употреблением слова «ген» оно предварительно очень четко определяется, либо оно перестает использоваться в качестве рабочего термина, используясь в лучшем случае в качестве просто слова. Пример первого случая: в разделе «Материалы и методы» в статье, посвященной подсчету генов в геноме, обязательно будет написано, по какому критерию ген определяли, например, было подсчитано число открытых рамок считывания. В следующей статье напишут: мы проанализировали экспрессию и показали, что некоторые из найденных потенциальные рамок считывания никогда не транскрибируются и, по-видимому, представляют собой псевдогены. Пример второй ситуации: изучается локус на хромосоме, с которого делается несколько тысяч белков за счет того, что есть три альтернативных промотора, три альтернативных терминатора и десяток интронов. Где тут ген и сколько генов в этом локусе? В данном случае никто словом «ген» пользоваться не будет. Если взять фразу, содержащую слово «ген», из популяционно-генетического контекста и вставить в молекулярно-биологический контекст, то мы получим полную потерю смысла.

Попробуем шутки ради заменить «Происхождение видов …» на «происхождение генов». Ни один генетик не скажет вам что имеется в виду. Если мы имеем проблемы с определением того, что есть ген, то уж тем более мы не можем сказать, когда закончился один ген и начался другой во времени. Например, ген дуплицировался, но обе копии одновременно выполняют идентичные функции – это один ген или два? Корме того, в этом названии так и сквозит вопрос: а откуда вообще все гены произошли… Перефразируем «происхождение генов»

в «генообразование» – уже лучше, тут хотя бы читается вопрос, из чего и как образовался ген. А если мы скажем: «эволюция генов» – мы избавимся от большинства лишних проблем. А еще лучше говорить об «эволюции генома»: и закономерности эволюции генов, и их возникновение, разделение одного гена на два и пр. прекрасно впишутся в общую концепцию.

Итак, именно Дарвин обратил внимание на проблему – что такое вид. Более того, именно эта проблема, судя по всему, и была тем стимулом, который в конечном итоге привел Дарвина к его теории. Однако то, что так или иначе виды существуют, оставалось очевидным фактом. То, что все множество живых организмов скорее дискретно, чем континуально, требовало своего объяснения, и именно этим вопросом Дарвин, по сути, занимался долгие годы при подготовке своей книги.

Так возникновение чего же рассмотрел Дарвин? Еще в 1956 г. С.С. Четвериков писал в своем письме А.Л. Тахтаджяну (Тахтаджян, 1991. С. 501): «Пожалуй, самая большая ошибка Дарвина, которую я знаю, это заглавие его книги: «О происхождении *видов* путем естественного отбора». Ведь замечательная работа Дарвина фактически трактует не о происхождении видовых признаков и отличий, а о целесообразных приспособлениях организмов к окружающим условиям их существования, но ведь это вещи совершенно неравнозначные». Высказываясь наиболее осторожно, мы могли бы сказать, что Дарвин рассмотрел возникновение различий между организмами, т. е. изменчивости. Но это было бы неверно, потому что изменчивость у Дарвина есть и на входе – небольшие случайные изменения и прямые закономерные воздействия среды, и на выходе – это и породы домашних животных, и «виды» – в его весьма широком и неопределенном понимании. Получается, что он рассматривал бытие изменчивости живых организмов, процессы, которые протекают с ее участием – накопление, элиминацию, направление, пределы, разнообразие.

Получается, что для того чтобы перевести название книги Дарвина, мы должны заменить не только первое слово «происхождение», но и второе, уточнением которого мы только что занимались. Итак, в нашей версии начало названия теперь звучит так: «Процессы, происходящие с изменчивостью живых организмов под действием ...» или более выспренно: «Бытие изменчивости живых организмов под действием...». На самом деле Дарвин предпринял огромные усилия для того, чтобы ответить на вопрос «откуда берутся виды», именно те, о существовании и границах которых ни у кого не было сомнений. Однако эту проблему он так и не решил до конца (об этом ниже), и наш «перевод» фрагмента названия отражает, скорее, результат, чем намерение. Однако кто сказал, что название не должно отражать намерение! Поэтому название Дарви-на – не только более яркое и интригующее, оно отражает проблему, причем не только научную, но и мировоззренческую.

Естественный отбор

Ну что ж, двинемся дальше – «путем естественного отбора». Понятие «естественный отбор» являлось мишенью для самой разной критики с момента публикации. Действительно, отбор, адаптации – это понятия, вроде бы предполагающие активное разумное начало. Кто-то же должен отбирать, подобно селекционеру, кто-то же должен приспосабливаться, подобно всем нам известным приспособленцам (вспомним В. Пелевина – изменения происходят оттого, что самые беспринципные люди начинают приспосабливаться к ним еще до того, как они произошли). Эта проблематика не нова. Судя по всему, Лейбниц предложил концепцию монады в силу того очевидного соображения, что раз есть законы природы, то должен быть кто-то, кто их сознательно исполняет, и даже Галилей поначалу упоминал о неких духовных сущностях, которые движут планеты (Фейерабенд, 1986). В нашем же случае следует обратить внимание на то, что критика метафоры «естественный отбор» началась с момента опубликования «Происхождения видов …» в совершенно буквальном смысле – она критикуется на страницах этой книги самим ее автором: «Другие возражали, что термин «отбор» предполагает сознательный выбор со стороны животных, испытывающих модификацию; доходили даже до того, что отрицали применимость отбора к растениям, так как они лишены воли! В буквальном смысле слова «естественный отбор», без сомнения, неправильный термин; но кто же

когда-нибудь возражал против употребления химиками выражения «избирательное сродство различных элементов»? И, тем не менее, нельзя же, строго говоря, допустить, что кислота выбирает основание, с которым предпочтительно соединяется. Говорилось также, будто я говорю о естественном отборе как о деятельной силе или божестве; но кто же возражает писателю, утверждающему, что всемирное тяготение управляет движением планет? Всякий знает, что хотят этим сказать и что подразумевается под такими метафорическими выражениями, и они почти неизбежны ради краткости речи» (Дарвин, 1991. С. 79). К этому нечего добавить! Заметим лишь, что и Дарвину приписывали мысль о сознательном повиновении законам природы, но для него это уже не животрепещущая проблема, а повод для иронии.

В отечественной литературе по теории эволюции встречается так называемая «Дарвинова триада» – триада понятий, якобы выражающая суть дарвинизма, а именно: наследственность, изменчивость, естественный отбор. Эта триада не имеет отношения к самому Дарвину, который, со всей его обстоятельностью и склонностью глубоко продумывать каждое биологическое явление, упорно избегал вопросов наследственности в книге «Происхождение видов ...», посвятив этой проблеме особую «временную гипотезу пангенезиса» в изданной в 1868 г. книге «Изменения животных и растений в домашнем состоянии» (Дарвин, 1941), которая сейчас имеет лишь историческое значение. Первые два элемента триады являются внутренними свойствами организмов, и нетрудно убедиться, что третий элемент является неизбежным следствием того, что организмы всегда существуют в какой-либо среде.

Действительно, если где-то появились самовоспроизводящиеся объекты, имеющие наследственность, но допускающие, тем не менее, изменчивость, то на достаточно большом отрезке времени с ними будут происходить процессы, которые мы бы с уверенностью назвали естественным отбором. Само по себе условие способности к самовоспроизведению накладывает сильные ограничения на изменчивость, что уже является естественным отбором. Взаимодействие со средой, в которой находятся эти объекты, включающей и другие такие объекты, также накладывает ограничения на возможность и скорость самовоспроизведения. Это обстоятельство отметил даже К. Поппер, причем в статье, которую он назвал «Дарвинизм как метафизическая исследовательская программа» (положение, от которого он впоследствии отрекся): «Пусть существует некий мир, рамки ограниченного постоянства, в котором находятся сущности ограниченной изменчивости. Тогда некоторые из сущностей, порожденных изменчивостью ... могут «выжить», тогда как другие ... могут быть элиминированы. Добавим к этому допущение о существовании специальных рамок ... – в которых может существовать жизнь или, более точно, самовоспроизводящиеся, но тем не менее, изменчивые тела. Тем самым задана ситуация, в которой идея проверки и элиминации ошибок, т. е. дарвинизм, становится не только приложимой, но почти логически необходимой..» (Popper, 1988. С. 145. *Пер. – О.К.*).

Много копий, особенно в нашей стране, было сломано в спорах о том, обладает ли естественный отбор творческой ролью. Заметим, однако, что «творческая роль» является понятием той же высокой степени метафоричности, что и «естественный отбор». В данном случае мы имеем дело с проявлением определенной казуистики, имеющей не столь уж очевидное объективное содержание и представляющей интерес лишь для любителей специфических казуистик.

Однако, будучи «метафорическим выражением, почти неизбежным ради краткости речи», понятие естественного отбора сделало свое дело – вся просвещенная общественность немедленно поняла, о чем идет речь, как бы она ни относилась к самой идее Дарвина. Нужно ли нам взамен естественного отбора какое-то более строгое понятие? Не помешает. И это понятие «приспособленность».

Нет такого высказывания, которое почиталось бы за квинтэссенцию дарвинизма (в основном его оппонентами) и вызывало бы столько же уничтожающей критики, как знаменитое «переживание наиболее приспособленных (survival of the fittest)». Действительно, вне контекста, взятое как лозунг, это выражение является классическим примером логического порочного круга и «масла масляного» – ведь по определению приспособлен именно тот, кто

выживает. Дарвин пишет: «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и вариаций и уничтожение вредных я назвал Естественным отбором, или выживанием наиболее приспособленного» (Дарвин, 1991. С. 79). «Этот принцип, в силу которого каждая слабая вариация сохраняется, если она полезна, я назвал термином "Естественный отбор", для того чтобы указать этим на его отношение к отбору, производимому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Хербертом Спенсером: "Переживание наиболее приспособленного" – более точно, а иногда и одинаково удобно» (Там же. С. 66). Этим выражением подчеркивается, что естественный отбор сводится к простейшему принципу – одни выживают и размножаются (с той или иной результативностью), а другие – нет.

В популяционной генетике оба «бытовых» слова, «отбор» и «приспособленность», были использованы в качестве терминов, обозначающих строго определенные количественные параметры, соответствующие им по смыслу. Под приспособленностью того или иного генотипа понимают среднее количество оставляемых им жизнеспособных потомков. Для этого понятия иногда применяют и иной термин – «мальтузианский параметр» – по имени известного Т. Мальтуса, автора труда «Опыт о законе народонаселения» («Essay on the Principle of Population»), послужившего одним из идейных источников Дарвина. Приспособленность определяется тремя факторами: жизнеспособностью, плодовитостью и скоростью индивидуального развития. Приспособленность зависит от среды. В данной среде разные фенотипы могут иметь приспособленность больше и меньше единицы, соответственно, частоты генов, ответственных за формирование первых, будут возрастать, входящих во вторые – падать, причем скорость этих частотных изменений будет тем выше, чем больше приспособленность отклоняется от единицы. Одним словом, приспособленность – это численный параметр, характеризующий выживание и дифференциальное размножение фенотипа в данной среде. Заметим, что приспособленность здесь – понятие эмпирическое, оно оценивает результат, то, насколько быстро особь развивалась, успешно выживала и интенсивно размножалась в данных конкретных условиях. Априорная приспособленность – насколько особь приспособлена «сама по себе», вне контекста конкретных условий – понятие, которое было бы лишено смысла. Это не мешает рассчитывать теоретически ожидаемую в данных условиях приспособленность и сравнивать ее с реальной.

Слово «отбор» и соответствующее английское слово «selection» без перевода использованы в таких параметрах, как селективное преимущество, коэффициент отбора (коэффициент селекции) и селекционный дифференциал. Так по мере развития науки метафоры становятся терминами.

Итак, мы продвинулись в интерпретации названия книги Дарвина следующим образом: «Бытие изменчивости живых организмов под влиянием дифференциального размножения ...».

Борьба за жизнь

Лодейников прислушался. Над садом
Шел смутный шорох тысячи смертей.
Природа, обернувшаяся адом,
Свои дела вершила без затей.
Жук ел траву. Жука клевала птица,
Хорек пил мозг из птичьей головы.
И страхом переполненные лица
Ночных существ глядели из травы.
Природы вековечная давильня
Соединяла смерть и бытие
В один клубок, но мысль была бессильна
Соединить два таинства ее.

Н.А. Заболоцкий

Мы с вами следуем за названием Дарвина в русском переводе, где употреблено выражение «в борьбе за жизнь», тогда как в самом тексте перевода говорится уже о «борьбе за существование», что совершенно одно и то же. В русской литературе прижился второй вариант.

Чтобы исключить чересчур буквальное понимание этого выражения, в главу «Борьба за существование» сам Дарвин вводит специальный раздел, озаглавленный «Термин «борьба за существование» употреблен в широком смысле», в котором пишет: «Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства» (Дарвин, 1991. С. 67). Итак, борьба за существование – тоже

всего лишь метафора, как и естественный отбор, но метафора очень важная в личной истории мыслителя Дарвина. Как говорилось выше, одним из «источников» «теории Дарвина» был труд Мальтуса, который из способности и склонности людей размножаться в геометрической прогрессии в условиях ограниченности ресурсов планеты вывел необходимость войн. Перенеся ту же логику в живую природу (вспомним его мысленный эксперимент, в котором вся поверхность Земли быстро оказывалась уставленной слонами), Дарвин пришел к идее борьбы за существование в живой природе, вечной войны всех со всеми. Метафоричность идеи борьбы за существование состоит в том, что если люди действительно способны мотивированно конкурировать или иным образом бороться друг с другом, то в биологическом мире приписать такую способность возможно лишь некоторым животным. Допустим, вряд ли кто усомнится, что сражающиеся самцы марала испытывают как минимум те же эмоции и имеют ту же цель – победить противника, что и человеческие бойцы. Но такие примеры в основном ограничиваются сферой конкуренции между самцами многих высокоорганизованных животных – вопрос, подробно рассматриваемый в другой книге Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (Дарвин, 1953).

Все же без исключения живые существа борются за жизнь единственным доступным им способом – живут, пока существует такая возможность. Эта жизнь зачастую не носит характера прямой конкуренции (но хотя бы опосредованная конкуренция присутствует в любом случае). В связи с этим понятие «борьба за существование» вызвало большую и продолжительную критику. В частности, предпринимались попытки увидеть в природе бесчисленные случаи взаимопомощи начиная симбиозом (хотя бы гриба и водоросли у того же лишайника) и кончая самопожертвованием у социальных насекомых. В нашей стране наибольшую известность приобрела такая попытка духовного отца анархизма князя П.А. Кропоткина (1907), написавшего книгу «Взаимная помощь как фактор эволюции». Понятно, что все выявленные случаи взаимопомощи можно так или иначе свести к конкурентным преимуществам – если не самих жертвующих своей жизнью, к примеру, муравьев, то их кровных родственников. Однако вопрос здесь не только в словах, и речь не идет о двух сторонах одной медали. Вопрос о правомочности метафоры «борьба за существование» есть вопрос об интенсивности естественного отбора, его формах и их встречаемости в природе. Этот вопрос в теории эволюции был разработан весьма детально. Мы не будем здесь углубляться в накопленное знание. Наиболее важно для нас то, что в наше время мало кто сомневается, что в эволюции огромную роль играл не только естественный отбор, но и нейтральное, случайное блуждание признаков. Однако предлагаем убедиться в том, что данный вопрос, как и масса других вопросов, так или иначе связанных с эволюцией, начал разрабатываться самим Дарвином, у которого в той или иной форме присутствуют все основные идеи.

В главе о естественном отборе чувствуется, что Дарвин готов легко объяснить отбором приобретение нового признака, но ему кажется, что естественный отбор не может быть ответственным за его исчезновение «обратно». Поэтому для объяснения исчезновения признаков Дарвин вводит роль неупотребления органа в его наследование. Например: «Измененные привычки вызывают последствия, передающиеся по наследству, как, например, изменение периода цветения растений, перенесенных из одного климата в другой. У животных усиленное употребление или неупотребление органов оказало более заметное влияние; так я заметил, что у домашней утки кости крыла весят менее, а кости ног более по отношению ко всему скелету, чем те же кости у дикой утки, и это отличие можно с уверенностью приписать тому, что домашняя утка гораздо меньше летает и больше ходит, чем ее дикие предки. ... Среди наших домашних животных нельзя назвать ни одного, которое в какой-нибудь стране не имело бы повислых ушей, и кажется вероятным высказывавшееся мнение о том, что этот факт обусловлен отсутствием упражнения ушных мускулов, так как животные эти редко подвергаются сильному испугу» (Дарвин, 1991. С. 28).

Для нас кажется очевидной простая идея, что на отказе от признака можно сэкономить ресурсы и тем самым приобрести конкурентные преимущества где-то еще. Тем самым

отбор в пользу какого-то одного органа может быть одновременно отбором против другого, в данной ситуации «менее полезного» органа. Для Дарвина этот вопрос, по-видимому, оставался не вполне ясным, хотя он и ввел особый подраздел «Компенсация и экономия роста» в главу «Законы вариации». С одной стороны, он писал: «Я подозреваю также, что некоторые выдвигавшиеся в качестве примеров случаи компенсации, а равно и некоторые другие факты охватываются более общим принципом, состоящим в том, что естественный отбор постоянно склонен экономить каждую часть организации. Если при перемене жизненных условий ранее полезный орган становится менее полезным, то уменьшение его благоприятно, так как для особи будет полезно не тратить питательного материала на построение бесполезной части. Таким образом, естественный отбор, как я полагаю, будет иметь склонность с течением времени редуцировать любую часть организации, как только благодаря переменам в образе жизни она сделается излишней; при этом он не вызывает каким бы то ни было образом усиленного развития в соответствующей степени какой-либо другой части» (Там же. С. 129). Однако далее: «И наоборот, естественный отбор может весьма преуспевать в усиленном развитии одного органа, не нуждаясь в качестве обязательной компенсации в редукции какой-нибудь смежной с ним части» (Там же. С. 129).

Казалось бы, из предпоследней процитированной фразы идея о том, что редукция ненужного органа может быть следствием отбора в пользу нужного, выведена с полной ясностью. Однако мы сталкиваемся со следующим очень показательным примером: «К тому времени, когда животное после ряда бесчисленных поколений достигло самых глубоких бездн, неупотребление глаз вызвало, на основании высказанного взгляда, более или менее полную их утрату, а естественный отбор осуществил другие изменения, например увеличение длины усиков или щупалец, как компенсацию слепоты» (Там же. С. 123). Мы видим и необходимость удлинения усиков или щупалец, и редукцию глаз, и даже идею компенсации. Однако только удлинение органов и осязание приписывается естественному отбору, а редукция глаз списывается на неупражнение. Идея самого Дарвина о том, что отбор на удлинение одних органов сам по себе, в качестве побочного эффекта, вызовет редукцию ненужного органа через экономию ресурсов, по какой-то причине здесь им даже не упоминается.

Вот одно из рассуждений Дарвина: «Я вполне допускаю, что естественный отбор действует вообще с крайней медленностью. Он может действовать только тогда, когда в экономии природы какой-либо области есть места, которые лучше заполнятся путем модификации некоторых из ее теперешних обитателей. Появление таких мест часто будет зависеть от перемен в физических условиях, которые происходят обычно очень медленно, и от предотвращения иммиграции лучше адаптированных форм. Как только некоторые из старых обитателей претерпят модификации, взаимные отношения между другими будут неоднократно нарушены, а это создаст новые места, готовые к заполнению лучше адаптированными формами, но все это будет совершаться очень медленно» (Там же. С. 99). Таким образом, Дарвин вроде бы полагает, что естественный отбор работает только тогда, когда что-то следует изменить. Однако выше сделано и несколько противоречащее этому утверждению высказывание, притом вполне знаменитое: «Выражаясь метафорически, можно сказать, что естественный отбор ежедневно и ежечасно расследует по всему свету мельчайшие вариации, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и незаметно, *где бы и когда бы ни представился к тому случай*, над усовершенствованием каждого органического существа по отношению к условиям его жизни, органическим и неорганическим» (Там же. С. 81). У Дарвина мы находим и соображение, в дальнейшем получившее название эффекта Красной Королевы (героини Л. Кэролла) (Van Valen, 1973) – однажды достигнутая адаптация будет со временем обесценена адаптациями врагов и конкурентов, поэтому всем членам межвидового сообщества нужно непрерывно адаптироваться друг к другу даже для сохранения *status quo*: «Хотя Природа предоставляет для деятельности естественного отбора длинные периоды времени, они все же не беспредельно длинны: вид будет истреблен, если не будет модифицирован и усовершенствован в такой же степени, как и другой его конкурент, так как

силы всех органических существ напряжены для захвата места в экономии природы» (Дарвин, 1991. С. 95). Понятно, что в таких условиях «напряжения сил» редукция ставшего ненужным органа будет прямым следствием отбора на повышение эффективности затрат ресурсов.

Иногда Дарвин приписывает редукцию органов и некоей общей тенденции к реверсии: «Тенденция к реверсии может часто сдерживать или предотвращать его [естественного отбора] действие; но так как эта тенденция не помешала человеку образовать путем отбора многочисленные домашние расы, то почему бы она могла воспрепятствовать естественному отбору?» (Там же. С. 95). Впрочем, эта реверсия является у него силой, противоположной наследственности: «Большая или меньшая сила наследственности и реверсии определяет, сохранятся ли вариации» (Там же. С. 49). Нам с нашим знанием генетики кажется, что главной проблемой Дарвина должна была бы быть потеря важного признака вследствие генетического расщепления при скрещиваниях с особями, у которых он отсутствует или менее развит. Дарвину же представлялось динамическое равновесие двух сил: одна, которая вызывает определенное уклонение у индивидуума и поддерживает его у его потомков (его «наследственность»), другая же стремится все «вернуть как было».

Мы встречаем у Дарвина, и вполне в явной форме, высказанные идеи как поддерживающего отбора (который, как известно, действует постоянно), так и нейтральной эволюции, имеющей чисто случайный характер. «Части рудиментарные, по всеобщему признанию, крайне изменчивы. К этому вопросу нам еще придется вернуться; здесь я только замечу, что их изменчивость, по-видимому, является результатом их бесполезности, вследствие чего естественный отбор не в состоянии препятствовать появлению уклонений в их строении» (Там же. С. 130).

Идея возможности нейтральной эволюции высказана у Дарвина также и следующим образом: «Вариации бесполезные и безвредные не подвергаются действию естественного отбора; они сохраняются как колеблющийся элемент, как это наблюдается у некоторых полиморфных видов, либо же, в конце концов, закрепляются в зависимости от природы организма и свойств окружающих условий» (Там же. С. 79).

Заканчивая перевод названия книги Дарвина на «точный» язык и исходя исключительно от достигнутого, мы получаем: «Бытие изменчивости живых организмов под влиянием дифференциального размножения в условиях их среды обитания». Однако все мы знаем, насколько постановка настоящей проблемы важнее ее решения, и в этом смысле название книги Дарвина (конечно, на языке оригинала) представляется едва ли не наилучшим.

Влияние среды на живые существа

Выше мы убедились, что хотя высказанная Дарвином (и не только им) идея естественного отбора и произвела революционный эффект, сама по себе эта идея очень проста и даже тривиальна. Не менее простой, но едва ли не боле важной была идея той огромной роли, которую имеет изменчивость. Если все мыслители до Дарвина (тот же Ламарк), а также и сам Дарвин, особенно в поздних изданиях своей книги, и конечно же многие ученые после него пытались вывести изменчивость из каких-то закономерностей, то Дарвин впервые предложил следующую модель: случайность как источник изменчивости и закономерность как то, что с этой изменчивостью «работает»: «Иные даже вообразили, будто естественный отбор вызывает изменчивость, между тем как он предполагает только сохранение таких вариаций, которые возникают и полезны существу при его жизненных условиях» (Там же. С. 79).

Впрочем, не следует спешить с приписыванием именно Дарвину идеи о случайной, спонтанной и ненаправленной изменчивости, как она видится нынешним генетикам. Он неоднократно пишет следующее: «Перемены в жизненных условиях имеют наибольшее значение в возникновении изменчивости как при прямом воздействии на организацию, так и косвенном – через воспроизводительную систему. Невероятно, чтобы изменчивость была врожденной и обязательной при всяких условиях» (Там же. С. 49). «Мы имеем хорошее основание думать, как было показано в I главе, что перемены в жизненных условиях вызывают склонность к усиленной изменчивости; в приведенных примерах в условиях происходила перемена, и это, очевидно, должно было благоприятствовать

естественному отбору, увеличивая шансы появления полезных вариаций» (Там же. С. 80). «До сих пор я иногда так выражался, будто вариации, столь распространенные и многообразные у органических существ при доместикации, и в меньшей степени у них же в природе, были обусловлены случайностью. Это выражение, конечно, совершенно неверно. Но оно помогает осознать наше незнание причины каждой отдельной вариации. Некоторые авторы полагают, что в функции воспроизводительной системы входит образование индивидуальных различий или слабых уклонений в строении, так же как и сохранение сходства детей с родителями. Но тот факт, что уклоняющиеся формы и уродства встречаются чаще при доместикации, чем в природе, а также большая вариабельность, свойственная видам широко распространенным по сравнению с видами, имеющими ограниченную область распространения, приводят к заключению, что изменчивость обыкновенно связана с жизненными условиями, которым вид подвергался в течение нескольких последовательных поколений» (Там же. С. 118).

Однако именно идея спонтанной изменчивости стала краеугольным камнем так называемой синтетической теории эволюции (СТЭ). Синтетической она названа потому, что совместила в себе учение Дарвина и развившуюся к тому времени генетику. Действительно, генетика предполагает случайность мутаций как химических событий при огромном спектре возможных их последствий.

И Дарвин, и создатели СТЭ отводили естественному отбору роль «лепить» живые существа из материала, предоставляемого изменчивостью. Однако уже создатели СТЭ отдавали себе отчет в том, что случайность участвует не только в порождении изменчивости, но и в ее дальнейшей судьбе. Выше мы приводили цитату из Дарвина, в которой он допускает нейтральную эволюцию как минимум «рудиментарных частей». Впоследствии выяснилось, что роль случайности в «отливке» живых организмов была сильно недооценена, и в формировании очень многих признаков в той или иной мере участвовала нейтральная эволюция. Однако во времена Дарвина соотношение сил было не в пользу случайности – ученые отказывались признавать ее ведущую роль в создании изменчивости и отказывались понимать, как на основе случайных изменений может происходить закономерная (в чем мало кто сомневался) эволюция.

Законы наследования еще не были открыты, в частности, бытовало представление, что все признаки наследуются слитно, принимая промежуточное значение у гибридов. Это сделало возможным известное возражение инженера Ф. Дженкина, опубликованное в 1867 г., что всякое полезное отклонение вследствие скрещиваний с исходным типом будет разведено почти до нуля раньше, чем будет поддержано естественным отбором в степени, достаточной для своего распространения и, как мы бы сказали сейчас, фиксации. Дарвин внес в шестое издание своего труда следующее изложение возражения Дженкина: «... Если бы родилась одна особь, изменившаяся таким образом, что ее шанс на жизнь удвоился бы по сравнению с шансами других особей, то вероятность ее выживания была бы совершенно ничтожной. Но допустим, что она выживет и оставит потомство, половина которого унаследует благоприятную вариацию; тем не менее, продолжает автор, это молодое поколение будет иметь только немного большую возможность выживания и размножения, и эта возможность будет все более уменьшаться в последующих поколениях» (Там же. С. 87). Отметим, что здесь присутствуют весьма детальные представления о наследовании признаков, причем упомянуты сразу два феномена: во-первых, здесь есть генетическое расщепление альтернативных признаков – благоприятную вариацию наследует только половина потомства; во-вторых, здесь есть наследование количественных признаков – адаптивное преимущество потомства, несущего благоприятную вариацию, будет гораздо ниже, чем у исходного носителя вариации, т. е. у потомства признак «разбавляется». Удивительно, что Дарвин, столь пространно обсуждающий всевозможные аспекты изменчивости, касается важнейших моментов наследования как бы мимоходом, даже принимая их как нечто само собой разумеющееся. Мы лишний раз видим, что значит методологическая установка исследователя. Получается, что Дарвину фактически известно и расщепление альтернативных признаков в потомстве, и наследование количе-

ственных признаков, но они ему неинтересны, и он даже не замечает, что это два разных феномена. Дарвин рассуждает исключительно в терминах тенденций и динамических процессов, он говорит об увеличении (уменьшении) и дальнейшем увеличении (уменьшении), о взаимовлиянии, о прямых и обратных связях, зачастую фактически выстраивая функциональные схемы весьма сложных биологических динамических систем. Однако для того чтобы обратить внимание на количественные соотношения или количественно охарактеризовать проявление в потомстве отдельных признаков и проанализировать их с математической точки зрения, науке пришлось дожидаться Менделя и его запоздалых последователей.

Дарвин не смог преодолеть этот «кошмар Дженкина» (отчего и назвал его «кошмаром») и был вынужден модифицировать свою теорию. В целях что-то противопоставить непрерывному разведению полезных отклонений в скрещивании с исходной формой ему пришлось в значительной степени признать прямое, закономерное воздействие среды на признаки организма. Вот несколько цитат (первую из которых мы уже приводили): «Подведем итоги относительно происхождения наших домашних рас животных и растений. Перемены в жизненных условиях имеют наибольшее значение в возникновении изменчивости как при прямом воздействии на организацию, так и косвенном – через воспроизводительную систему. Кое-что – но мы не знаем, как много – может быть приписано определенному воздействию жизненных условий» (Там же. С. 49). «Рассматривая многие мелкие различия между видами, которые, насколько наше неведение позволяет нам судить, кажутся совершенно несущественными, мы не должны забывать, что климат, пища и пр., без сомнения, оказали какое-то прямое действие» (Там же. С. 83). «Не следует, однако, упускать из виду, что некоторые довольно сильно выраженные вариации, которые никто не отнес бы к простым индивидуальным различиям, часто повторяются вследствие того, что сходная организация должна испытывать и сходные воздействия; многочисленные примеры этого явления доставляют наши домашние формы. В этих случаях, если изменяющаяся особь и не передает в действительности своим потомкам вновь приобретенного признака, то она несомненно передает им еще более сильно выраженную склонность изменяться в том же направлении до тех пор, пока сохраняются существующие условия. Не может быть также сомнения, что тенденция к изменению в том же направлении часто бывала настолько заметной, что все особи одного вида оказывались сходно модифицированными без участия какого бы то ни было отбора» (Там же. С. 87). «С продолжительностью времени проявляется тенденция к возрастанию непосредственного воздействия физических условий жизни на общий склад каждого организма» (Там же. С. 97). Однако Дарвин хорошо понимал разницу между ненаследуемым и наследуемым влиянием среды, т. е. то, что сегодня мы называем соответственно изменчивостью в пределах нормы реакции и накопленными генетическими изменениями, и видел большую сложность в отделении одного от другого: «Когда вариация хотя бы в слабой мере полезна обладающему ею организму, то мы не в состоянии сказать, в какой мере мы должны приписать это кумулирующему действию естественного отбора и в какой мере – определенному действию жизненных условий. Так, всем меховщикам хорошо известно, что у одного и того же вида мех тем гуще и лучше, чем севернее обитает животное, но кто может сказать, насколько это различие обусловлено тем, что теплее одетые особи, как обладающие преимуществом, сохранялись в течение многих поколений, и насколько – действием сурового климата? Ведь на шерсть наших домашних четвероногих климат, по-видимому, оказывает некоторое непосредственное действие» (Там же. С. 119). А сразу же далее Дарвин как бы отходит на позиции, еще более близкие «современному дарвинизму»: «К тому же каждому натуралисту известны бесчисленные примеры видов, сохраняющих свои признаки или совсем не изменяющихся, хотя и живут в наиболее резко различающихся климатических условиях. Подобного рода соображения и побуждают меня придавать меньше значения прямому действию окружающих условий, чем наклонности к варьированию, обусловленному совершенно неизвестными причинами» (Там же. С. 119).

Более того, Дарвин, как мы упоминали выше, предложил свою «временную гипотезу пангенезиса» (Дарвин, 1941), которая предполагала наследование признаков, приобретенных в ходе

жизни организма как целого – в полном соответствии с теорией Ламарка. Хотя «гипотеза пангенезиса» была изложена им в другом труде, и в «Происхождении видов...» можно найти осторожные высказывания в пользу наследования приобретенных признаков, например: «Пока еще не убедительны доказательства наследования случайных увечий, но поразительные случаи наследственной передачи последствий операций, наблюдавшиеся Браун Секаром (Brown Sequard) у морских свинок, должны заставить нас быть осторожными при отрицании этого» (Дарвин, 1991. С. 120). «В общем мы можем прийти к заключению, что привычка или употребление и неупотребление в некоторых случаях играли значительную роль в модификации конституции и строения, но их последствия широко сочетались с естественным отбором врожденных вариаций, а иногда оказывались всецело ему подчиненными» (Там же. С. 126).

Обе обсуждаемые в этом разделе гипотезы Дарвина – и закономерное влияние среды, и наследование приобретенных признаков – не нашли никакого подтверждения в природе, и в наше время эти положения считаются антидарвинистическими, относясь скорее к такому течению в теории эволюции, как ламаркизм, имеющему сейчас лишь историческое значение. (В части этих двух гипотез мы могли бы присоединиться к хору «Дарвин был неправ», однако остальные голоса, похоже, убеждены, что Дарвин был неправ во всем). Эти взгляды Дарвина и их происхождение хорошо известны и исследованы в истории науки (Тахтаджян, 1991), поэтому мы не останавливаемся на них подробно.

Возникновение биологического разнообразия. Видообразование и дивергенция

И жизни, что была привычна,
Мы изменили. Мир безбрежен,
Но месту в нем ведется счет.
Мы стали разными. Сперва
Как бы наборы общих нот
Существовали безразлично,
Но разным – разные слова
Запоминались. Слепо, вброд
Переходя через границы,
Мы изменялись. Наш исход
Уже не мог остановиться.

В.Я. Фет

Есть одно всеобщее убеждение относительно того, что хотел сделать и что сделал Дарвин, которое в равной мере разделяют и дарвинисты, и их противники (хотя на сей раз об этом ничего не сказано в самом названии книги). И дело не в том, что оно может оказаться заблуждением – вовсе нет! Однако достойно удивления, насколько оно кажется самоочевидным и не требующим какого-либо специального рассмотрения. Речь идет о том, что теория Дарвина была призвана объяснить или объяснила возникновение разнообразия живых форм, как совсем недавно стало модно говорить – «биоразнообразия». Действительно, написано ведь – «происхождение (а мы читаем – возникновение) видов» – во множественном числе. Может показаться символичным, что в английском языке слово «species» имеет тождественную форму множественного и единственного числа, так что название можно было бы прочитать и как «происхождение вида». Впрочем, нет никакого сомнения, что Дарвина волновало именно разнообразие видов, и он видел свою основную задачу в том, чтобы объяснить, как оно возникло. Одним из ключей к решению этой проблемы выступила идея эволюции о том, что виды не являются застывшими сущностями, а подвержены непрерывным изменениям. Сама по себе идея эволюции не принадлежала Дарвину и, по сути, играла у него подчиненную роль – она объясняла возникновение многообразия видов. Дарвин предложил механизм, который приводит эволюцию в действие – естественный отбор, и в этом мы сегодня видим его основную заслугу. Однако Дарвин считал, что этот же самый механизм не только приводит к изменениям видов, но и порождает их многообразие. Он полагал, что таким образом он решил задачу возникновения многообразия. Так полагают и почти все его последователи до наших дней. По сути, с этим согласно и большинство его противников – они готовы оставить естественному отбору ответственность за множество видов более или менее одинаковой организации; их больше заботит, что Дарвин не объяснил эволюцию как возникновение сложного из простого. Что, кстати, более соответствует этимологии слова «эволюция» (разворачивание), но не современному значению этого термина как любого изменения живых существ в ряду поколений,

которое он как раз и приобрел во многом благодаря Дарвину.

Пожалуй, лишь вышеупомянутый К. Поппер обратил внимание на то, что дарвинизм (даже в современном ему варианте, о чем он делает специальную оговорку) не очень-то объясняет разнообразие: «Предположим, мы нашли на Марсе жизнь, состоящую всего из трех видов бактерий с генетической организацией, сходной с земными видами. Будет ли дарвинизм на этом основании отвергнут? Ничуть. Мы скажем, что эти три вида являются единственными формами среди многих мутантов, которые достаточно хороши, чтобы выжить. И мы сказали бы то же самое, если бы нашли всего один вид (или ни одного). Таким образом, дарвинизм на самом деле не *предсказывает* эволюцию разнообразия. Поэтому он не может ее *объяснить*. Он разве что может предсказать эволюцию разнообразия в «благоприятных условиях». Но вряд ли возможно объяснить в общих терминах, что такое эти благоприятные условия, кроме того, что в их присутствии возникает разнообразие форм. И все же я взял эту теорию в ее наилучшем виде – почти в ее наиболее проверяемой форме. Можно сказать, что она «почти предсказывает» большое разнообразие форм жизни. На первый взгляд кажется, что естественный отбор его объясняет, и в некотором смысле он это делает, но едва ли научным путем» (Popper, 1988. P. 147. *Пер. – О.К.*). Мы не можем согласиться с Поппером в том, что мы не в состоянии в общих терминах сказать, какие условия необходимы для возникновения разнообразия – ниже такие условия будут названы. В этом смысле современная теория эволюции, развившаяся на заложенной Дарвином основе, – а называть ли ее современным дарвинизмом или же нет есть вопрос достаточно праздный – вполне обладает предсказательной силой. Однако постараемся сформулировать нашу проблему в терминах менее осторожных и более четких, чем у Поппера.

Благодаря Ламарку и его последователям мы знаем, что виды изменяются во времени. Благодаря Дарвину и его последователям мы знаем, что эти изменения происходят вследствие непрерывно возникающей индивидуальной изменчивости (ее источник для нас сейчас не важен) и дифференциальной выживаемости различающихся в каком-либо отношении индивидуумов, – мы привыкли называть это естественным отбором. Разнообразие видов пока не возникает. Мы действительно можем позволить себе помыслить даже не Марс, но Землю, населенную одним видом живых существ. Более того, на протяжении около 700 млн лет ситуация на Земле была очень близка к таковой. Ископаемые за этот период представлены почти исключительно строматолитами (греч. «слоистые камни») – окаменелыми более или менее шарообразными колониями живших на мелководьях цианобактерий (более известных как сине-зеленые водоросли). Эти совершенные существа способны к фотосинтезу, сопровождающемуся фотолизом воды, и к фиксации атмосферного азота и, фактически, живут за счет воды, углекислого газа, атмосферного азота и энергии солнечного света. В то время их никто не ел – благодаря отсутствию свободного кислорода эффективных гетеротрофов просто не существовало. Вряд ли можно сказать, сколько тогда существовало видов цианобактерий, наверняка множество, но преодолев некоторое сопротивление (происходящее от того, что мы интуинивно знаем, как и почему на самом деле все в живой природе на Земле устроено), мы можем продолжить наш мысленный эксперимент и представить, что вид был всего один. Более того, он мог эволюционировать, причем под действием естественного отбора, к примеру, сначала ему пришлось приспосабливаться к отложениям на поверхностях колоний ржавчины. Дело в том, что выделяемый при фотосинтезе с фотолизом воды молекулярный кислород немедленно окислял двухвалентное железо, в больших количествах растворенное в Мировом Океане, до малорастворимого трехвалентного. Действительно, строматолиты содержат много оксида железа и окрашены соответственно. Когда около 2 млрд лет назад запасы двухвалентного железа в океане иссякли, кислород стал постепенно накапливаться в воде и атмосфере, и цианобактериям снова пришлось эволюционировать – приспосабливаться к этому страшному яду. Вот вам и биологическая эволюция без биоразнообразия.

Однако мы знаем, что так не было никогда, как бы на первый взгляд ни выглядели палеонтологические свидетельства. Со времен первых находок ископаемых гигантских рептилий и

млекопитающих мы очень хорошо знаем, что виды способны вымирать. А вымерев, вид уже не может восстановиться. Поэтому великий палеонтолог Ж.Кювье полагал, что с момента сотворения мира видов на Земле становилось все меньше за счет неких постулируемых им катастроф. И со времен Дарвина мы убеждены, что один вид может дать начало двум (или более) другим. Для этого явления мы привыкли пользоваться термином *дивергенция*, причем употребляя его в гораздо более простом значении, чем у автора «принципа дивергенции» Дарвина.

Понятию дивергенции Дарвин придавал огромное значение, и дивергенции посвящена единственная иллюстрация в его книге. Отметим важное обстоятельство – дивергенция у Дарвина и дивергенция в современном научном употреблении – далеко не одно и то же. Сейчас под дивергенцией понимают приобретение некими совокупностями особей (популяциями, видами или более крупными таксонами) независимой эволюционной судьбы. Иногда (но гораздо реже) говорят и о дивергенции признака, подразумевая при этом различия по этому признаку у объектов, приобретших независимую эволюционную судьбу. Дивергенция Дарвина – это всегда одновременно и расхождение по признакам, и расхождение эволюционных линий. Дело в том, что «поздний» Дарвин – автор «Происхождения видов …» – был убежден, что расхождение эволюционных линий является автоматическим следствием расхождения по признакам – это будет детально обсуждаться ниже (сейчас считается, что дело обстоит как раз наоборот, расхождение по признакам является следствием расхождения эволюционной судьбы). Свой «принцип дивергенции» Дарвин считал универсальным объяснением и увеличения числа видов, и накопления различий по признакам, и происхождения надвидовых таксонов посредством естественного отбора (Галл, 1991). Этот момент изложен самим Дарвином настолько подробно и ясно в специальном подразделе главы IV, что приведение цитат было бы излишним.

С нашей точки зрения: 1) механизм дивергенции был едва ли не центральной проблемой теории эволюции Дарвина; 2) Дарвин не смог решить ее удовлетворительным образом (по крайней мере, для двуродительских форм), хотя был уверен в обратном; 3) после Дарвина эта проблема была решена.

Дивергенция в любом ее понимании означает, что виды могут «умирать» и «размножаться», а разнообразие форм (к примеру, количество одновременно существующих разных видов) может изменяться со временем – нарастать или убывать. Это максимум, что нам может гарантировать, т. е. предсказать, теория Дарвина в ее общем виде. Впрочем, сам Дарвин делал более детальные эмпирические наблюдения и теоретические предсказания, предвосхитив в них теорию экологических ниш и адаптивных зон современной экологии: «... По мере того, как образуются новые формы, многие старые формы должны вымирать, если не предполагать, что число различающихся форм может увеличиваться беспредельно. А что количество таких форм не возросло беспредельно, в том ясно убеждает нас геология» (Дарвин, 1991. С. 100). «М-р Уотсон возражал также, что продолжительное действие естественного отбора с дивергенцией признака могло бы повести к образованию неопределенного количества видовых форм. Что касается одних только неорганических условий, то кажется вероятным, что достаточное количество видов оказалось бы скоро адаптированным ко всем значительным различиям в тепле, влажности и т. д., но вполне допускаю, что гораздо важнее этого взаимные отношения органических существ; а так как число видов в любой стране с течением времени увеличивается, то и органические условия жизни становятся более и более сложными. Следовательно, с первого взгляда кажется, что нет предела нарастанию полезного многообразия в строении, нет предела для числа видов, которые могли бы возникнуть. Мы не знаем, насколько даже самая богатая область вполне заполнена видами; на м. Доброй Надежды и в Австралии, где имеется такое изумительное число видов, многие европейские растения натурализованы. Но геология учит нас, что с начала третичного периода число видов моллюсков, а с его середины и число млекопитающих увеличилось не намного или даже вовсе не увеличилось. Что же задерживает безграничное увеличение числа видов? Общая сумма жизни (я не разумею под этим число видовых форм), возможная на изве-

стной территории, должна иметь предел, так как она в высокой степени зависит от физических условий; отсюда, если эта территория населена очень большим числом видов, то каждый или почти каждый из них может быть представлен только незначительным числом особей, а такие виды будут подвержены истреблению вследствие случайных колебаний климатических условий или численности их врагов. Процесс истребления в таких случаях должен идти быстро, между тем как образование новых видов – всегда медленно. Представьте себе такой предельный случай, что в Англии оказалось бы столько же видов, сколько особей, и первая жестокая зима или сухое лето истребили бы много тысяч видов. Редкие виды (а при условии неограниченного возрастания их числа все виды станут редкими), согласно неоднократно поясненному принципу, образуют в пределах известного периода мало полезных вариаций; отсюда самый процесс зарождения новых видов будет замедлен ... Наконец, – и это я считаю главным – доминирующий вид, уже победивший в конкуренции многие формы на их родине, будет склонен дальше распространяться и вытеснять многие другие. А. Декандоль показал, что широко распространенные виды склонны обычно распространяться *очень* широко; следовательно, они будут обладать склонностью вытеснить и истребить некоторые виды в различных областях и, таким образом, будут задерживать беспредельный рост числа видовых форм на земле. Д-р Хукер недавно показал, что в юго-восточном углу Австралии, где, по-видимому, появилось много пришельцев из различных стран света, эндемичные австралийские виды значительно уменьшились в числе. Не берусь сказать, какое значение следует признать за этими различными влияниями, но, взятые в совокупности, они должны ограничивать в каждой стране тенденцию к беспредельному увеличению числа видовых форм» (Там же. С. 114–115).

Относительно того, что же в действительности имело место в истории жизни на Земле в глобальном масштабе, существуют лишь осторожные оценки эмпирического характера. Все живые существа имеют поразительное сходство своего тонкого устройства на молекулярном уровне, что говорит об их происхождении от единого предка. Но вряд ли мы можем говорить об «одном предковом виде» – к тому уровню развития жизни понятие «вид» было вряд ли применимо – ведь даже к ныне живущим прокариотам оно применимо с большой натяжкой. Очевидно также, что более сложно устроенные формы изначально появлялись на основе более просто устроенных (обратный процесс также возможен), а сама сложность строения предполагает больше степеней свободы для различных конструктивных вариантов. Следовательно, общее число видов живых существ когда-то должно было в целом возрастать. Однако эту тенденцию слишком легко переоценить. Мы знаем, что по количеству видов среди всех групп живых организмов с огромным отрывом лидируют насекомые, они представляют собой очень удачный эволюционный конструктор, следовательно, число видов живых существ резко возросло с появлением насекомых. Мы также можем сказать, что с момента окончательного заселения суши общее число видов живых существ на Земле вряд ли проявляло какую-то генеральную тенденцию к изменению. Оно резко падало в моменты глобальных вымираний в силу геологических либо космических причин (а сейчас к ним могут добавиться и техногенные), после чего восстанавливалось примерно до исходного уровня. Однако заметим, что число видов – далеко не единственный способ, которым можно было бы описать биоразнообразие.

Впрочем, вернемся к причинам и механизмам дивергенции. Изложим в краткой форме, как они видятся сегодня для организмов, размножающихся двуродительским путем. По сути, в основе дивергенции лежит анизотропия эволюции: если два живых организма уже различаются по определенным признакам более определенного порога, достаточно расплывчатого и никогда заранее не известного, но, тем не менее, весьма реального, они никогда не смогут объединить свои геномы в своих общих потомках, в которых признаки могли бы снова сблизиться. Слон и лошадь не оставят потомства, жеребец и ослица – оставят, но их потомок, мул, вырастет хотя и сильным и выносливым, но бесплодным. А лошади разных пород скрещиваются без ограничений, как и лошади одной породы. Таким образом, мы обсуждаем все тот же барьер нескрещиваемости. Рассмотрению

того, какими именно бывают частные случаи барьеров нескрещиваемости, разделяемые на презиготические (предотвращают скрещивание) и постзиготические (предотвращают развитие потомства) между близкими видами, уделяется много внимания в любом учебнике по эволюции, барьеры же между отдаленными видами самоочевидны. Причины всех этих барьеров – в сложной организации живых объектов. (Кстати, прокариоты устроены хотя и совершеннее, но все же гораздо проще эукариот. И барьеры для обмена генами у них действительно гораздо слабее.) Относительно постзиготических барьеров можно заметить, что нельзя даже собрать велосипед из деталей велосипедов разных марок. Что уж говорить об объединении двух неродственных клеток – этих сложнейших биохимических механизмов! Индивидуальное развитие организма является следствием разворачивания определенной генетической программы в виде каскада регуляторных сигналов, которые провоцируют один другой. Гены включаются и выключаются в основном за счет регуляторных белков, кодируемых другими генами, которые, в свою очередь, включаются и выключаются и т. д. Все построено очень тонко, все регуляторные белки возникают в свое время и в строго определенных количествах. Если зигота от двух своих родителей получает две разные такие программы, эти две программы не столько будут пытаться работать независимо, сколько будут мешать друг другу – один и тот же или несколько различающийся регуляторный белок будет производиться программой одного родителя не тогда и не в тех количествах, чтобы корректно работать в системе от другого родителя и т. д. В результате даже если мы получаем зиготу от двух несходных родителей, ее правильное развитие невозможно, так как две разные генетические программы не понимают друг друга. Презиготические барьеры также основаны на несовместимости различающихся элементов сложной организации – поведения, скорости развития, морфологии и т. п.

В тех случаях, когда различия между родителями не достаточны для того, чтобы предотвратить гибридизацию, но достаточно существенны, чтобы у их гибридов генетические программы плохо понимали друг друга при образовании половых клеток или нарушалось бы расхождение хромосомы в мейозе (в том числе за счет чисто структурных причин), возникает так называемая гибридная стерильность. Этот феномен был хорошо известен и Дарвину, который посвящает этому вопросу много внимания, и его утверждения можно назвать совершенно справедливыми. В частности, он подчеркивал, что близкородственные скрещивания снижают жизненность потомства (явление, которое мы сегодня называем инбридингом), скрещивания между особями «разновидностей» повышают жизненность потомства (то, что называется гетерозисом), а между видами часто приводит к стерильности гибридов, о чем он много пишет в главе IX «Происхождения видов ...». А в заключительной главе он, в частности, пишет: «Что касается почти общего правила, что виды при их первом скрещивании оказываются стерильными, что составляет столь замечательную противоположность универсальной фертильности разновидностей при их скрещивании, я должен отослать читателей к обзору фактов, приведенному в конце IX главы, который, мне кажется, убедительно доказывает, что стерильность столь же мало является свойством, специально дарованным видам, как и неспособность двух различных древесных пород к взаимной прививке; она является побочным следствием различий в воспроизводительной системе скрещивающихся видов» (Там же. С. 397).

Дарвин прекрасно понимал также роль сложности организации в невозможности если не объединить свои гены, то вторично принять одинаковый облик за счет конвергенции: «Форма кристалла определяется исключительно молекулярными силами, и неудивительно, что несходные вещества принимают иногда одну и ту же форму; по отношению же к органическим существам мы должны помнить, что форма каждого из них зависит от бесконечно сложных отношений, а именно: от возникших вариаций, причины которых слишком сложны, чтобы можно было их проследить; от свойств тех вариаций, которые сохранились или были отобраны, что зависит от окружающих физических условий, а еще в большей степени от окружающих организмов, с которыми каждое существо вступило в конкуренцию; и, наконец, от унаследования (элемента самого по себе непостоянного) в бесконечном ряде предков,

формы которых в свою очередь определялись такими же сложными отношениями. Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально заметно между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полной идентичности всей их организации. Если бы это происходило, то мы встретили бы одну и ту же форму, независимо от ее генетических связей, повторяющуюся в далеко отстоящих одна от другой геологических формациях; но совокупность геологических доказательств противоречит подобным предположениям» (Там же. С. 114).

Итак, продолжим наши рассуждения. Если два организма различны по определенным признакам более некоторого порога, они не оставят потомков, в которых их признаки снова могли бы сблизиться. Откуда же берутся различия, образующие порог нескрещиваемости? Как могут организмы оказаться настолько различными, если их сколь угодно отдаленные предки были одинаковыми? Мы знаем, что наследственные признаки организмов определяются генами, и за изменением признаков, в том числе и тех, которые связаны с невозможностью скрещиваться, лежат изменения в генах. Некогда даже предполагали, что бывают такие мутации, которые за один раз изменяют множество признаков, причем так, что организм остается жизнеспособным. Одна так называемая «макромутация» – и вот у нас в потомстве возникает сразу новый вид. «Родила царица в ночь не то сына, не то дочь, не мышонка, не лягушку, а неведому зверушку». Это называлось концепцией многообещающих монстров. Однако она не получила никакого подтверждения – подобное столь же нереально, как однократным пересмотром чертежей превратить, к примеру, самолет Ту-104 в самолет Ту-154, причем так, чтобы тот сразу полетел и не разбился. Это в полной мере осознавал и Дарвин: «Естественный отбор действует только путем сохранения и кумулирования малых наследственных модификаций, каждая из которых выгодна для сохраняемого существа; и как современная геология почти отбросила такие воззрения, как например прорытие глубокой долины одной делювиальной волной, так и естественный отбор изгонит веру в постоянное творение новых органических существ или в какую-либо большую и внезапную модификацию» (Там же. С. 91). Изменение живых существ с сохранением их жизнеспособности требует тонкой и кропотливой доводки их «чертежей» – генов. Требуется много времени, последовательная замена одних аллелей разных генов другими у всех потенциально скрещивающихся индивидуумов, с тем чтобы новые сочетания аллелей разных генов не терялись бы в каждом событии мейоза. Поэтому индивидуум – неподходящий объект для рассмотрения эволюции.

Более подходящим объектом является локальная группа индивидуумов, вернее – многих поколений индивидуумов, существующая в данном месте длительное время, многократно превосходящее время жизни одного индивидуума. Индивидуальность этого объекта определяется не внутренними свойствами живых существ, а внешними причинами, прежде всего географическими и вообще топографическими, т. е. она является следствием разнообразия реальной среды, в которой живут живые организмы. Сам рельеф местности, возвышенности, речная сеть, очертания береговой линии и более мелкие детали приводят к дроблению местообитаний и изменению локальных условий. Очерченный нами объект обозначается термином *популяция – совокупность особей, занимающая определенное пространство (территорию) в течение времени много большего, чем время жизни одной особи, более или менее отграниченная от других подобных совокупностей и связанная реальной возможностью перемешивания генов разных особей посредством полового размножения или непосредственным перемешиванием особей в пространстве*. Можно было бы оставить только перемешивание генов, но о популяциях принято говорить и в случае самоопылителей или клонов, у которых нет полового размножения, а есть только воспроизведение своих точных копий и их миграция в пределах занимаемой группой территории.

Если обмен генами между двумя популяциями отсутствует или пренебрежимо мал (допустим, между ними горный хребет, река или просто малопривлекательное место), т. е. существуют некие *межпопуляционные барьеры*, которые определяют изоляцию популяций, то их эволюция пойдет независимо и они будут изменяться неодинаковым образом. Эти попу-

ляции, коль скоро они больше не могут обмениваться генами, приобретают независимую друг от друга эволюционную судьбу. Если это обстоятельство будет сохраняться достаточно долго (а именно – от десятков до сотен тысяч лет), то представители двух популяций, которые раньше могли скрещиваться друг с другом, после длительного периода изоляции теряют эту способность за счет разного направления происходящих в них изменений. Такие популяции становятся, наконец, разными видами, т. е. произошло *видообразование*.

Огромное внимание в теории эволюции привлекла проблема так называемого симпатрического видообразования – возможно ли видообразование без географической изоляции популяций, на основе какого-то другого изолирующего механизма, за счет различий в экологических предпочтениях, поведении, сезонности и т. п. Формально ответ положителен, но поскольку даже слабый поток генов между популяциями является фактором достаточно сильным, чтобы не допустить видообразования, то симпатрическое видообразование остается, скорее, экзотикой и случается, например, у паразитов или у растений, способных к видообразованию за счет аллополиплоидии. Вариантом симпатрического видообразования является так называемое парапатрическое видообразование – когда нарождающиеся виды хотя и разделены географически, но остаются связаны гибридной зоной и, соответственно, определенным генным потоком. Однако в большинстве детально проанализированных случаев видообразованию предшествовала хотя бы временная географическая изоляция. Следует отметить важное обстоятельство: если ранее изолированные популяции снова вступили в контакт еще до приобретения полной репродуктивной несовместимости, но гибридизация между ними ведет к понижению фертильности, а значит и приспособленности гибридов, то эта ситуация автоматически означает отбор в пользу усиления репродуктивных барьеров, действующий в гибридной зоне. Поэтому видообразование может завершаться ускоренными темпами даже в условиях ограниченного обмена генами между двумя нарождающимися видами (Barton *et al*., 2007). Тем не менее роль географической изоляции остается ключевой в видообразовании.

Здесь мы, между прочим, получаем ответ на поставленный выше вопрос: почему виды морфологических систематиков, как правило, совпадают с видами популяционных генетиков. Ответ прост: у популяционных генетиков разные виды, как сущности, имеющие независимую эволюционную судьбу, имеют возможность накапливать любые различия, тогда как популяции одного вида, связанные тем или иным генетическим обменом хотя бы в не очень отдаленном прошлом, имеют весьма ограниченный диапазон возможных различий. Отсюда, в частности, следует, что виды в трактовке популяционных генетиков могут и не иметь морфологических различий – обстоятельство, всячески подчеркиваемое Э. Майром (1968, 1974). Это и будут так называемые виды-близнецы. На практике виды-близнецы действительно нередко обнаруживаются там и здесь, особенно в наш век исследования молекулярных маркеров, но в целом все же получается, что виды как независимо эволюционирующие объекты, как правило, «охотно пользуются своей принципиальной возможностью» иметь различия, заметные для глаза систематика.

Все эти рассуждения, как и само понятие «биологический вид», не касаются однородительских форм жизни. У таких организмов изменчивость непрерывно порождает континуум форм, связанных более или менее плавными переходами. Достаточно посмотреть на последнюю объемистую обработку таких апомиктов, как ястребинка (Шляков, 1989а) и ястребиночка (род, не так давно выделенный из предыдущего) (Шляков, 1989б), включающие в сумме 663 вида, чтобы увидеть, какого монстра может породить попытка применения традиционной типологической ботанической систематики к апомиктам. По сути, у таких живых существ нет дивергенции, так как вместо ветвления филетических линий у них идет их «раздувание». Чаще всего присутствует континуум форм, причем вытеснения «наиболее приспособленными» вариантами всех остальных, как полагал Дарвин, как правило, не наблюдается. Однако на большом отрезке эволюционного времени оказывается, что лишь немногим элементам континуума посчастливилось оставить эволюционных потомков, так что мы опять-таки можем говорить о дивергенции в конечном

итоге. Можно пойти дальше и утверждать, что у однородительских форм каждый индивидуум есть «биологический вид» – поскольку обмен генами между индивидуумами исключен, и каждая из них представляет собой изолированный генофонд и является единицей эволюции.

Обобщая все вышесказанное, мы приходим к тому, что дивергенция у двуродительских форм возможна и происходит благодаря двум обстоятельствам – сложности организации живых объектов (следствием которой являются барьеры нескрещиваемости) и неоднородности физической среды их обитания. В ходе этого рассмотрения нам понадобились наши представления, с одной стороны, о генетике и генетической программе развития, с другой – о популяциях и популяционной генетике. Ничего из этих областей знаний во времена Дарвина еще не существовало. Но в его труде можно усмотреть все эти учения в зародыше.

В частности, в «Происхождении видов …» Дарвин вполне признавал роль репродуктивной изоляции: «Но если ареал велик, его отдельные участки почти наверное будут представлять различные жизненные условия, и тогда, если один и тот же вид будет подвергаться модификации в различных участках, то их вновь образовавшиеся разновидности будут скрещиваться на его границах. Но мы увидим в VI главе, что промежуточные разновидности, обитающие в промежуточных областях, будут в конце концов вытеснены одной из смежных разновидностей. Скрещивание будет все более действовать на животных, спаривающихся для каждого рождения, ведущих бродячую жизнь и не очень быстро размножающихся. Отсюда, у животных такого рода, как например у птиц, разновидности обычно должны быть приурочены к изолированным друг от друга странам, и так оно и оказывается на деле» (Там же. С. 95). Однако роль географической изоляции в «Происхождении видов ...» была, с нашей точки зрения, явно недооценена: «Изоляция также является важным элементом в модифицировании видов посредством естественного отбора. В ограниченном или изолированном ареале, если он не очень велик, органические и неорганические условия жизни будут обычно почти однородными, так что естественный отбор будет склонен модифицировать всех варьирующих особей того же вида в одном и том же направлении. Скрещивание с обитателями окружающих областей будет тем самым также предотвращено. Мориц Вагнер (Moritz Wagner) недавно издал интересный труд, касающийся этого вопроса, и показал, что значение изоляции в предотвращении скрещивания вновь образовавшихся разновидностей, вероятно, важнее даже, чем я предполагал. Но на основании уже указанных мною причин я ни в каком случае не могу согласиться с этим натуралистом в том, что миграция и изоляция – необходимые элементы в процессе образования новых видов» (Там же. С. 96). В этом Дарвин опять-таки оказался не прав.

Однако выясняется, что первоначально, в 1840-е годы, Дарвин отводил географической изоляции ведущую роль в видообразовании и, по сути дела, применял популяционный подход, т. е. его взгляды были гораздо ближе современным. Об этом свидетельствуют его ранние, не публиковавшиеся при жизни рукописи, а также переписка с ботаником Хукером, что убедительно продемонстрировано Я.М. Галлом (1991) в статье, сопровождавшей издание русского перевода «Происхождения видов ...» в серии «Классики науки». По-видимому, представления о важности географической изоляции сложились у Дарвина еще во время его знаменитого путешествия, в частности в результате работы на Галапагосских островах. В письме Дж. Хукеру 1844 г. Дарвин пишет: «По отношению к естественному творению или созданию новых форм я говорил, что изоляция, по-видимому, есть главный элемент. Следовательно, по отношению к наземным обитателям необходимо иметь в виду путь страны, каким в последние геологические периоды суша подразделялась и превращалась в острова. В этот период и создавалось более всего форм. ... географическое распространение видов всех органических существ, мне кажется, указывает на то, что изоляция является главным спутником или причиной появления новых форм» (цит. по: Галл, 1991. С. 462). В 1850-е годы Дарвин пересмотрел свою позицию, разрабатывая концепцию естественного отбора, уделяя все больше внимания индивидуальному успеху живых существ, их взаимодействию между собой (пресловутой «борьбе за существование»), Дарвин пришел к выводу, что естественный отбор способен не только

«улучшать», но и «разделять» виды. Теперь ему понадобились механизмы, позволяющие избавиться от континуума форм между двумя дивергирующими сущностями: «... если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Почему вся природа не представляет хаоса, вместо того чтобы виды были, как мы это видим, хорошо разграничены?» (Дарвин, 1991. С. 143).

Дарвину казалось, что он нашел такой механизм, о чем он и говорит в главе IV. Переводя его пространные рассуждения на эту тему в современные термины, идея Дарвина состоит в том, что однородная популяция из соображений повышения общей энергетической эффективности будет сегрегировать на группы особей с разными экологическими нишами, поскольку разные особи не будут так сильно конкурировать. По мере накопления наследственных приспособительных различий разошедшиеся особи потеряют способность скрещиваться. Причем не специально из каких-то дополнительных выгод (Дарвин подчеркивает, что НЕ скрещиваться скорее НЕ выгодно, чем выгодно), а в качестве побочного эффекта. Мы видим, что и здесь Дарвина подстерегает старый знакомый – кошмар Дженкина, поскольку остается неясным, как в ряду поколений особи будут накапливать различия в одном направлении, не теряя их в каждом поколении, скрещиваясь с особями, выбравшими другие пути специализации. Чтобы как-то преодолеть эту проблему, Дарвину нужно было вымирание промежуточных форм, через которые еще сохранялся генетический обмен между «уклонистами». С его точки зрения, их вымирание неизбежно, потому что уклонисты поджимают их со всех сторон: «Всякая форма меньшей численности, как уже было замечено, имеет больше шансов быть истребленной, чем форма многочисленная; а в данном частном случае промежуточная форма особенно подвергается вторжениям близкородственных форм, обитающих по обе стороны от нее. Но еще важнее следующее соображение: во время процесса дальнейшей модификации, в результате которого две разновидности предположительно преобразованы и усовершенствованы до уровня двух различных видов, эти две разновидности, представленные большим числом особей и населяющие большие площади, будут иметь значительное преимущество над промежуточной разновидностью, малочисленной и живущей в узкой промежуточной зоне. Преимущество их состоит в том, что более богатые особями формы будут иметь во всякий данный период большую возможность представлять естественному отбору дальнейшие благоприятные вариации для их распространения, чем более редкие формы, представленные меньшим числом особей» (Дарвин, 1991. С. 146).

Расчет любой самой простой популяционно-генетической модели показал бы, что в этой картине концы с концами не сходятся, и «преобразуемые и усовершенствуемые разновидности» рассыпались бы за счет скрещиваний быстрее, чем успели бы кого-то вытеснить. Но Дарвин пользовался лишь двумя научными методами – наблюдением и рассуждением. И они дали ему очень много, и не только ему, поскольку все подобные идеи после Дарвина были развиты в различных областях биологии.

Видообразование и его следствие – дивергенция (различие этих терминов состоит в том, что первый применяется только к популяциям, достигшим уровня разных видов, а второй – к общностям произвольного уровня: можно, к примеру, говорить о том, что некогда произошла дивергенция человека и шимпанзе, животных и растений, прокариот и эукариот) преподносят нам две казуистические проблемы, современные ответы на которые определяются не логикой (которая не дает ответа), а эмпирикой – тем, что в основном происходит в действительности.

Первая казуистическая проблема видообразования – когда вид разделился на два – появилось ли два новых вида вместо одного старого, или к старому добавился новый? Раньше вопрос считался некорректным и предлагалось говорить о видах только в каком-то определенном временном срезе. Но потом выяснилось, что при образовании нового вида обычно небольшая изолированная популяция, как правило, на периферии ареала вида, довольно быстро (всего за каких-то несколько десятков или сотен тысяч лет – время, вполне достаточное с точки зрения популяционной генетики, но с палеонтологической точки зрения – мгновение) видоизменяется и в условиях изоляции преобразуется в новый вид, а старый вид при этом остается без измене-

ний, поскольку он стабилизирован внутренним генным обменом. Зачастую появившийся на периферии дочерний вид, уже не скрещивающийся с родительским и, нередко занимающий уже несколько отличающуюся экологическую нишу, распространяется поверх ареала старого. Кстати, как мы уже привыкли, почти идентичное этой современной точке зрения высказывание мы находим у Дарвина: «... Всякая вновь образовавшаяся разновидность вначале будет всегда локальной; для разновидностей в естественных условиях это кажется правилом; таким образом сходно модифицированные особи будут вскоре существовать небольшими группами и нередко сообща размножаться. Если новая разновидность окажется преуспевающей в битве за жизнь, то она станет медленно распространяться из центральной области, конкурируя с неизменившимися особями и побеждая их на границах все разрастающегося круга» (Там же. С. 88). Здесь даже упоминается общее размножение – фактически изоляция и отсутствие обмена генами с остальными представителями вида. Вот еще одно высказывание Дарвина на близкую тему: «Наконец, изоляция предоставит вновь образующейся разновидности необходимое время для медленного улучшения, что иногда может быть весьма важно. Если же изолированная площадь будет мала, потому ли, что она ограждена препятствиями, или в силу исключительности ее физических условий, общее количество ее обитателей будет мало, и это замедлит образование новых видов посредством естественного отбора, так как уменьшатся шансы на появление благоприятных изменений. ... Продолжительность времени сама по себе не содействует и не препятствует естественному отбору. ... Продолжительность времени имеет значение лишь настолько – и в этом смысле ее значение велико, – насколько она повышает вероятность появления благоприятных вариаций, их отбора, кумулирования и закрепления» (Там же. С. 96).

Здесь уместно подчеркнуть различия взглядов Дарвина и современных эволюционистов: малое количество обитателей действительно замедляет эффективность естественного отбора, но оно же усиливает случайный дрейф генов, который имеет важную роль в потере возможности успешного скрещивания с родительским видом. Фактически, отдельным видом (изолированным генофондом) нашу популяцию делают именно подобные нейтральные процессы, иногда в сочетании с половым отбором (в случаях, когда «отдрейфовывает» система распознавания половых партнеров). Поэтому необходимое время требуется не столько для медленного улучшения, сколько для медленной потери узнавания. Приобретение репродуктивной изоляции более эффективно именно в малых популяциях. Естественный отбор же более эффективен если не при малых численностях, то на малых территориях, имеющих однородные условия. А вот виды с большими ареалами эволюционируют крайне медленно, потому что усилия отбора в разных частях ареала сводятся на нет генными потоками. В данном случае у Дарвина мы находим утверждение совершенно противоположное: «Хотя изоляция имеет большое значение в образовании новых видов, в общем я склоняюсь к убеждению, что обширность ареала еще важнее, особенно для образования таких видов, которые могли бы сохраниться на долгое время и широко распространиться. На большом и открытом пространстве не только повышается вероятность возникновения благоприятных вариаций благодаря многочисленности проживающих здесь особей одного и того же вида, но и сами по себе условия существования гораздо более сложны вследствие многочисленности уже существующих видов; а если некоторые из тех видов будут модифицированы и усовершенствованы, то и остальные должны также усовершенствоваться в соответствующей степени, иначе они будут истреблены. Каждая новая форма, как только она значительно усовершенствована, сможет распространиться по открытому и непрерывному ареалу, конкурируя таким образом с многими другими формами. Наконец, я прихожу к заключению, что, хотя небольшие изолированные ареалы в некоторых отношениях были крайне благоприятны для образования новых видов, тем не менее в обширных ареалах модификации в большинстве случаев совершались быстрее и, что еще важнее, образовавшиеся здесь новые формы на больших ареалах и уже победившие многих соперников более способны широко расселяться и, следовательно, образовать наибольшее число новых разновидностей и видов» (Там же. С. 97).

Заметим, что все это совершенно справедливо для однородительских форм, у которых в размножении всегда участвует только одна особь. Фактически многие радикальные отличия современной теории эволюции от взглядов Дарвина касаются лишь такого странного исключения, как двуродительские эукариоты. Но это «исключение» включает большую часть одноклеточных эукариот и растений и подавляющее большинство животных. Происхождение и успех двуродительских форм и полов связаны с преимуществами, которые дает генетическая рекомбинация, но мы не будем здесь касаться этой сложной и интереснейшей проблемы.

Однако Дарвин упорно верил в то, что и у видов, требующих для размножения двух особей, благоприятные вариации могут, усиливаясь, превращаться в разновидности и, наконец, в виды, находясь среди исходного вида, за счет одной лишь своей успешности. По-видимому, он не только не мог избавиться от кошмара Дженкина – проблемы скрещивания с неизменными особями, но и не увидел всех последствий этого серьезного возражения.

Опять-таки выясняется, что в 1840-е гг. Дарвин стоял на позициях, почти идентичных теории прерывистого равновесия, что признавали и сами создатели последней, С. Гулд и Н. Олдридж, считая, что наилучшие условия для образования нового вида имеет маленькая изолированная популяция. Я.М. Галл (1991. С. 461) пишет: «Его трактовка межвидовой борьбы напоминает современную идею видового отбора, сформулированную в рамках концепции прерывистого равновесия». Однако, развивая теорию естественного отбора и дивергенции, Дарвин склонился к тому, что новые виды успешнее порождаются большими процветающими видами с обширными непрерывными ареалами.

Переходим ко второй казуистической проблеме видообразования: если какой-то вид все изменяется и изменяется, но на два упорно не делится – остается ли он одним и тем же видом? А если он изменился очень сильно? Раньше было принято считать, что вопрос, конечно, некорректный, но если он изменится «достаточно», то, значит, образовался новый вид – произошла так называемая филетическая эволюция. Другими словами, если бы мы взяли по особи из прошлого и будущего, они повели бы себя как разные виды. Сейчас известно, что такие случаи действительно бывают, но относительно редки. Оказалось, что виды существует почти без изменений довольно долго – обычно от одного до нескольких миллионов лет. Этот феномен был назван эволюционным стазисом (причины которого упомянуты выше – процветающий вид с большим цельным ареалом не может быстро эволюционировать). Но рано или поздно вид вымирает, так как сталкивается с несовместимыми с его существованием изменениями среды. При этом новые виды образуются в гораздо более сжатые сроки – обычно от десятков до сотен тысяч лет. Данная концепция, основанная на эмпирических данных палеонтологии и в дальнейшем получившая эволюционно-генетическую интерпретацию, получила название «концепция прерывистого равновесия» (punctuated equilibria) (Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1982; Бердников, 1990; Coyne, Orr, 2004). Получается, что виды, подобно индивидуумам, размножаются, живут и умирают и так же, как индивидуумы, могут конкурировать и подвергаться естественному отбору, в данном случае отбору на уровне видов (Stanley, 1979; Бердников, 2003).

Конечно же, у Дарвина мы находим и отбор на уровне видов: «Таким образом, борьба за образование новых модифицированных потомков будет происходить главным образом между большими группами, стремящимися увеличить свою численность. Одна большая группа будет медленно одолевать другую большую группу, сокращая ее численность и тем снижая вероятность ее дальнейшего изменения и совершенствования. В пределах одной и той же большой группы позднее образовавшиеся и более совершенные подгруппы из числа ответвляющихся и захватывающих новые места в экономии природы будут постоянно склонны замещать и истреблять более старые и менее совершенные подгруппы. Малые и расчлененные группы и подгруппы, наконец, совершенно исчезнут. Заглядывая в будущее, мы можем предсказать, что группы органических существ, теперь обширные и доминирующие и в то же время наименее расчлененные, т. е. наименее пострадавшие от вымирания, будут еще долго разрастаться. Но за какими группами в конечном счете останется превосходство, никто не может предсказать,

потому что, как мы знаем, многие группы, ранее наиболее экстенсивно развитые, теперь уже вымерли. Заглядывая в еще более отдаленное будущее, мы можем предсказать, что благодаря продолжительному и постоянному разрастанию больших групп множество более мелких групп будет окончательно уничтожено и не оставит модифицированных потомков, вследствие чего из видов, живущих в какой-нибудь определенный период, только очень немногие сохранят потомство в отдаленном будущем» (Дарвин, 1990. С. 110).

Все же следует признать, что вместе с представлением о видах как об изолированных генофондах наша картина эволюции (двуродительских форм) снова стала проще той, которая открылась Дарвину, – со всеобщей изменчивостью, вездесущим естественным отбором, континуумом различий между живыми существами неопределенного таксономического ранга, поверх которых парадоксальным образом вырисовывались достаточно очевидные общности, прежде всего виды: противоречивый, живой, огромный и величественный мир Природы. Чем-то подобным представляется сегодняшнему ученому и книга Дарвина «Происхождение видов ...» – огромная по объему, написанная ясным, обстоятельным, неспешным, литературно безупречным языком – книга, в которой излагается скорее не результат мышления автора, но ее процесс. Книга, хорошо структурированная в своем изначальном плане, но проявляющая признаки фрактала, поскольку в каждой точке текста обсуждаемое явление заставляет задуматься и о множестве других, о которых речь вроде бы должна идти в других главах, так что в каждом абзаце, как «в капле воды», отражается вся книга в целом. Так сейчас не пишут. Тексты в современной науке до предела сжаты, логически структурированы почти до уровня компьютерной программы. Однако следует заметить, что все это – неизбежное следствие огромного объема научной литературы в целом, в особенности в биологических науках, а вот в том, что биология стала такой огромной наукой, – весьма велик вклад той самой книги Дарвина. Заметим, что в одном обстоятельстве труд Дарвина удовлетворяет требованиям к современным научным работам – в его названии и оглавлении фактически заключается большая часть содержания. Мы надеемся, что наше беглое рассмотрение это продемонстрировало.

Благодарности

Авторы благодарны А.Н. Кузнецову и А.В. Куприянову за плодотворные дискуссии, следствием которых и явилась данная статья.

Литература

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Уч. пос. для вузов. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990, 253 с.

Бердников В.А. Отбор на скорость эволюции как один из факторов, определяющих строение многоклеточных // Экол. генетика. 2003. Т. 1. С. 59–66.

Галл Я.М. К истории создания «Происхождения видов …» // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). СПб: Наука, Санкт-Петербургское отд-ние, 1991. С. 457–488.

Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л.: ОГИЗ-СельхозГИз, 1941. 544 с.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Сочинения. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 39–658.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). Санкт-Петербург: Наука, Санкт-Петербургское отд-ние, 1991. 539 с.

Кропоткин П.А. Взаимная помощь как фактор эволюции. Пер. с англ. В.П. Батуринскаго / Под ред. автора. Единственное издание, разрешенное для России автором, пересмотренное и дополненное им. Спб., изд-е товарищества «Знание», 1907. СПб: Изд-во товарищества «Знание», 1907. [8]. 352 с.

Линней К. Философия ботаники. Пер. с лат. / Изд. подгот. И.Е. Амлинский. М.: Наука, 1989. 456 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Макашева Р.Х. Горох // Культурная флора СССР. IV. Зерновые бобовые культуры. Часть 1. Л.: Колос, 1979. 324 с.

Малинин А.М. Латинско-русский словарь. 2-е изд.

М.: Гос. изд-во иностр. и национальных словарей, 1961. 763 с.

Тахтаджян А.Л. Дарвин и современная теория эволюции // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). СПб: Наука. Санкт-Петербургское отд-ние, 1991. С. 489–522.

Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. Пер. с англ. и нем. А.Л. Никифорова / Общ. ред. и вступ. ст. И.С. Нарского. М.: Прогресс, 1986. 542 с.

Шляков Р.Н. Ястребинка – *Hieracium* L. // Флора Европейской части СССР. Т. VIII. Покрытосеменные, двудольные / Под ред. Н.Н. Цвелева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989а. С. 140–299.

Шляков Р.Н. Ястребиночка – Pilosella Hill. // Флора Европейской части СССР. Т. VIII. Покрытосеменные, двудольные / Под ред. Н.Н. Цвелева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989б. С. 140–299.

Barton H., Briggs D.E.G., Jonathan A.E. *et al*. Evolution. Cold Spring Harbor, N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.

Coyne J.A., Orr H.A. Speciation, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004.

Eldredge N., Gould S.L. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Palaeobiology / Ed. T.J.M. Schopf. Freeman, Cooper and Co., San Francisco, 1972. P. 82–115.

Larsen T.B. Provisional notes on migrant butterflies in Lebanon // Atalanta. 1975. Bd. 6. Heft 2. S. 62–74.

Popper K. Darwinism as a metaphysical research program // But Is It Science? The philosophical question in the creation/evolution controversy / Ed. M. Ruse. Buffalo, N.Y.: Prometeus Books, 1988. P. 144–155.

Stanley. Macroevolution. San Francisco, 1979.

Stanley. Macroevolution and the fossil record // Evolution. 1982. V. 30. P. 460–473.

Van Valen L. A new evolutionary law // Evolutionary Theory. 1973. V. 1. P. 1–30.

WHAT DID DARWIN WRITE ABOUT?

O.E. Kosterin[1], T.D. Kolesnikova[2]

[1] Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia e-mail: kosterin@bionet.nsc.ru;
[2] Department of Molecular and Cellular Biology, Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: trotsenk@bionet.nsc.ru

Summary

«The Origin of Species ...» by Charles Darwin is a large book containing numerous fruitful ideas in diverse aspects of biology, not fully free of contradiction, which were proposed in the context of biology of mid- XIX century and formulated in a characteristic manner of scientific literature of that time. As a result, frequent appeals to this primary source as a herald of the point of view of modern Darwinism (especially in the context «if Darwin was right?») may be misleading, mostly do to change in the sense of many terms and notions, as a rule towards its narrowing. Even the very title of the famous book needs some interpretation nowadays. The paper is an attempt of discursive comparison of some basic notions of Darwin's theory of evolution (at the moment of the last edition of «The Origin of Species ...» and those of the modern evolutionary theory descending from it.

«ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ ...». 150 ЛЕТ СПУСТЯ

П.М. Бородин

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия; Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия, e-mail: borodin@bionet.nsc.ru

В этом году мы отмечаем 200-летие со дня рождения Чарлза Дарвина и 150-летие с момента выхода в свет «Происхождения видов …» – книги на все времена (Darwin, 1859). Она была задумана Дарвином в 1838 г. и впервые опубликована 24 ноября 1859 г. Дарвин называл эту книгу одним длинным доказательством, доказательством эволюции на основе естественного отбора случайных наследственных уклонений. Перечитывая ее сейчас, главу за главой, нельзя не удивляться, насколько она современна, насколько хорошо в нее встраиваются все новейшие открытия в самых разных областях: генетики, биологии развития, молекулярной биологии, геологии, палеонтологии и исторической географии. Мы можем заменить в ней факты, приведенные Дарвином, на факты, добытые в последние годы, но логика книги, ее основные выводы и заключения останутся теми же.

Ключевые слова: Дарвин, «Происхождение видов …», эволюция, отбор.

Глава 1. Вариации при доместикации

Дарвин начинает свое длинное доказательство с проблемы, которая, на первый взгляд, не имеет отношения к происхождению видов в природе. Он анализирует происхождение разнообразных пород домашних животных. На основе фактов, известных в то время, он убедительно доказывает, что все породы голубей произошли от одного предкового вида. Сейчас это утверждение не приходится доказывать. С использованием современных методов молекулярного генетического анализа родословные деревья созданы для большинства домашних животных: кошек, лошадей, собак и др. (рис. 1). И корень каждого из этих деревьев произрастает из единственного дикого предка (Zeder *et al*., 2006).

Дарвин показал, что причиной расхождения признаков у пород домашних животных и сортов растений является отбор наследственных уклонений. Вся современная селекция строится на этом принципе. Сейчас мы можем выявлять эти уклонения, анализируя геномы растений, животных и микроорганизмов. Мы можем создавать новые, полезные уклонения, используя методы адресованного мутагенеза, генной и хромосомной инженерии. Но за всем этим следует отбор. Именно он, комбинируя эти изменения, позволяет создавать новые сорта и породы.

Замечательным примером фантастической мощи отбора в создании новых форм случит эксперимент по доместикации лисиц, начатый Д.К. Беляевым ровно через 100 лет после публикации «Происхождения видов …» и продолжающийся в наши дни. Отбор животных по поведению привел не только к появлению у лисиц таких психических особенностей, которых никогда не было у их предков (привязанность к человеку, способность к распознаванию невербальных сигналов человека), но и к коренной перестройке их морфологии, физиологии, биологии их репродукции (Трут, 2007; Trut *et al*., 2009).

Глава 2. Вариации в природе

До Дарвина индивидуальная изменчивость рассматривалась как досадная помеха для надежной классификации видов. Дарвин был первым, кто показал, насколько разнообразны природные популяции, насколько условны наши попытки классифицировать это разнообразие на виды, подвиды и индивидуальные вариации.

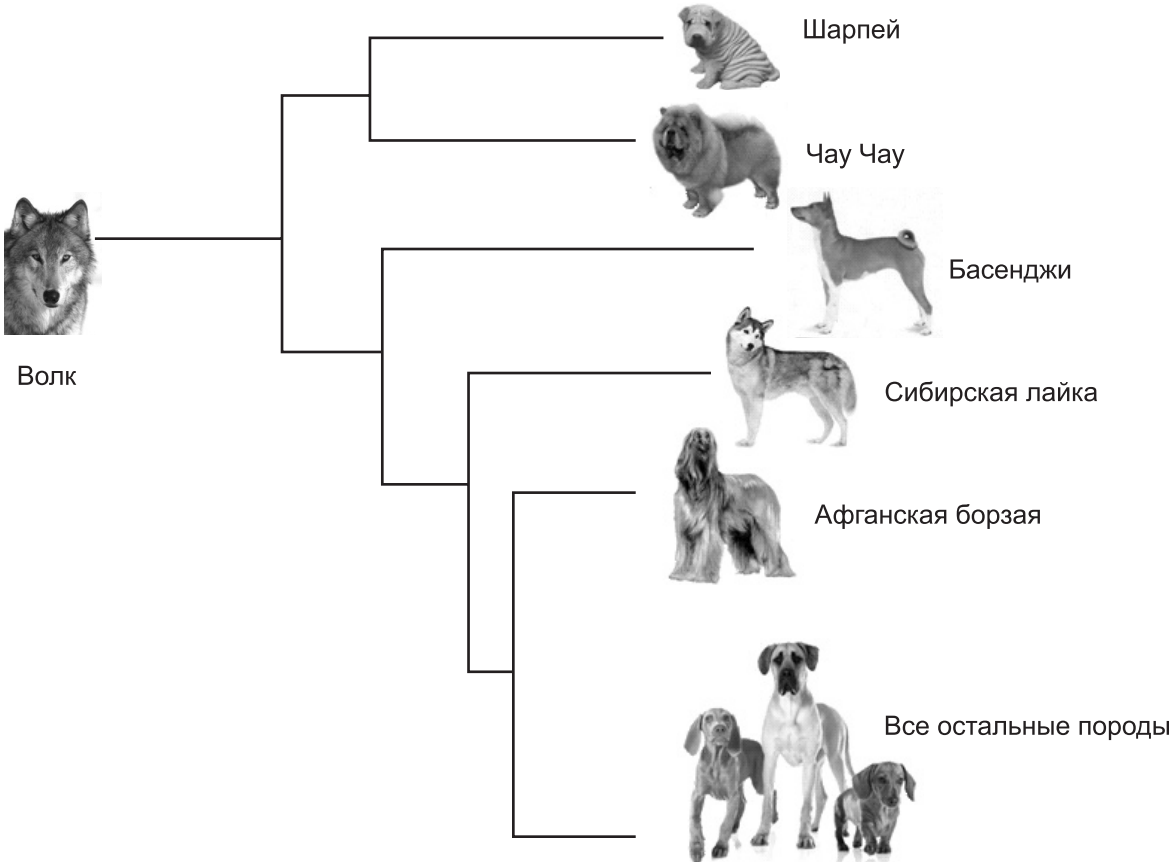


Рис. 1. Молекулярная филогения пород собак (Parker *et al*., 2004). Показательно, что абсолютное большинство самых разнообразных пород собак (на рисунке они обозначены как все остальные) возникло относительно недавно – в течение последних 200 лет.

Он был первым, кто понял, что индивидуальная изменчивость является основой эволюции.

Современные данные подтверждают, насколько он был прав. Более того, оказалось, что Дарвин недооценивал размах наследственной изменчивости, накопленной в природных популяциях. Еще в 1920-е гг. отечественные генетики С.С. Четвериков, А.С. Серебровский и Ф.Г. Добржанский выявили гигантские запасы скрытой наследственной изменчивости. Одному из них, С.С. Четверикову, принадлежит крылатая и такая верная фраза: «Вид впитывает изменчивость, как губка» (Четвериков, 1983). Но и они не представляли, насколько велики эти запасы. Современные методы молекулярной генетики позволили вскрыть новые пласты вариации по кодирующим областям генома. И кто знает, сколько еще изменчивости скрывают некодирующие (читай – регуляторные) районы геномов.

Современный опыт исследования природных популяций показал, насколько прав был Дарвин, когда говорил об условности представлений о видах и разновидностях. Детальный анализ видов-двойников, изолированных популяций того, что считается одним видом, показал, насколько условны границы между видами, подвидами и популяциями.

Одним из множества примеров такого рода может служить обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). Этот вид населяет леса и лесостепи северной части Европы и Азии, где ее ареал достигает окрестностей озера Байкал и характеризуется беспрецедентным для млекопитающих хромосомным полиморфизмом. К настоящему времени описано более 70 хромосомных рас этого вида, а их реальное число, по-видимому, превышает 100. Предполагается, что предковый кариотип данного вида состоял из акроцентрических хромосом, а ныне наблюдаемый

полиморфизм обусловлен возникновением и фиксацией различных Робертсоновских и полноплечевых реципрокных транслокаций.

В настоящее время большую часть Западной Сибири населяет новосибирская раса. Предки этой расы заселили эту территорию из ледникового рефугиума, который, по-видимому, располагался в на юге Уральской горной системы. В настоящее время Урал заселяет несколько рас, весьма сходных по кариотипам с новосибирской. Томская раса имеет ряд кариотипических характеристик, позволяющих отнести ее к восточносибирской группе рас, которые ведут свое происхождение от предков, переживших ледниковый период в рефугиумах на юге Сибири. После отступления ледника предки томской расы расселялись в северном и западном направлениях. При смыкании ареалов новосибирской и томской рас между ними образовалась узкая гибридная зона. Анализ распределения представителей двух рас выявил неожиданную закономерность: положение гибридной зоны совпадает с изолинией 200 метров над уровнем моря, которая, как принято считать, разделяет два типа растительности – лесостепную и горнотаежную. Несмотря на то, что в месте непосредственного контакта двух рас не выявлено ни отчетливого физического барьера, ни резкой смены типов растительности и ландшафта, ширина гибридной зоны весьма незначительна и колеблется в пределах от одного до нескольких километров. В районе гибридной зоны наблюдается значительная нехватка гибридов первого поколения. Это явно указывает на существование прекопулятивной изоляции.

Хромосомные различия между родительскими расами также вносят вклад в репродуктивную изоляцию. Иммунофлуоресцентный анализ мейотических хромосом показал, что в части генеративных клеток самцов гибридов перестроенные хромосомы способны образовывать нормальные синаптические конфигурации. Однако в большинстве сперматоцитов (от 40 до 85 % у разных гибридов) мы наблюдали образование унивалентов хромосом и других синаптических аберраций. В то же время у представителей родительских рас и рекомбинантов частота мейотических клеток с нарушениями спаривания хромосом не превышала 5–10 %. Даже в тех клетках гибридов, где спаривание хромосом было нормальным, мы наблюдали достоверное уменьшение частоты рекомбинации как в мультивалентах, так и в бивалентах. Случайное расхождение таких некроссоверных хромосом должно приводить к образованию до 50 % анеуплоидных несбалансированных гамет. Эти данные свидетельствуют о том, что плодовитость самцов гибридов первого поколения должна быть значительно снижена.

Таким образом, как пре-, так и посткопулятивные механизмы репродуктивной изоляции, по-видимому, существенно ограничивают поток генов между хромосомными расами обыкновенной бурозубки в районе гибридной зоны. Под действием случайных генетических процессов (возникновения и накопления хромосомных перестроек и нейтральных генных мутаций) и под действием естественного отбора в разных экологических условиях они дивергировали как кариотипически, так и генетически до состояния частичной хромосомной и генетической несовместимости. Это позволяет нам рассматривать новосибирскую и томскую хромосомные расы как биологические виды на ранней стадии видообразования (Borodin, 2008).

Глава 3. Борьба за существование

В третьей главе «Происхождения видов …» Дарвин пишет о неизбежности борьбы за существование. Эта борьба не прекращается ни на минуту. В каждом поколении рождаются особи, которые генетически отличаются друг от друга. Среди них выживают только те, кто наилучшим образом приспособлен к тем условиям, которые есть «здесь» и «сейчас» – в данной экологической нише и в данный момент времени. Но внешние условия непостоянны. В таких условиях преимущество в борьбе за жизнь получают особи, которые способны адаптироваться ко всему спектру этих изменений. Борьба за жизнь происходит каждую минуту, но победителями в этой борьбе оказываются те, кто продержится дольше, те, кто обладает наиболее надежными и хорошо скоординированными адаптациями.

Сейчас мы гораздо яснее, чем во времена Дарвина, понимаем, что жизнь каждого организма зависит не только от абиотических условий, но и от множества других видов животных, растений, микроорганизмов, с которы-

ми он так или иначе взаимодействует. Каждое усовершенствование любого вида в экосистеме ведет к ухудшению условий для других видов. Поэтому для того чтобы выжить, все виды, входящие в экосистему, должны непрерывно эволюционировать. Эта закономерность получила название «принцип Красной Королевы» (Salathe *et al*., 2008) по имени героини книги Л. Кэрролла «Алиса в Зазеркалье» (Salathe *et al*., 2008). Крылатая фраза Красной Королевы «В этом мире нужно бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте» (Кэрролл, 1990) отражает самое существо борьбы за существование.

Большинство живых организмов погибает или оказывается исключенными из размножения не под действием физических факторов, а в результате действий других видов – паразитов, хищников, конкурентов. Климат меняется постоянно и непредсказуемо, но он меняется не обязательно во вред живым организмам. Хищник всегда меняется во вред жертве, совершенствуя свои методы охоты. Жертва меняется во вред хищнику, совершенствуя способы защиты от него. Паразит меняется таким образом, чтобы использовать максимум ресурсов, которые он может черпать из организма хозяина, а хозяин развивает и усовершенствует все новые и новые средства борьбы с паразитом. Возникает ситуация замкнутого круга, когда усовершенствование жертвы в противостоянии хищнику влечет за собой усовершенствование способов охоты у хищников, которое в свою очередь влечет за собой усовершенствование жертвы, и так круг за кругом. Всем видам, входящим в экосистему, приходится «бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте» – приходится постоянно меняться только для того, чтобы сохранить свое место в экосистеме.

Против тезиса о неизбежности борьбы за существование было много возражений. Выдающийся русский ученый П.А. Кропоткин написал замечательную книгу о кооперации и взаимопомощи в природе (Кропоткин, 2007). На самом деле внутривидовая взаимопомощь является весьма эффективным способом борьбы за существование, если мы, следуя Дарвину, понимаем ее «в широком и метафорическом смысле, включая не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства». Если мы внимательно проанализируем примеры «самопожертвования», мы обнаружим, что животные, как правило, жертвуют собой ради своих потомков или других близких родственников. Во внутривидовой кооперации почти всегда участвуют представители близкородственных групп. В результате доля потомков и родственников особей, проявляющих взаимопомощь, оказывается более значительной в составе следующего поколения, чем доля потомков и родственников особей, не вступающих в кооперацию (Herbers, 2009).

Глава 4. Естественный отбор

Дифференциальное размножение особей в зависимости от их успеха в борьбе за существование Дарвин называл естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных. Более приспособленные к данным условиям среды особи оставляют больше потомков, чем менее приспособленные. Таким образом, частота аллелей, которые определяют более высокую приспособленность их носителей, увеличивается в генофонде популяции. Генетический состав популяции меняется.

Примеры естественного отбора, которые приводил Дарвин в своей книге, были чисто умозрительными. К сегодняшнему дню наука накопила огромное количество доказанных и детально документированных примеров естественного отбора. Здесь и замечательные исследования П. Гранта и Р. Грант на галапагосских вьюрках (Grant P.R., Grant B.R., 2008). Здесь и трагические примеры эволюции самых страшных болезней человека, развития лекарственной устойчивости у возбудителей туберкулеза, малярии, СПИДа под действием естественного отбора (Mertens, 2009).

Развитие молекулярной генетики сделало возможным выявление следов движущего отбора на основе анализа соотношения частот фиксации синонимических и несинонимических замен у представителей родственных таксонов. Таких следов обнаружено великое множество. Была убедительно доказана адаптивная эволюция основных регуляторов онтогенеза позвоночных (Гунбин и др., 2007).

Особенно показательной является направляемая отбором эволюция цветного зрения

(Stavenga, Arikawa, 2006; Jacobs, Nathans, 2009). Первые белки, обладающие фоточувствительностью, опсины, возникли, по-видимому, у общих предков всех современных животных вскоре после их отделения от филогенетической линий параметазой (губок). Как всегда в эволюции, эта новая функция возникла не с чистого листа, а путем небольшой модификации уже существующей функции. Опсины формируют подсемейство в большом семействе серпантиновых белков. Эти белки есть у всех животных, губок, хоанофлагеллат и грибов. У дрожжей эти рецепторы чувствительны к феромонам. Более того, передача сигнала от них осуществляется белками, гомологичными неопсиновым белкам фототрансдукции животных.

Светочувствительность опсиновых белков обусловлена их способностью связывать реагирующие на свет молекулы, хромофоры. Функцию связывания хромофоров выполняет лизин в седьмом пронизывающем мембрану участке опсинов. Нетрудно представить, что мутация, приводящая к возникновению лизина в этом участке у светонечувствительного серпантинового белка, могла привести к появлению фоточувствительности.

Возникновение светочувствительности было только самым первым шагом в эволюции зрительных белков. Их дальнейшая эволюция шла по обычному для множества белков пути – за счет дупликаций возникали новые копии генов, кодирующих эти белки, затем в этих копиях возникали и фиксировались мутации, несколько изменяющие свойства белков. У представителей разных таксонов животных мы наблюдаем фантастическое разнообразие генов семейства опсинов. Некоторые вовсе утратили свойства фоторецепции.

У позвоночных предковый опсин радужной оболочки дал начало длинноволновому и коротковолновому (ультрафиолетовому) опсинам. Ген, кодирующий ультрафиолетовый опсин, в свою очередь дуплицировался несколько раз, и его копии преобразовались в гены опсинов, чувствительных в фиолетовой, синей и зеленой областях спектра.

Тетрахроматическое зрение, обусловленное наличием четырех опсиновых генов, давало их носителям очевидные селективные преимущества. Однако при переходе к ночному образу жизни эти преимущества утрачиваются, и вслед за ними могут быть утрачены и гены цветного зрения: делетированы или необратимо повреждены мутациями. Именно это и произошло с 2 из 4 опсиновых генов млекопитающих. Предполагается, что предки млекопитающих, населявшие Землю в течение юрского и мелового периодов, были ночными животными. При переходе к дневному образу жизни у некоторых млекопитающих цветное зрение возникло вновь. Показательно, что оно возникло параллельно и независимо у отдельных таксонов приматов Старого и Нового Света. Естественно, утраченные гены восстановлению не подлежали. Новые опсиновые гены повторили путь старых. Вновь возникла и зафиксировалась дупликация гена красного опсина, которая затем преобразовалась в ген зеленого опсина. При этом сдвиг по чувствительности к определенным длинам волн происходил в предсказанном Дарвином режиме – путем последовательной фиксации мелких уклонений – по несколько нанометров за мутацию! Красный опсин человека дает максимальную абсорбцию на 560 нанометрах. Зеленый опсин отличается от красного заменой серина на аланин в 180-й позиции (сдвиг на 4 нм), тирозина на фенилаланин в 277-й позиции (сдвиг на 7 нм) и треонина на аланин в 285-й позиции (сдвиг на 14 нм).

Параллельный путь эволюции цветного зрения по той же самой схеме, дупликации с последующей дивергенцией, наблюдался и в некоторых таксонах дневных бабочек. Показательно, что молекулярные свидетельства движущей формы естественного отбора (высокое отношение несинонимических замен к синонимическим) обнаруживаются в одних и тех же сайтах опсиновых генов у приматов и бабочек.

Выживание организмов является важным, но не единственным компонентом естественного отбора. Другим важнейшим компонентом является привлекательность для особей противоположного пола. Ч. Дарвин назвал это явление половым отбором. Впервые он упомянул эту форму отбора в «Происхождении видов ...», а затем подробно проанализировал ее в книге «Происхождение человека и половой отбор» (Darwin, 1871).

Свое дальнейшее развитие проблема полового отбора получила уже в XX в. в работах Р. Фишера, А. Захави и других исследователей (Hosken, 2009). Были предложены две основные гипотезы о механизмах полового отбора. Самки выбирают тех самцов, которые им больше всего нравятся. Как правило, это наиболее яркие самцы. Но почему самкам нравятся яркие самцы? Согласно гипотезе «хороших генов» самка «рассуждает» следующим образом: если этот самец, несмотря на его яркое оперение и длинный хвост, каким-то образом умудрился не погибнуть в лапах хищника и дожить до половой зрелости, то, следовательно, он обладает хорошими генами, которые позволили ему это сделать. Значит, его стоит выбрать в качестве отца для своих детей: он передаст им свои хорошие гены. Яркость окраски перьев и гребней у птиц, чешуи и хвоста у рыб является надежной характеристикой здоровья. Так, на рыбке корюшке было показано, что чем ярче окраска самца, тем более он привлекателен для самок и тем менее он заражен паразитами. Яркость гребня у петухов напрямую зависит от содержания тестостерона в крови и от степени зараженности паразитами. Чем выше уровень тестостерона, тем ярче гребень, чем больше паразитов, тем он бледнее. Известно также, что тестостерон угнетает иммунную систему. Следовательно, самцы с ярким гребнем обладают такой эффективной иммунной системой, которая обеспечивает их устойчивость к паразитам, несмотря на высокий уровень тестостерона (Johnstone, 1995). Выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

Согласно гипотезе «привлекательных сыновей», логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы по каким бы то ни было причинам являются привлекательными для самок, то стоит выбирать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость оперения самцов все более и более усиливается (Pomiankowski, Iwasa, 1998).

Объясняя эти гипотезы, мы старались понять логику действия самок птиц. Может создаться впечатление, что мы слишком много от них ожидаем, что такие сложные расчеты приспособленности им вряд ли доступны. На самом деле в выборе самцов самки не более и не менее логичны, чем во всем остальном их поведении. Когда животное чувствует жажду, оно не рассуждает, что ему следует попить воды, для того, чтобы восстановить водно-солевой баланс в организме, оно идет на водопой, потому что чувствует жажду. Когда рабочая пчела жалит хищника, напавшего на улей, она не вычисляет, насколько этим своим самопожертвованием она повышает совокупную приспособленность своих сестер – она следует инстинкту. Точно так же и самки, выбирая ярких самцов, следуют своим инстинктам – им нравятся яркие хвосты. Все те, кому инстинкт подсказывал иное поведение, не оставили потомства. Таким образом, мы обсуждали не логику самок, а логику борьбы за существование и естественного отбора – слепого и автоматического процесса, который, действуя постоянно из поколения в поколение, сформировал все то удивительное разнообразие форм, окрасок и инстинктов, которое мы наблюдаем в мире живой природы.

Глава 5. Законы вариации

Это, пожалуй, единственная глава «Происхождения видов …», которая безнадежно устарела. В свете того, что мы знаем сейчас о механизмах хранения, передачи и реализации наследственной информации, она представляет лишь исторический интерес. В то время, когда Дарвин готовил к публикации шестое издание «Происхождения видов …», работа Менделя (Mendel, 1866) была уже опубликована. Дарвин ее не заметил. Не заметил он и того, что сам находился в одном шаге от открытия законов Менделя. Перелистаем страницы «Происхождения видов …» назад. Глава 1. Вариации при доместикации. Дарвин пишет: «Потомство от первого скрещивания двух чистых пород (как я убедился на голубях) достаточно, а порою и вполне однородно в своих признаках…». Вот вам и первый закон Менделя – закон единообразия гибридов первого поколения! Читаем дальше: «… и все кажется крайне простым; но как только скрещивают эти помеси между собой в течение нескольких поколений, едва ли два из

них похожи между собой…» (Дарвин, 1991). А это, если хотите, закон расщепления. Но Дарвин его не заметил.

Главы 6 и 7. «Затруднения, встречаемые теорией» и «Разнообразные возражения против теории естественного отбора»

Глав такого рода, насколько я знаю, не было ни в одной научной книге, опубликованной до 1859 г. Прошло 150 лет. За это время было опубликовано больше научных книг, чем за все остальное время существования человечества. Я полагаю, несколько миллионов. Но мне отчего-то кажется, что ни в одной из них мы не найдем глав под такими или сходными по смыслу названиями. Ученые тоже люди, и ничто человеческое им не чуждо. Это на самом деле очень естественное свойство – закрывать глаза на затруднения, встречаемые любимой теорией, и гордо игнорировать разнообразные возражения против нее.

Глава о затруднениях появилась в первом издании «Происхождения видов …». Но идея такой главы возникла у Дарвина гораздо раньше. В первом наброске 1842 г. мы находим раздел, посвященный трудностям в приложении теории естественного отбора к эволюции. В рукописи 1844 г. Дарвин выносит трудности в оглавление.

И вот прошло 150 лет с момента первого издания. Появились ли новые трудности с применением дарвиновской идеи к решению проблем эволюции? Были ли выдвинуты новые возражения против теории естественного отбора? Если ответить на эти два вопроса кратко, то в обоих случаях ответ будет – нет. Новых трудностей не появилось. Что же до возражений, то, если не обращать внимания на терминологию, ничего принципиально нового высказано не было.

Ирония ситуации заключается в том, что большинство трудностей разрешил сам Дарвин. А те, которые представлялись ему неразрешимыми, благополучно разрешились в пользу дарвиновской теории. С разнообразными возражениями примерно та же история. На подавляющее их большинство ответил Дарвин в 7-й главе «Происхождения видов …». Дарвин суммировал затруднения и возражения следующим образом:

«Эти трудности и возражения могут быть разделены на четыре группы: во-первых, если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Во-вторых, возможно ли, чтобы животное, например, с образом жизни и строением летучей мыши, могло образоваться путем модификации другого животного с совершенно иным образом жизни и строением? Можно ли поверить, что естественный отбор мог произвести, с одной стороны, орган такого ничтожного значения, каков хвост жирафы, служащий только для того, чтобы отгонять мух, а с другой стороны, такой изумительный орган, каким является глаз? В-третьих, могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора? В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?»

Как мы видим эти проблемы сейчас.

1. Переходных форм между ныне существующими видами обнаружено великое множество. Блестящим примером являются виды с кольцевыми ареалами. История с серебристой чайкой и клушей-хохотуньей вошла во все учебники. И это далеко не единственный пример. Сходные феномены описаны на калифорнийских саламандрах, на формах зеленой пеночки, населяющих Сибирь и Китай, и многих других видах (Irwin *et al*., 2001). К той же категории мы можем отнести и многочисленные случаи незавершенного видообразования, когда границы между видами, разновидностями и популяциями оказываются трудно уловимыми (Nosil *et al*., 2009).

2. Как такая сложнейшая структура, как глаз человека, могла возникнуть путем естественного отбора случайно возникавших мутаций? По-видимому, эволюция глаза началась с небольших групп светочувствительных клеток на поверхности тела наших очень далеких предков, живших около 550 млн лет назад. Способность различать свет и тьму была, безусловно, полезна для них, повышала их шансы на жизнь по сравнению с их абсолютно слепыми сородичами. Случайно возникшее искривление «зрительной» поверхности улучшило зрение,

это позволяло определить направление на источник света. Возник глазной бокал. Вновь возникающие мутации могли вести к сужению и расширению отверстия глазного бокала. Сужение постепенно улучшало зрение – свет стал проходить через узкую диафрагму. Как видите, каждый шаг повышал приспособленность тех особей, которые менялись в «правильном» направлении. Светочувствительные клетки формировали сетчатку. Со временем в передней части глазного яблока сформировался хрусталик, выполняющий функцию линзы. Он возник, по-видимому, как прозрачная двухслойная структура, наполненная жидкостью (Lamb *et al*., 2007).

В результате компьютерного моделирования этого процесса (Nilsson, Pelger, 1994) было показано, что глаз, подобный сложному глазу моллюска, мог возникнуть из слоя фоточувствительных клеток при относительно мягком отборе всего за 364 тыс. поколений. Иными словами, животные, у которых смена поколений происходит каждый год, могли сформировать полностью развитый и оптически совершенный глаз менее, чем за полмиллиона лет. Это очень короткий срок для эволюции, если учесть, что средний возраст вида у моллюсков равняется нескольким миллионам лет.

Эволюция глаза шла разными путями у разных типов животных. Благодаря естественному отбору независимо возникло множество разных форм глаза, и человеческий глаз – только один из них, причем не самый совершенный. Если мы внимательно рассмотрим конструкцию глаза человека и других позвоночных животных, то обнаружим целый ряд странных несообразностей. Когда свет попадает в глаз человека, то он проходит через хрусталик и попадает на светочувствительные клетки сетчатки. Свет вынужден пробиваться через густую сеть капилляров и нейронов, чтобы попасть на фоторецепторный слой. Как это ни удивительно, но нервные окончания подходят к светочувствительным клеткам не сзади, а спереди! Более того, нервные окончания собираются в оптический нерв, который отходит от центра сетчатки и создает тем самым слепое пятно. Чтобы компенсировать затенение фоторецепторов нейронами и капиллярами и избавиться от слепого пятна, наш глаз постоянно движется, посылая в мозг серию разных проекций одного и того же изображения. Наш мозг производит сложнейшие операции, складывая эти изображения, вычитая тени и вычисляя реальную картину. Всех этих сложностей можно было бы избежать, если бы нервные окончания подходили к нейронам не спереди, а сзади как, например, у осьминога.

Само несовершенство глаза позвоночных проливает свет на механизмы эволюции путем естественного отбора. Отбор всегда действует «здесь и сейчас». Он сортирует разные варианты уже существующих структур, выбирая и слагая вместе лучшие из них: лучшие «здесь и сейчас», безотносительно к тому, во что эти структуры могут превратиться в далеком будущем. Поэтому ключ к объяснению совершенств и несовершенств современных структур следует искать в прошлом. Считается, что все современные позвоночные произошли от животных, подобных ланцетнику. У ланцетника светочувствительные нейроны располагаются на переднем конце нервной трубки. Перед ними расположены нервные и пигментные клетки, которые прикрывают фоторецепторы от света, попадающего спереди. Ланцетник принимает световые сигналы, приходящие с боков его прозрачного тела. Можно думать, что у общего предка позвоночных глаз был устроен сходным образом. Затем эта плоская структура стала преобразовываться в глазной бокал. Передняя часть нервной трубки впячивалась внутрь, и нейроны, находившиеся впереди рецепторных клеток, оказались поверх них. Процесс развития глаза у эмбрионов современных позвоночных в известном смысле воспроизводит последовательность событий, происходивших в далеком прошлом (Zimmer, 2001).

Глава 8. Инстинкт

В этой главе Дарвин пытался ответить на третий пункт из своего списка затруднений: могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора. Дарвин отвечает на этот вопрос положительно. Сейчас мы ясно видим, насколько верен был этот ответ. Еще в начале XX в. возникла новая наука – генетика поведения. Было убедительно показано, что инстинкты и другие особенности поведения наследуются точно так же, как и

морфологические признаки. По ним, как по морфологии, существует огромная наследственная изменчивость. Было поставлено множество селекционных экспериментов, в которых было показано, насколько сильно может быть изменено поведение под действием отбора (Trut *et al*., 2009).

Сейчас многие гены, контролирующие поведенческие признаки, уже картированы на хромосомах человека, лабораторных и домашних животных, расшифрована последовательность этих генов и детально прослежена цепь молекулярных и онтогенетических событий от гена до поведения (McGuffin *et al*., 2001; Robinson, Ben-Shahar, 2002).

Глава 9. Гибридизация

Дарвин ясно понимал, какую важную роль в видообразовании играет ограничение свободного скрещивания. Он пришел к верному заключению, что «стерильность видов при первом скрещивании и их гибридных потомков не может быть приобретена путем сохранения последовательных, благоприятных степеней стерильности. Эта стерильность – побочный результат различий в воспроизводительной системе родительских видов». Но тогда, 150 лет назад, ничего не зная о генах, хромосомах и мейозе, Дарвин не мог знать, что это за различия и как они возникают. Проблема была теоретически решена в начале XX в. У. Бэтсоном, Ф. Добржанским и Г. Меллером (Johnson, 2000). Модель Добржанского–Меллера предполагает следующий сценарий видообразования (рис. 2).

1. Предковая популяция, все особи которой имеют генотип A1A1B1B1, подразделяется на две географически изолированные популяции.

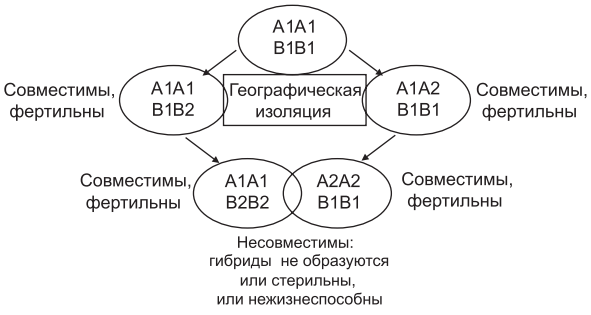


Рис. 2. Модель Добржанского–Меллера.

2. В одной из дочерних популяций возникает нейтральная или адаптивная мутация A2, и через некоторое время эта мутация фиксируется. В другой популяции возникает и со временем фиксируется мутация B2. Таким образом, генотипы дочерних популяций становятся A2A2B1B1 и A1A1B2B2.

3. При скрещивании этих популяций возникают несовместимые генотипы A1A2B1B2. Несовместимы они из-за эпистатических взаимодействий между аллелями A2 и B2, которые никогда ранее не встречались в одном генотипе и на совместимость не проверялись.

Таким образом, если две популяции оказываются на долгое время географически изолированными друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, то они в конечном счете могут стать генетически несовме-стимыми, даже если они и живут в одинаковых условиях.

Современная генетика подтвердила справедливость модели Добржанского–Меллера. Были найдены, картированы и секвенированы гены гибридной стерильности и летальности (Mihola *et al*., 2009; Palumbi, 2009).

Анализ современных географически изолированных популяций позволяет выявлять начальные стадии формирования репродуктивной изоляции. Один из примеров – изоляция между хромосомными расами обыкновенной бурозубки – был рассмотрен выше. Другие примеры возникновения внутривидовой несовместимости были обнаружены при анализе локальных популяций мускусной землеройки. Было показано, что самки из популяции, населяющей Бангладеш, не скрещиваются в лаборатории с самцами из популяций Японии. Причина состоит в том, что бангладешские землеройки втрое крупнее японских. В лаборатории были получены гибриды между землеройками из Непала и Шри Ланки, однако гибридные самцы оказались стерильными из-за серьезных нарушений в мейозе. Таким образом, отдаленные популяции одного и того же вида оказываются репродуктивно изолированными друг от друга. При этом в разных популяциях вырабатываются разные механизмы этой изоляции. В одном случае – это различия в размерах тела, которые делают невозможными межпопуляционные скрещивания, в другом – несовместимость генетических систем, контролирующих спари-

вание хромосом в мейозе, которая приводит к стерильности гибридов (Axenovich *et al*., 1998; Borodin, 2008; Trut *et al*., 2009).

Главы 10 и 11. О неполноте геологической летописи и о геологической последовательности

Во времена Дарвина палеонтологическая летопись начиналась с кембрийского периода (530 млн лет назад) и в ней наблюдалось много пробелов. Сейчас эти пробелы постепенно заполняются. Палеонтологи нашли и охарактеризовали множество окаменевших остатков животных, растений и микроорганизмов, живших на Земле в отдаленные эпохи. Современные методы физики и химии позволили очень точно датировать окаменелости по соотношению изотопов различных химических элементов в самих остатках и окружающих их породах. Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что микроорганизмы обитали на Земле 3,8 млрд лет назад. Самые древние эукариотические клетки были обнаружены в породах, возраст которых превышает 2 млрд лет. Чем ближе к нашему времени, тем меньше пробелов остается в палеонтологической летописи, тем более подробной она становится. Мы видим последовательное и постепенное появление новых форм. Более того, мы видим, как из прежних форм возникали новые. Между рыбами и амфибиями, амфибиями и рептилиями, рептилиями и млекопитающими найдено так много переходных форм, что зачастую трудно сказать, к какому классу позвоночных их следует относить.

Главы 12 и 13. Географическое распространение

Биогеография возникла благодаря трудам Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Дарвин посвятил биогеографии значительную часть «Путешествия на Бигле» и две главы «Происхождения видов …». Еще во времена Дарвина было ясно, что острова и отдельные части континентов могут менять свои очертания: возникать, поднимаясь над уровнем моря, исчезать, скрываясь под водой. Но ни Дарвин, ни его современники не могли себе представить, что в далеком прошлом континенты располагались относительно друг друга совсем не так, как сейчас. Теперь мы знаем, что 230 млн лет назад все континенты представляли собой единый массив – гигантский материк Пангея. Около 200 млн лет назад он раскололся, и его фрагменты медленно двигались, то отдаляясь друг от друга, то вновь соединяясь, на те места, которые они занимают сейчас. Дрейф материков – это факт, подтвержденный данными геологии. Но особенно важно для нас то, что дрейф материков объясняет те особенности расселения и эволюции животных и растений, которые были необъяснимы во времена Дарвина.

Мы ясно видим последствия дрейфа материков, анализируя морфологическую, хромосомную и молекулярную дивергенцию насекомых (Кикнадзе и др., 2007), млекопитающих (Murphy *et al*., 2007) и птиц (Dawkins, 2004).

Африканские страусы и их австралийские и южноамериканские сородичи относятся к древнейшему отряду бескилевых птиц. Представители этого отряда утратили способность летать и имеют крайне редуцированные крылья. Географическое распределение представителей этого отряда долгое время оставалось загадкой. Как нелетающие птицы могли заселить такие далекие друг от друга континенты, как Африка, Австралия и Южная Америка? По-видимому, общие предки всех бескилевых птиц обитали на юге древнего материка Гондвана. Раскол этого материка на Африку, Южную Америку, Австралию и Антарктиду (где также обнаружены ископаемые остатки бескилевых) привел к изоляции и независимой, но параллельной, эволюции бескилевых птиц (рис. 3). Однако молекулярно-генетический анализ преподнес новую загадку. Он показал, что линия африканских страусов отделилась от общего ствола бескилевых около 75 млн лет назад. В то же время известно, что Африка оказалась полностью изолированной от Южной Америки, Австралии и Антарктиды 90 млн лет назад. Решение этой загадки кроется … в Индии. Этот субконтинент долгое время сохранял связь с Антарктидой. Эта связь прервалась примерно 75 млн лет назад, когда Индийский субконтинент отправился в долгое плавание на север с предками африканских страусов «на борту». Примерно 35 млн лет назад они прибыли в Азию. Страусы расселились по Евразии и около 20 млн лет назад

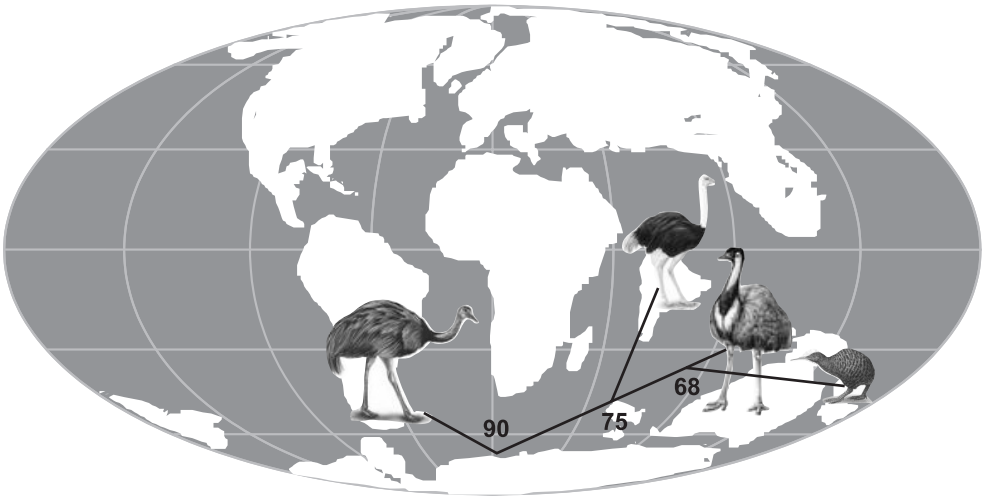


Рис. 3. Эволюция бескилевых птиц.

Цифрами обозначено время дивергенции (млн лет), определенное на основе молекулярных данных.

проникли в Африку, где процветают и по сей день (Dawkins, 2004).

Глава 14. Взаимное родство организмов; морфология; эмбриология; рудиментарные органы

Эволюция была гипотезой во времена Ламарка и Э. Дарвина. Она стала теорией во времена Ч. Дарвина и Уоллеса. Сейчас, когда расшифрованы геномы человека, шимпанзе, многих других видов животных, растений и микроорганизмов, когда палеонтологи знают последовательность биологических событий, происходивших на Земле в течение 3 млрд лет, когда мы знаем, как работают гены и как на основе инструкций, записанных в генах, возникает все разнообразие жизненных форм, эволюция – это факт.

Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геномы человека, шимпанзе, мыши, кошки, собаки, дрозофилы, малярийного комара, риса и сотен других видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Мы можем сравнивать гены разных организмов и анализировать сходство и различия между ними. Мы можем изучать гены не только ныне живущих организмов, но и давно вымерших видов, используя следы ДНК в ископаемых остатках (Gugerli *et al*., 2005).

Сравнение генов разных видов дает ключ к построению единой родословной всего живого на Земле (Pennisi, 2008). В общих чертах эта родословная хорошо соответствует той, что была построена на основе сравнительно-анатомических и эмбриологических данных. Однако молекулярная генетика более точно описывает родственные связи между таксонами, и вот тут-то и выявляются самые интересные и неожиданные явления.

Последние 20 лет ознаменовались радикальным пересмотром всего родословного древа млекопитающих с использованием данных молекулярной генетики (Murphy *et al*., 2007). До этого филогенетическое древо выглядело вовсе не как древо, а как куст. Все его ветви – отряды – отходили от корня. Сейчас оно начинает приобретать вид древа – мы можем видеть на нем последовательные ветвления (рис. 4).

На этом древе теперь выделяются три главных ствола – афротерии (слоны, сирены, даманы, трубкозубы, златокроты и др.), неполнозубые (эндемики Южной Америки – броненосцы, ленивцы и муравьеды) и лавразиотерии (все остальные плацентарные млекопитающие). Эти три ствола образовались из-за раскола древнего материка Пангеи на Гондвану (Африка, Индия, Южная Америка, Антарктида и Австралия) и Лавразию (Евразия и Северная Америка). Гондвана затем раскололась на составляющие материки, причем первой откололась Африка. На этом изолированном континенте и развивался надотряд афротериев.

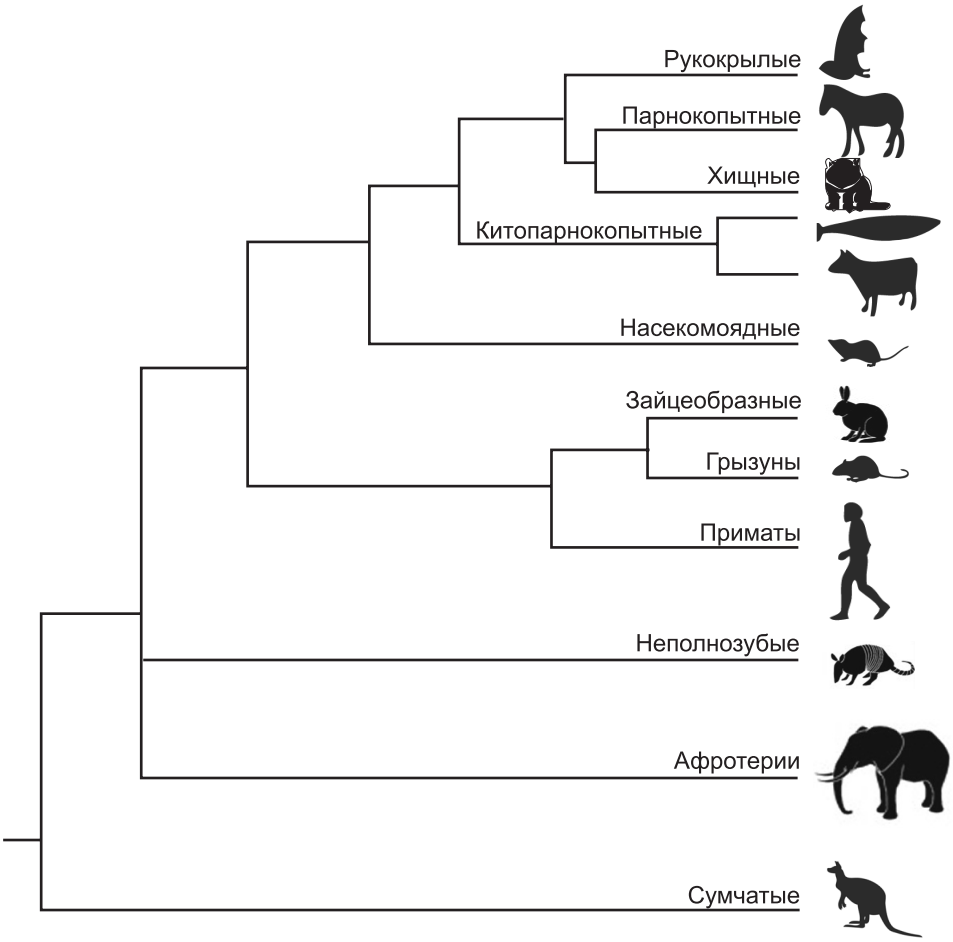


Рис. 4. Филогения млекопитающих, основанная на молекулярно-генетических данных.

Ствол лавразиотериев образует две ветви. Одна из них ведет к приматам, зайцеобразным и грызунам, а другая ветвится дальше на насекомоядных (кроты, ежи, землеройки) и хищно-копытно-рукокрылых. Как бы ни безумно выглядела последняя группа, ее общее происхождение убедительно подтверждается молекулярными данными. Более того, эти же данные показывают, что дальнейшее ветвление внутри этой группы происходило вовсе не так, как можно заключить из внешнего облика животных, ее составляющих.

Первыми отделились кито-парнокопытные. (Нет, это не опечатка. Именно так – кито-парнокопытные. В старом, домолекулярном, древе китов выводили прямо от корня куста млекопитающих. Сейчас оказалось, что ближайшим родственником китов является бегемот). Другая ветвь – пегасохищные – ветвится на непарнокопытных (лошади, тапиры, носороги), хищных (кошки, собаки, медведи, моржи и др.) и рукокрылых (летучие мыши). Порядок ветвления в пределах надотряда пегасохищных пока не вполне понятен, но есть указания на то, что первыми выделились рукокрылые, а уже потом произошло разделение непарнокопытных и хищных. Но что совершенно определенно, так это то, что последний общий предок лошади и кошки существовал позже (т. е. ближе к нашему времени), чем последний общий предок лошади и коровы.

Ранние и самые принципиальные этапы онтогенеза всех этих животных контролируются одним и тем же набором генов. Они определяют градиент распределения некоторых белков, участвующих в транскрипции, в клетках эмбрионов и тем самым детерминируют формирование основных осей тела: спинная–брюшная сторона, голова–хвост, левая–правая стороны. Они задают правила сегментации развивающихся зародышей, количество сегментов и их особенности: где возникнет голова, грудь, брюшко, на каком сегменте и какого типа конечности должны возникнуть.

В ходе эволюции несколько раз происходило удвоение количества генов, отвечающих за сегментацию тела. Это создавало возможность увеличения количества сегментов и общего усложнения организации за счет специализации каждого сегмента. Иногда эта возможность реализовывалась, иногда – нет. У членистоногих, которые более сложно организованы, чем черви, этих генов больше, чем у червей. У большинства позвоночных этих генов вчетверо больше, чем у членистоногих. По-видимому, и здесь увеличение количества генов сегментации создало возможность для их дальнейшей дивергенции и повлекло за собой усложнение организации. Однако у некоторых видов рыб этих генов вдвое, вчетверо больше, чем у большинства амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, и при этом они остаются рыбами, т. е. у них была возможность усложнения организации, но она осталась нереализованной.

Увеличение количества генов создает предпосылку для усложнения организации, но было бы большой ошибкой считать этот процесс основным механизмом эволюции. Новые органы и функции возникают постепенно под действием естественного отбора мутаций, каждая из которых лишь незначительно модифицирует проявление главных основных генов регуляторов онтогенеза (Кэрролл, 2007).

Змеи, птицы и млекопитающие отличаются по множеству признаков. Один из них – это количество и положение ребер. Ген, который индуцирует развитие грудной клетки у них (как и у всех остальных позвоночных), один и тот же – *Hox-8*, отличаются лишь его регуляторные элементы. Из-за этого у удава этот ген работает почти во всех клетках эмбриональной хорды, у курицы – в ее задней части, а у мыши – в передней. Поэтому у удава ребра образуются вдоль всего позвоночника, от головы почти до кончика хвоста, у курицы – ближе к хвосту, а у мыши – ближе к голове (Carroll, 2000).

На основе очень сходного набора генов в ходе эволюции возникло поразительное разнообразие форм и функций. Конкретные пути эволюционных преобразований только начинают открываться нам в исследованиях по биологии развития. Уже сейчас ясно, что в этих изменениях решающую роль сыграло опосредованное естественным отбором накопление малых мутаций в регуляторных областях генов, контролирующих ключевые этапы развития. Они модифицировали уровень транскрипции этих генов, время и место их включения и выключения, и это постепенно приводило к значительным изменениям в развитии.

Глава 15. Краткое повторение и заключение

В этой главе Дарвин написал пророческую фразу: «Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и мистером Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории» (Дарвин, 1991. С. 416). Именно так все и произошло. Сейчас, через 150 лет после того, как эти слова были написаны, взгляды Дарвина и Уоллеса на эволюцию стали общепринятыми, и это действительно привело к глубокому перевороту в биологии, и не только в ней.

Выдающийся биолог Ф. Добржанский сказал: «Биология приобретает смысл только в свете эволюции» (Dobzhansky, 1973). Эволюционная биология дает ключ к пониманию принципов, по которым устроена жизнь на Земле. Базируясь на знании эволюционной истории живых организмов и понимании процессов, которые определяют их наследственные изменения и приспособление друг к другу и окружающей среде, эволюционная биология дает объяснение всем биологическим явлениям: от молекулярных до биосферных. Она объясняет, как и почему ныне живущие организмы, включая нас самих, стали такими, какие они сейчас.

Автор выражает благодарность А.А. Торгашевой за помощь в подготовке статьи. Научно-популярный вариант этой статьи опубликован в журнале «Природа», № 3, 2009.

Литература

Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 373–400.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб: Наука, 1991.

Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И., Батлер М.Д. и др. Хромосомы и континенты // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 332–352.

Кропоткин П.А. Взаимопомощь как фактор эволюции. М.: Самообразование, 2007.

Кэрролл Л. Алиса в Стране чудес. Алиса в Зазеркалье М. Наука, 1990, 359 с.

Кэрролл С.Б. Эволюция на двух уровнях. О генах и формах // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 401–415.

Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.

Четвериков С.С. Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983.

Axenovich T.I., Rogatcheva M.B., Oda S. *et al*. Inheritance of male hybrid sterility in the house musk shrew (*Suncus murinus*, Insectivora, Soricidae) // Genome. 1998. V. 41. P. 825–831.

Borodin P. Chromosomes and Speciation // Biosphere Origin and Evolution / Eds N. Dobretsov, N. Kolchanov, A. Rozanov, G. Zavarzin. Springer, 2008. P. 315–325.

Carroll S.B. Endless forms: the evolution of gene regulation and morphological diversity // Cell. 2000. V. 101. P. 577–580.

Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859.

Darwin C. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871. 2 vols.

Dawkins R. The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution. Boston: Houghton Mifflin, 2004.

Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // The Amer. Biol. Teacher. 1973. V. 35. P. 125–129.

Grant P.R., Grant B.R. How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches. Princeton: Princeton Univ. Press, 2008.

Gugerli F., Parducci L., Petit R.J. Ancient plant DNA: review and prospects // New Phytol. 2005. V. 166. P. 409–418.

Herbers J.M. Darwin's 'one special difficulty': celebrating Darwin 200 // Biol. Lett. 2009. V. 5. P. 214–217.

Hosken D.J. More acclaim for Darwin's theory of sexual selection // Nature. 2009. V. 458. P. 831.

Irwin D.E., Irwin J.H., Price T.D. Ring species as bridges between microevolution and speciation // Genetica. 2001. V. 112/113. P. 223–243.

Jacobs G.H., Nathans J. The evolution of Primate color vision // Sci. Amer. 2009. V. 300. P. 56–63.

Johnson N.A. Speciation: Dobzhansky-Muller incompatibilities, dominance and gene interactions // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. P. 480–482.

Johnstone R.A. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 1995. V. 70. P. 1–65.

Lamb T.D., Collin S.P., Pugh E.N., Jr. Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup // Nat. Rev. Neurosci. 2007. V. 8. P. 960–976.

McGuffin P., Riley B., Plomin R. Genomics and behavior. Toward behavioral genomics // Science. 2001. V. 291. P. 1232–1249.

Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Vorgelegt in den Sitzungen vom 8 Februar und 8 März 1865. 1866.

Mertens G. Evolution, health and disease – Darwinian approaches to medicine // Acta Clin. Belg. 2009. V. 64. P. 2–6.

Mihola O., Trachtulec Z., Vlcek C. *et al*. A mouse speciation gene encodes a meiotic histone H3 methyltransferase // Science. 2009. V. 323. P. 373–375.

Murphy W.J., Pringle T.H., Crider T.A. *et al*. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny // Genome Res. 2007. V. 17. P. 413–421.

Nilsson D.E., Pelger S. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve // Proc. Biol. Sci. 1994. V. 256. P. 53–58.

Nosil P., Harmon L.J., Seehausen O. Ecological explanations for (incomplete) speciation // Trends Ecol. Evol. 2009. V. 24. P. 145–156.

Palumbi S.R. Speciation and the evolution of gamete recognition genes: pattern and process // Heredity. 2009. V. 102. P. 66–76.

Parker H.G., Kim L.V., Sutter N.B. *et al*. Genetic structure of the purebred domestic dog // Science. 2004. V. 304. P. 1160–1164.

Pennisi E. Evolution. Building the tree of life, genome by genome // Science. 2008. V. 320. P. 1716–1717.

Pomiankowski A., Iwasa Y. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 5106–5111.

Robinson G.E., Ben-Shahar Y. Social behavior and comparative genomics: new genes or new gene regulation? // Genes Brain Behav. 2002. V. 1. P. 197–203.

Salathe M., Kouyos R.D., Bonhoeffer S. The state of affairs in the kingdom of the Red Queen // Trends Ecol. Evol. 2008. V. 23. P. 439–445.

Stavenga D.G., Arikawa K. Evolution of color and vision of butterflies // Arthropod Struct. Dev. 2006. V. 35. P. 307–318.

Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model // BioEssays. 2009. V. 31. P. 349–360.

Zeder M.A., Emshwiller E., Smith B.D. *et al*. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology // Trends Genet. 2006. V. 22. P. 139–155.

Zimmer C. Evolution: The Triumph of an Idea. N.Y.: Harper Collins, 2001.

THE ORIGIN OF SPECIES. 150 YEARS LATER

P.M. Borodin

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia; Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia, e-mail: borodin@bionet.nsc.ru

Summary

This year we celebrate 200th anniversary of Charles Darwin and 150 years of the Origin of Species: the book of all time. It was conceived by Darwin in 1838 and first published 24th November 1859. Darwin referred to the book as «one long argument», the argument for evolution by means of natural selection of random hereditary variations. Re-reading this now, we cannot help wondering, how up-to-date it is, how well it fits to modern discoveries in various fields of science: genetics, developmental and molecular biology, geology, paleontology and historical geography. In this book we can replace the facts referred by Darwin with the facts obtained recently, but the logics of the book, its main inferences and implications will remain the same.

АКАДЕМИК СЕРГЕЙ ГЕОРГИЕВИЧ ИНГЕ-ВЕЧТОМОВ: 70 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 45 ЛЕТ НАУЧНОЙ И ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

4 апреля 2009 г. исполнилось 70 лет со дня рождения и 45 лет научной и педагогической деятельности лауреата Премии Ленинского комсомола, лауреата Премии правительства Российской Федерации, директора Санкт-Петербургского филиала ИОГен РАН, заведующего кафедрой генетики и селекции Санкт-Петербургского государственного университета, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ, академика РАН Сергея Георгиевича Инге-Вечтомова.

С.Г. Инге-Вечтомов – крупный ученый в области молекулярной и общей генетики, педагог высшей школы. Его работы по изучению генетического контроля синтеза белка, надежности и неоднозначности трансляции, в области генетики дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, прионов дрожжей, экологической генетики, генетической токсикологии, а также работы по истории генетики не только широко известны в стране, но и получили международное признание.

Сергей Георгиевич родился 4 апреля 1939 г. в Ленинграде в семье писателей. Как большинство его сверстников, Сергей очень рано лишился отца: Юрий (Георгий) Алексеевич Инге (1905–1941) погиб во время Таллинской операции Великой Отечественной войны. Мать Елена Андреевна Вечтомова (1907–1989) и сын стали опорой друг для друга. Они пережили блокаду и все военные и послевоенные годы жили в Ленинграде. Вся жизнь Сергея Георгиевича связана с Ленинградом (Санкт-Петербургом).

Сергей учился и окончил знаменитую в Ленинграде школу № 222 с углубленным

изучением немецкого языка (бывшую школу Святого Петра, сейчас она вновь называется «Петришуле» – это историческое название ей возвратили в 1991 г., а в этом году она отметила свое 300-летие).

С 1956 по 1961 гг. Сергей – студент Ленинградского государственного университета. В ЛГУ находится старейшая кафедра генетики в нашей стране, которая была основана Юрием Александровичем Филипченко ровно 90 лет назад, еще в 1919 г. С 1957 по 1971 гг. кафедрой генетики и селекции ЛГУ заведовал известный генетик Михаил Ефимович Лобашев. Будучи студентом, Сергей начинает научные исследования, и в 1961 г. выходит его первая научная работа в соавторстве с И.А. Захаровым. С 1961 по 1964 гг. С.Г. Инге-Вечтомов – аспирант кафедры генетики и селекции ЛГУ, а в 1965 г. он был зачислен на должность ассистента кафедры.

В 1967–1968 гг. С.Г. Инге-Вечтомов стажировался в Йельском университете (Нью-Хэйвен, Коннектикут) и в университете Беркли (Беркли, Калифорния), США. Надо отметить, что он был одним из первых советских студентов-генетиков, которым была позволена зарубежная стажировка после длительного перерыва, связанного с монополией Т.Д. Лысенко в биологии в СССР.

Основной и любимый объект исследований С.Г. Инге-Вечтомова – дрожжи. Кандидатскую диссертацию «Исследование прямых мутаций и реверсий по признаку потребности в аденине у дрожжей» он защитил в 1965 г. В 1972 г. он защищает докторскую диссертацию «Структура, функция и взаимодействие генов у дрожжей».

В 1969 г. С.Г. Инге-Вечтомов возглавляет лабораторию физиологической генетики ЛГУ. А в 1973 г. его избирают заведующим кафедрой генетики и селекции, заведующим отделом генетики БиНИИ СПбГУ (ЛГУ). Десять лет, с 1980 по 1989 гг., он был деканом биолого-почвенного факультета ЛГУ.

С 1974 по 1986 гг. (а фактически с 1972 г.) С.Г. Инге-Вечтомов занимался подготовкой и контролем за строительством Корпуса молекулярной генетики и молекулярной биологии ЛГУ, куда впоследствии переехал и Отдел генетики БиНИИ.

С 2001 г. – директор Научно-образовательного центра CRDF-Minobr «Молекулярно-биологические основы здоровья человека и окружающей среды Северо-Запада РФ», организованного в Санкт-Петербургском государственном университете, благодаря гранту CRDF. С 2005 г. – директор Санкт-Петербургского филиала Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, организованного на базе кафедры генетики и селекции СПбГУ.

Но основной его заботой и гордостью была и остается кафедра генетики и селекции ЛГУ.

Ученое звание профессора С.Г. Инге-Вечтомову было присвоено в 1975 г. В 1987 г. он избирается членом-корреспондентом АН СССР, а в 2003 г. – академиком Российской академии наук. С 1999 г. он – заслуженный деятель науки РФ. В 2002 г. был избран иностранным членом АН Литвы.

Следует отметить, что Сергей Георгиевич обладает редким даром – сочетанием талантов крупного ученого и организатора науки, блестящего педагога и просветителя.

С.Г. Инге-Вечтомов с 1989 г. является заместителем председателя Президиума Санкт-Петербургского научного центра Российской академии наук (СПбНЦ РАН); входит также в состав президиума Совета по генетике и селекции РАН, а в 2007 г. избран его председателем. Председатель Междисциплинарного координационного совета СПбНЦ РАН с 1990 по 2008 гг. и входящего в него Объединенного научного совета «Экология и природные ресурсы» с 1990 г. по сей день.

Сергей Георгиевич неоднократно избирался вице-президентом Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. В 1992 г. он занял пост президента Вавиловского общества генетиков и селекционеров на период до 2004 г.

За цикл публикаций «Структура и функция гена в системе генотипа» в 1973 г. С.Г. Инге-Вечтомову была присуждена Премия им. Ленинского комсомола. Он удостоен премии Ленинградского государственного университета 1986 г. за учебное пособие «Введение в молекулярную генетику» (1983), почетной грамоты и премии Санкт-Петербургского государственного университета 1995 г. «За высокое педагогическое мастерство».

В 1989 г. в издательстве «Высшая школа» вышел его учебник «Генетика с основами селекции» для студентов биологических специальностей университетов, который по праву встал в один ряд с отечественными учебниками по генетике, написанными М.Е. Лобашевым, Н.П. Дубининым, С.М. Гершензоном. В 1998 г. премией Правительства Российской Федерации была отмечена серия учебников по генетике для студентов биологических специальностей высших учебных заведений под редакцией С.Г. Инге-Вечтомова [в составе авторского коллектива: С.Г. Инге-Вечтомов «Генетика с основами селекции» (1989), В.Г. Смирнов «Цитогенетика» (1991), Л.З. Кайданов «Генетика популяций» (1996)].

Всего С.Г. Инге-Вечтомов опубликовал более 250 печатных работ в отечественных и международных изданиях, в том числе учебники и учебные пособия для университетов: «Введение в молекулярную генетику» (1983), «Генетика с основами селекции» (1989), «Частная генетика дрожжей-сахаромицетов» совместно с Т.С. Карповой (1993), а также монографию «Генетический контроль синтеза белка» (1988) совместно с М.Д. Тер-Аванесяном.

Сергей Георгиевич много сил и энергии отдает издательской и просветительской деятельности. Он входил в состав редколлегий отечественных и зарубежных научных журналов и периодических изданий: «Генетика» (1973–1978), «Успехи современной генетики» (1976–1987), «Журнал общей биологии» (1989–1999), «Природа» (1989–1991), «Current Genetics» (1982–1984), «IUBMB Life» (2001–2006). Сейчас он главный редактор научных изданий: «Исследования по генетике» (с 1974 г.), «Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия биологии» (с 1992 г.), «Экологическая генетика» (с 2003 г.). Он член редколлегий журналов «Информационный вестник ВОГиС» (с 1997 г.), «Физиологический журнал им. И.М. Сеченова» (с 2000 г.), «Вопросы истории естествознания и техники» (с 2005 г.).

Огромно число его студентов, для которых он стал учителем.

Сергей Георгиевич подготовил 45 кандидатов и 5 докторов наук.

Дочь и сын, да четверо внуков.

Это не итог, это результат к 70.

Жизнь продолжается.

В.К. Шумный, Н.А. Колчанов, И.К. Захаров

Журнал «Информационный вестник ВОГиС» включен ВАК Минобрнауки России в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата наук (по биологическим наукам, на соискание доктора наук). (Редакция, апрель 2008 г.: http:\\vak.ed.gov.ru)

Журнал «Информационный вестник ВОГиС» включен в федеральный почтовый Объединенный каталог «ПРЕССА РОССИИ». Персональный подписной индекс № 42153.

Отредактировано и подготовлено к печати
в редакционно-издательском отделе ИЦиГ СО РАН

Редакторы: А.А. Ончукова, И.Ю. Ануфриева
Дизайн: А.В. Харкевич
Компьютерная графика: А.В. Харкевич, Т.Б. Коняхина
Компьютерная верстка: Т.Б. Коняхина, Н.С. Глазкова

Подписано в печать 1.06.2009 г.
Формат бумаги 60×84 1/8. Усл.-печ. л. 30,1. Уч.-изд. л. 28,5
Тираж 600. Заказ 173.

Отпечатано в типографии ГУ «Издательство СО РАН»
630090, Новосибирск, Морской проспект, 2