

## РОЛЬ ИЗМЕРЕНИЙ В ИССЛЕДОВАНИИ СООБЩЕСТВ ОРГАНИЗМОВ

*О.В. Трапезов*

Наши первоначальные представления об окружающем мире, числе и форме относятся к очень отдаленной эпохе – древнему каменному веку, палеолиту. На протяжении десятков тысячелетий этой эпохи люди жили в пещерах, в условиях, мало отличавшихся от условий жизни животных, и их энергия уходила преимущественно на добывание пищи простейшим способом – ее собиранием, где только это было возможно. В это время формируются первые протознания с дихотомическими, оценочными классификационными схемами. Все объекты окружающего мира разделяются на полезные и вредные, съедобные и несъедобные, на жертв и хищников. Пища делится на свежую и испорченную, сырую и приготовленную на огне, влажную и сухую. В этих начальных классификациях выражаются первые знания о важных свойствах окружающего мира. Они приобретаются через опыт многих поколений и большой ценой, так как даже неумение отличить съедобное от несъедобного угрожает самой жизни. Наблюдения за больными и умирающими поставляют сведения физиологического характера о дыхании, сердцебиении, крови, температуре тела. Возникает представление о живом и мертвом. Из практического опыта человеку становится ясно и то, что, используя огонь, можно значительно улучшить утилитарные качества пищи.

Люди изготавливали орудия для охоты и рыболовства, выработывали язык общения друг с другом, а в эпоху позднего палеолита украшали свое существование, создавая произведения искусства – статуэтки и рисунки. В пещерах Испании и Франции найдены рисунки, выполненные охрой. Первобытный художник эпохи палеолита нарисовал стоящих и бегущих бизонов, мамонтов, носорогов. По рисункам в пещере Альтамира можно точно определить, что древний художник изобразил самца благородного, а не северного оленя, а в пещере Комбареля удалось установить, какой

из подвидов горного козла – альпийский или пиренейский – обитал в то время на юге Франции. Благодаря рисункам первобытного художника обнаружен также значительный половой диморфизм в окраске истребленного человеком тура. Лаконично и вдохновенно переданы образы диких зверей. Возможно, рисунки в пещерах, созданные 15–32 тыс. лет назад, имели ритуальное значение, но, несомненно, в них проявляется замечательное чувство формы.

Пока люди не перешли от простого собирания пищи к ее производству, от охоты и рыболовства к земледелию и животноводству, они мало продвинулись в понимании числовых величин и пространственных отношений. Лишь когда произошел этот фундаментальный перелом, когда пассивное отношение к природе сменилось активным, человечество вступило в новый каменный век, неолит.

Это великое событие в истории человечества произошло примерно 10–15 тыс. лет назад, когда ледяной покров в Северном полушарии начал таять и уступать место лесам и степям. Постепенно прекращались кочевые странствия в поисках пищи. Рыболовство и охота уже не обеспечивали людей, численность которых росла, необходимым питанием и все больше вытеснялись первобытным земледелием и животноводством. Излишки урожая запасались на зиму и на случай неурожая. Земледельцы, оставаясь на одном месте, пока почва сохраняла плодородие, строили жилища, рассчитанные на более долгие сроки. Для защиты от непогоды, врагов и хищников стали возникать поселения. Археологические раскопки неолитических поселений дали возможность увидеть, как постепенно развивались простейшие ремесла – гончарное, ткацкое и плотницкое. Вокруг поселений начала складываться синантропная флора и фауна. Между поселениями возникали тесные и обширные торговые связи, развитие которых в эпоху позднего неолита сильно стимулировало открытие техники выплавки меди и бронзы и изготовление сначала медных, а затем и бронзовых орудий труда и оружия.

Совершались открытия, были изобретены гончарный круг и тележное колесо. Развитие ремесел и торговли содействовало возникновению понятия числа. Обжигая и раскрашивая глиняные сосуды, изготавливая циновки, корзины и ткани, человек неолита вырабатывал представления о плоскостных и пространственных отношениях. Все эти замечательные новшества возникали лишь в пределах той или иной зоны и не всегда распространялись за ее пределы (например, индейцы узнали о существовании колеса лишь после прихода европейцев). Появление новшеств, в свою очередь, содействовало дальнейшему становлению языков и их

эволюции. Слова существовавших языков выражали представления о вполне конкретных вещах и весьма немногочисленные абстрактные понятия, но языки уже имели определенный запас слов для обозначения простых объектов и некоторых пространственных образов.

Культовые обряды наполнялись магией, магический элемент вошел в состав складывающихся числовых и геометрических представлений, проявляясь в скульптуре, музыке, рисунке. Уже существовали магические числа 3, 4, 7 и магические фигуры, такие, например, как пятиконечная звезда и свастика. Некоторые исследователи даже считают, что эта сторона математики играла решающую роль в ее развитии [1].

И уже в каменном веке, т.е. десятки тысяч лет назад, располагая еще ограниченным запасом слов, человек стал задумываться о том, каким образом подобное рождает подобное. Способность живых организмов передавать свои свойства потомству была настолько очевидной, что это несомненно стало одним из первых научных наблюдений человека. Именно осознание того факта, что существует наследственность и что возможно селективное скрещивание, позволило человеку уже в неолите вывести от диких прототипов некоторых из разводимых ныне домашних животных и некоторые культурные растения. Так, предки майя, не зная основ современной селекции и генетики, вывели культурный вид хлопчатника, удвоив количество его хромосом. Позднее хунны, саки и другие кочевники Великой Степи выводили высокопородистых лошадей-скакунов и иноходцев. Уже в те времена бонитировка лошадей была разработана детально: у предков казахов и башкир было 22 наименования для лошадей по полу, возрасту и породе. А североамериканские индейцы приручили одичавших испанских мустангов и освоили прерии менее чем за 60 лет [2]. Практические навыки и умения, накопленные за тысячелетнюю практику разведения, передавались из поколения в поколение в виде магических или религиозных обрядов.

Древнейшие правила и предписания для отбора и подбора животных не претерпели существенных изменений вплоть до начала XIX в. Поэтому справедливости ради следует сказать, что появление методов разведения, направленных на создание определенных типов и пород сельскохозяйственных животных, значительно опередило первые генетические открытия.

Становление современных селекционных приемов в Европе датируется концом XVIII в. Создателями этих приемов были англичанин У.Бэквелл и его ученики братья Фр. и С. Коллинги. Некоторые из выведенных ими пород сохранились и играют заметную роль в современной селек-

ции, но методы разведения, которыми они пользовались, точно не известны, так как составляли *профессиональную тайну*. Можно допустить, что эти методы с регистрацией лучших животных в родословных книгах опирались на практические наблюдения и гениальную интуицию.

\* \* \*

Отбор использовался человеком в растениеводстве и животноводстве с незапамятных времен. Но только Ч.Дарвин своим учением об искусственном и естественном отборе заложил фундамент теории современной селекции. Разделив изменчивость на ненаследственную и наследственную и показав исключительную роль последней в качестве материала, на котором отбор создает новые формы организмов, Дарвин впервые поставил селекцию на строго научную основу. При этом он опирался на богатейшую селекционную практику Англии, к тому времени одной из наиболее развитых стран в области сельского хозяйства. Дарвин показал, что отбор базируется на наследственных изменениях организмов. На основе существующей изменчивости можно произвести отбор необходимых для селекции особей. Поэтому закономерности наследования признаков и свойств, их формирования в процессе индивидуального развития организма, закономерности наследственной изменчивости составляют фундамент современной теории селекции. И до сих пор справедливы слова замечательного зоотехника и отечественного классика теории селекции животных П.Н.Кулешова, который еще в 1932 г. писал: “Решительное привлечение дарвинизма в качестве основного принципа построения системы племенного дела должно дать результаты, которые нам сейчас так необходимы” [3].

Дарвин не создавал эволюционного учения, как часто и необоснованно считают. Деятельность Дарвина и его знаменитый труд “Происхождение видов путем естественного отбора” (1859 г.) не должны заслонять долгую и богатую событиями историю трансформизма – историю, которая началась до Дарвина, продолжалась после него и, несомненно, не закончилась и по сей день. Эволюционизм *эволюционирует*. Сам Дарвин прекрасно об этом знал и засвидетельствовал это в “Историческом очерке”, предпосланном “Происхождению видов...”. Гениальность этого исследователя состоит в том, что он увидел в природе *принцип естественного отбора*, проявившийся в происхождении видов.

Почему эволюционная теория Дарвина, в противоположность теории Ламарка, увидевшей свет на 50 лет раньше, получила поразительно быстрое и широкое распространение? Ведь она, как и теория

Ламарка, не имела прямых доказательств. Дело в том, что теория Дарвина объясняла малопонятные явления через более понятные, доступные эмпирической проверке. Логика дарвиновской теории основывалась на наблюдениях и выводах. Главные наблюдения были почерпнуты из практики селекционеров, а кроме того, очень важное наблюдение Дарвин обнаружил в работе английского экономиста Т. Мальтуса “Опыт о законе народонаселения, как его воздействиях на будущее улучшение общества” [4], изданной еще в 1798 г. Мальтус перенес известные количественные соотношения, имеющие место в живой природе, на общество. Число людей (население) растет в геометрической прогрессии:  $1+2+4+8+16+32$  и т.д., а средства существования, которые дает земля, – в арифметической:  $1+2+3+4+5+6$  и т.д. Разница очевидная и устрашающая: неизбежно должно наступить “абсолютное перенаселение”, что обязательно приведет к борьбе за пищевые ресурсы. Свой вывод Мальтус объявил “естественным законом”, выразив рост популяций при отсутствии лимитирующих факторов дифференциальным уравнением. В современном виде уравнение геометрического роста населения выглядит так:  $dN/dt = bN$ , где  $N$  – размер популяций в любое время  $t$ , а  $b$  – прирост популяции (разница между уровнями рождаемости и смертности). Впоследствии математический генетик Р. Фишер назовет коэффициент  $b$  параметром Мальтуса.

Кривая Мальтуса означала физикализацию биологии и социологии, так как оперировала идеальными объектами. Работа Мальтуса дала толчок теоретическим исследованиям в области демографии, что, в свою очередь, заложило основы генетики популяций. Следуя Мальтусу, бельгийский математик А. Кэтле в 1835 г. опубликовал труд по так называемой социальной физике, полагая, что все должны стремиться к ньютоновскому идеалу. Кэтле попытался реализовать в кривой геометрического роста кривую нормального распределения, в центре которой находится “средний”, или “нормальный”, человек. В 1838 г. ученик Кэтле П. Ф. Ферхюльст сформулировал уравнение логистического популяционного роста, впоследствии названное им логистической кривой. Он также высказал предположение, что лимитирующие факторы среды не действуют постоянно, первые фазы роста популяций должны подчиняться геометрической прогрессии.

И все же мы должны помнить, что упомянутые выше измерения и логические рассуждения восходят к давним идеям баланса и экономии природы, которые, быть может, впервые сформулировал Платон в “Тимее”, а потом

многие мыслители лишь повторяли в разных формах. В 1588 г. В.Ботеро высказал предположение, что население может расти в геометрической прогрессии и удваиваться через определенные интервалы времени. В 1662 г. Дж.Граунт вычислил, что население Лондона удваивается каждые 64 года. В 1713 г. У.Дирхем опубликовал труд под названием “Физикогеология”, где употребил термин “баланс природы” и сделал вывод о популяционном росте всего живого, включая людей, в геометрической прогрессии, которая не реализуется в полной мере, так как земное пространство неспособно поддержать экспоненциальный рост всех видов.

Именно эти закономерности, открытые при изучении человеческих и животных популяций, помогли Дарвину понять смысл соотношения между огромным числом зародышей и гораздо меньшим числом выживших существ. Сама же история создания дарвиновской теории демонстрирует, как непосредственное наблюдение и измерение отношения эмпирических чисел могут привести к великому открытию, составившему целую эпоху в развитии науки.

У Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора в качестве причины эволюции. Поэтому с целью проверки теории он обратился к аналогии, или модели, – искусственному отбору. Искусственный отбор, как и вся деятельность в области доместикации, выполнял роль полигона, на котором шла проверка теории естественного отбора [5]. Впервые об аналогии между порообразованием в животноводстве и эволюцией в дикой природе Дарвин заявляет 16 декабря 1838 г. Он пишет: “Самая замечательная часть в моей теории состоит в том, что одомашнированные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее” [6]. В середине 1839 г. Дарвин изучает “Садоводческие труды”. Пометки на полях свидетельствуют о том, что он ищет и находит аналогии между естественным и искусственным отбором [7].

То, что Дарвин рассматривал искусственный отбор в качестве модели действия естественного отбора, свидетельствует о значимости селекционно-доместикационных исследований в формировании теории эволюции. Таким образом, именно Дарвину удалось положить начало использованию эксперимента в эволюционной биологии. “По современным стандартам Дарвин не может считаться первоклассным экспериментатором, – делает оговорку эволюционист Ф.Добржанский, – но вряд ли можно отрицать то, что эксперимент составил интегральную часть его научного метода” [8].

После того как эволюционные воззрения Ламарка и других эволюционистов в Европе долго игнорировались, книга Дарвина “Происхождение видов...” была раскуплена в тот же день, когда появилась на прилавках, – 24 ноября 1859 г. Высказанные в ней идеи вызвали широкую дискуссию. “Все хорошо известные додарвиновские теории, – пишет Т.Кун, – а именно теории Ламарка, Чемберса, Спенсера и немецких натурфилософов, представляли эволюцию как целенаправленный процесс: каждая новая стадия эволюционного развития была более совершенной реализацией плана, который существовал с самого начала” [9]. Дарвин же предложил концепцию эволюции как процесса, отражающего *необходимость выживания*.

Наиболее трудный аспект теории Дарвина – то, что естественный отбор, проистекающий из простой конкурентной борьбы за выживание между организмами, смог вместе с высокоразвитыми животными и растениями создать человека. Это вызвало еще более ожесточенную дискуссию. В 1860 г. в Оксфорде состоялся в знаменитый публичный диспут между Т.Хаксли и епископом Уилберфорским, резко критиковавшим теорию Дарвина, особенно теорию происхождения человека. Концепция эволюции путем естественного отбора стала новой идеей – парадигмой в том смысле, как это понимает Т.Кун, она пришла на смену идее сотворения и первоначально нашла поддержку лишь у небольшой части ученых.

Опровергнуть теорию Дарвина возможно было только на основе более совершенных наблюдений и рассуждений. И попытка представить такое рассуждение была сделана, она получила название “кошмар Дженкина”. В 1867 г. английский математик Ф.Дженкин обнаружил, что в дарвиновской схеме эволюционной дивергенции (расхождения) признака не учитывалась возможность скрещивания между разошедшимися ветвями, которое должно было всю начавшуюся дивергенцию свести на нет. Ход рассуждений Дженкина был прост. Возникшее случайное наследственное изменение, которое должно быть поддержано отбором, всегда единично. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми наследственными изменениями и оставления ими потомства чрезвычайно мала. Поэтому если один из родителей имеет признак  $A$ , то у его детей количественное выражение признака будет  $A/2$ , у внуков –  $A/4$ , у правнуков –  $A/8$  и т.д., т.е. произойдет “растворение признаков в скрещивании”. Между тем и Дарвину, и подавляющему большинству ученых наследственность тогда представлялась слитной, как бы бесконечно делимой жидкостью, неким аналогом крови (к этому, в сущности, и сводилась гипотеза “пан-

генезиса”, предложенная Дарвином для объяснения наследственности). Поэтому математические выкладки Дженкина поколебали уверенность во всемогуществе творческой роли отбора даже у самого Дарвина.

Надо сказать, что ряд практических наблюдений могли послужить аргументами против доводов математика Дженкина относительно “растворения признаков в скрещивании”. Например, у членов королевского семейства Бурбонов на носу была характерная горбинка, которая не “растворялась”, а сохранялась даже в восьмом поколении. А ведь если бы были справедливы расчеты Дженкина, она должна была бы уменьшиться в 128 раз. У четырнадцатого по счету поколений английского герцога Шрюсбери, как и у основоположника рода за 500 лет до этого, были сросшиеся первые и вторые фаланги пальцев рук. Но эти, как и множество других подобных фактов, оставались вне внимания.

И все же трудность обоснования теории Дарвина была в принципе преодолима: ей всего лишь не хватало *математических измерений на генетической основе*. Генетические представления позволили уже математически объяснить, что “кошмар Дженкина” рассеялся. Этому способствовала работа Г.Менделя, показавшего бинарную дискретность единиц наследственности и тем самым несостоятельность прежних представлений о “слитности” наследственности. По Менделю, мутация не “растворяется”, она будет сохраняться в популяции благодаря механизму мейоза достаточно длительно в рецессивном состоянии, а затем снова проявится в гомозиготном состоянии.

Почему Мендель допускал бинарное кодирование признака – по принципу двоичности? Вероятнее всего, это объясняется влиянием школы знаменитого физика Х.Доплера, на чьей кафедре Мендель работал помощником ассистента в течение семи лет. Именно поэтому есть основание считать, что бинарная комбинаторика ( $AaBbCc$  и  $aabbcc$ ) и математические вероятностные варианты (3:1, 9:3:3:1) возникли в уме у Менделя еще до экспериментов с горохом. А в опытах по скрещиванию гороха, которые Мендель проводил в крохотном –  $35 \times 7$  м – палисаднике под окнами монастырской трапезной, он всего лишь проверял свою гипотезу на большом количестве наблюдений. Это позволило Менделю предсказывать поведение гибридов и характер расщепления во втором и третьем поколениях. Гармония, которую удалось выстроить из хаоса фактов, убеждала ученого во всеобщем характере найденных им закономерностей.

В феврале и марте 1865 г. на двух заседаниях Брюннского Общества естествоиспытателей священник Мендель, сочетавший обязанности духовного лица с преподаванием физики и природоведения в местном



реальном училище, доложил результаты своих восьмилетних опытов по наследованию признаков у культурных растений. Доклад назывался “Опыты над растительными помесями”, в том же году он был опубликован в малочитаемом журнале “Труды Общества естествоиспытателей Брюнна”. В конце декабря 1866 г. вышел в свет том “Трудов” Менделя с конспектом доклада. Этот том попал в 120 библиотек университетов и обществ естествоиспытателей Вены, Праги, Берлина, Мюнхена, Лондона, Парижа, Санкт-Петербурга, Филадельфии, Нью-Йорка. Еще 40 оттисков своей статьи Мендель разослал друзьям и крупным исследователям-ботаникам. Но только три экземпляра были прочитаны, а ответ автор получил лишь от профессора мюнхенского университета К.В.Нэгели. Знаменитый ботаник посоветовал Менделю проверить опыты на других видах. К огромному сожалению, Мендель не отправил оттиска единственному из коллег, который более чем другие способен был понять его, – Дарвину. Дарвин же и не подозревал, каков принцип действия генетических механизмов, иначе его теория естественного отбора получила бы подтверждение с совершенно новой стороны.

При жизни работа Менделя была оценена только двумя исследователями. Первый – Г.Н. фон Майендорф, секретарь Брюннского общества естествоиспытателей, натуралист и математик, чьи схемы долго жили в учебниках биологии. Вторым, кто оценил Менделя как ученого еще при жизни, в 1875 г., был академик Петербургской академии наук ботаник И.Ф.Шмальгаузен. Остальными же работа Менделя была воспринята весьма прохладно, так как постулируемые автором универсальные закономерности наследования требовали подтверждения на других видах. И только в 1900 г., спустя 16 лет после смерти ученого его открытия были экспериментально подтверждены тремя исследователями: голландским ботаником и эволюционистом Г. де Фризом, молодым доцентом университета немецкого города Тюбингена К.Корренсом и австрийским ботаником Э.Ч. фон Зейссенгом, который в том же 1900 г. закончил такую же работу и послал ее в те же “Известия Германского ботанического общества”. Мендель лишил славы первооткрывателя не только их, но и англичанина У.Бэтсона, выявившего механизм наследования в опытах по скрещиванию животных.

Историко-научные изыскания показали, что труд Менделя не был вовсе уж не известен ботаникам. Даже “переоткрыватели” де Фриз и Корренс знали о нем задолго до 1900 г., но не сразу поняли его и оценили. Гибридологические опыты де Фриз начал в начале 1900-х годов,

а в середине того десятилетия он узнал о работе Менделя. Голландский историк науки О.Мейер допускает, что это было “чтение без понимания” [10].

В первых строках своей работы Мендель пишет о “поразительной красоте” соотношений в потомстве гибридов. Он верил, что открыл всеобщий закон, в основе которого лежат взаимодействия невидимых дискретных наследственных факторов. Закономерности, открытые Менделем, согласовывались с интуитивными представлениями Пифагора о высшем начале природы, в основе которого лежат рациональные принципы. Пифагор, живший в VI в. до н.э., первым указал на духовную подоплеку природного бытия: мир создан числом, а число есть нематериальная, неосязаемая реальность. Все мироздание представлялось ему как некий живой целостный организм, подчиненный сложнейшим и тончайшим математическим закономерностям.

\* \* \*

Теория селекции (отбора) – это прикладная область эволюционного учения, а конкретнее, современной синтетической теории эволюции. Она предполагает не только глубокие знания в области зоотехнической практики, генетики и популяционной биологии, но и свободное ориентирование в методах биологической статистики, знание достижений зоологии и ботаники, экологии и биогеографии, эмбриологии и биоценологии, физиологии и палеонтологии [11]. Теория и практика селекции животных, если говорить о генетической стороне, развиваются на основе учета и использования трех компонентов: *генотипической изменчивости, наследственности и отбора*. В настоящее время известно более 30 форм отбора. Однако в современной селекционной литературе выделяется только три основные формы: 1) *направленный, или движущий*, отбор, способствующий непрерывному изменению признака в определенном направлении; 2) *дизруптивный, или раскалывающий*, отбор, приводящий к закреплению крайних значений признака; 3) *стабилизирующий* отбор, обеспечивающий сохранение среднего значения признака.

Искусственный отбор для Дарвина был моделью естественного отбора в природе. “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 “отбор” (selection). Ч.Дарвин по этому поводу

писал следующее: “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” [12].

Под воздействием исследований, проводившихся животноводами, Дарвин начал отказываться от эссенциализма, все больше склоняясь к популяционному мышлению [13]. В середине 1838 г. он изучает труды по разведению животных, написанные Дж. Себрайтом и Дж. Уилкинсом, и отмечает: “Сэр Джон Себрайт, один из самых искусных заводчиков, говорил относительно голубей, что он берется произвести какое угодно перо в *три года*, но что ему потребуется *шесть лет*, чтобы получить желаемую форму головы или клюва” [14]. Эти выводы Дарвин будет использовать при анализе формообразования на вьюрках Галапагосских островов. “Клюв у птиц, – напишет он, – является настолько постоянным признаком, что большинство систематиков основывают свои деления на этом признаке. Тем не менее размер этого признака может сильно варьировать. Я видел в Британском музее три экземпляра кедровки (*Nucifraga*) с клювами, заметно различающимися по длине. Я видел также галапагосского поползня (*Sitta*), у которого клюв варьирует таким же образом” [15]. “Число перьев у лебедей и у многих короткохвостых птиц варьирует от 10 до 16” [16].

Отбор на основе альтернативных признаков особей, принадлежащих к одной популяции, рассматривается как отбор двух или более *особей*, различающихся по своей конституции. Поскольку именно так представлял себе отбор Дарвин, этот тип отбора называют *дарвиновским отбором*.

В 1838 г. в “Четвертой записной книжке” Дарвин проводит аналогию между естественным и искусственным отбором: “Имеется превосходная (“beautiful”) часть моей теории, говорящая о том, что одомашненные расы живых существ создаются точно таким же образом, как и виды, но последние гораздо более совершенно и бесконечно медленнее” [17].

Концепция Дарвина в своей изначальной форме сейчас настолько общепринята, что довольно трудно рассматривать как эволюционный, так

и селекционный процесс, не пользуясь таким понятием, как “отбор желательных признаков и благоприятных генов”.

Отличие естественного отбора от искусственного состоит в следующем. Во-первых, естественный отбор всегда направлен на усиление приспособленности как отдельной особи, так и всей популяции в целом, в то время как искусственный отбор выводит признак за пределы биологического оптимума. Во-вторых, естественный отбор не предопределен, не направлен заранее к какой-то цели. В-третьих, скорость работы селекционера сравнительно высока, но в естественном отборе присутствует то, о чем селекционер не может даже и мечтать: он действует практически неограниченное время, и количество вовлеченных в него особей неисчислимо.

\* \* \*

Если мы хотим проверить тезис о всеильности отбора и научиться измерять его творческие возможности, то следует совершить небольшой экскурс в генетику количественных признаков.

Наименьшей единицей селекции является *признак*. Что это такое? Совокупность особей определенного вида животных, сосредоточенных на ферме, в той или иной мере изолированной от других ферм, где разводится тот же вид, составляет промышленную популяцию животных. Каждая популяция состоит из разнообразных, т.е. отличающихся друг от друга, особей. Это разнообразие характеризуется теми или иными особенностями организма – признаками. Признак – это любая фенотипическая особенность организма, по которой можно различить две особи. Признаки находятся под контролем генотипа и окружающей среды. Они могут отражать молекулярный, клеточный или органный уровни, включать в себя морфологические, физиологические, гормональные, биохимические или поведенческие характеристики. Они могут обладать разным размахом изменчивости, в большей или меньшей степени обуславливаться генотипом, по-разному отражать условия окружающей среды, вносить тот или иной вклад в приспособленность. Признак называют *вариабельным*, если существуют качественные или количественные различия между особями в степени его выраженности.

Наличие в популяции нескольких качественно различающихся вариантов признака называют *полиморфизмом* (лат. – многоформность). Полиморфизм, или, другими словами, любое разнообразие форм одного и того же вида, – одно из наиболее универсальных явлений жизни. Это и различия в окраске цветков розы, и красная и черная формы двухточеч-

ной 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 правшой. В популяционно-генетической и селекционной литературе критерием полиморфизма принято считать присутствие в популяции наиболее редкой формы с частотой  $\geq 5\%$ .

В общей теории систем полиморфизм имеет свою противоположность – *изоморфизм* (сходство, соответствие, симметрия, непротиворечивость или *равноформенность*) [18]. Полиморфизм имеет место в любой системе объектов. С точки зрения общей теории систем полиморфизм, или множественность форм, представляет собой общее свойство материи [19]. 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 составляющих их элементов. Вскоре это понятие перекочевало в другие области знания и стало определяться как *сходство* довольно высокой степени, главным образом по морфологическим признакам (например, морозные узоры на окне напоминают растения). Изоморфные картины приводят к одним и тем же результатам во всем, что касается наблюдаемых фактов.

Изоморфизм возникает на основе *параллелизма* и *конвергенции*. Параллелизм представляет собой сходство на основе родства (таково, например, изоморфное сходство близнецов). Конвергенция – это внешнее сходство организмов, возникшее вследствие одинаковых условий существования (например, в водной среде; таково сходство между сельдевой акулой и дельфином).

Само существование качественно различных объектов в системе приводит их к той или иной полиморфизации. И такая полиморфизация из-за системных запретов и разрешений сопровождается, как ни парадоксально, изоморфизацией. И потому было бы грубой методологической ошибкой преувеличивать или преуменьшать значение одного из этих феноменов, например полиморфизма, за счет принижения или превознесения другого – изоморфизма. Указанные обстоятельства обуславливают

необходимость детального, как и в случае с полиморфизмом, изучения изоморфизма. Обобщенное учение об изоморфизме легло в основу представления о биоизоморфизме, развитого географом и эволюционистом Л.С.Бергом в его номогенетической теории эволюции на основе закономерностей [20].

\* \* \*

В популяционных исследованиях принято различать *качественные* и *количественные* признаки. К качественным признакам могут быть отнесены окраска меха, глаз, форма некоторых органов. Такие признаки обозначаются номером или названием. Например, окраска меха у норок: белая, жемчужная, сапфир, алеутская – представляют собой качественные признаки. Но применяя колориметрический метод, внутри каждой окраски можно получить цветовые гаммы от более светлой до более темной и дать количественную оценку интенсивности окрашивания.

Качественные варианты признака называют по-разному: *вариациями*, *морфами*, *фенотипами* и т.д. Фенотип представляет собой продукт работы генотипа в конкретных условиях среды. Нередко сложные фенотипы дробят на элементарные качественные признаки – *фены*.

Качественный признак контролируется одним-двумя *локусами* с малым числом *аллелей* в каждом, что позволяет применить к ним классический гибридологический анализ. Лocus – это локальный участок ДНК, где располагается ген, кодирующий конкретный признак. Аллель, по генетическому определению, – форма состояния гена, как нормальная, так и измененная вследствие мутации. В частной генетике окраски пушных зверей аллель будет означать особь, несущую такой признак. Аллели, происходящие из одного и того же локуса, составляют *серию множественных аллелей*. Например, специалист по генетике окраски меха у норок, одним словом “крестовка” обозначит аллельную принадлежность данной мутации окраски к серии множественных аллелей локуса Black cross: ( $S^H > S^K > S > S^R > +$ ).

Подобное описание аллелей в природных популяциях лисиц было проделано нашими соотечественниками очень давно, когда даже слов “популяция” и “полиморфизм” еще никто не знал.

3 августа 1784 г. в Русской Америке на о. Кадьяк купец Г.И.Шелихов основал в гавани Трех Святителей первое русское поселение, а 8 июля 1799 г. по инициативе иркутских купцов и при поддержке правительства было создано крупное купеческое объединение – Россий-

ско-Американская компания (РАК). Через пять лет на о. Ситха закладывается православный храм и основывается административный центр Русской Америки – Ново-Архангельск.

В ноябре 1817 г. на о. Ситха прибывает новый правитель ново-архангельской конторы Российско-Американской компании – будущий член-корреспондент Санкт-Петербургской академии наук К.Т.Хлебников. Исполняя днем административные обязанности, по вечерам он заносит в рукописную “Особую тетрадь” данные о добыче пушнины на Аляске и прилегающих островах: “Продолжительное проживание мое в Ситхе (с ноября 1817) дает право многим спрашивать меня о подробностях, но при слабой памяти я не был бы в состоянии прилично ответить. Вот намерение, с коим собраны записки в Особую тетрадь. Из земных зверей водятся здесь лисицы черно-бурые, красные и сиводушки” [21].

Из этого документа по пушно-меховому делу мы узнаем, что в 1824 г. “на острове Кадьяк упромышлено: в Трехсвятительской артели черно-бурых – 59, сиводушек – 104, красных лисиц грубой шерсти – 89, в Игакской артели на том же острове 19, 39 и 32 соответственно, в Алитакской одиночке добыто... в Карлукской артели добыто... в Николаевской крепости, что на Кенайском полуострове, добыто...” и т.д. и т.д. [22].

Отложим в сторону работу К.Т.Хлебникова и откроем книгу Е.Д.Ильиной “Генетика и селекция пушных зверей”. Читаем: “В популяциях лисиц, населяющих Камчатку, Чукотку, Якутию, Аляску, наблюдается полиморфизм по окраске меха, контролируемый двумя аллелями гена *B*. Черно-бурые гомозиготы – *BB*, красные – гомозиготы *bb*. Гетерозигот *Bb*, у которых наблюдается промежуточный тип окраски, называют сиводушками, крестовками, замарайками, бастардами” [23].

В 1981 г. с данными К.Т.Хлебникова ознакомится научный сотрудник Института цитологии и генетики СО АН СССР, тогда еще кандидат биологических наук П.М.Бородин. “Что же это? – воскликнет он. – Ведь перед нами подробнейшее геногеографическое описание популяций лисиц, обитавших в Русской Америке!” [24].

П.М.Бородин в записях К.Т.Хлебникова подсчитывает количество заготовленных шкурок черно-бурых лисиц и лисиц сиводушек (т.е. концентрацию гена *B*) в популяции, которая населяла в 1824 г. окрестности Трехсвятительской артели. Он исходит из следующих расчетов. Окраска каждой черно-бурой лисицы обусловлена двумя мутантными

генами  $BB$ . Красные лисы гена  $B$  не имеют, их генотип  $bb$ . Что касается гетерозиготных сиводушек, то у каждой из них имеется один ген  $B$  и один ген  $b$ . Поэтому частота гена  $B$  в трехсвятытительской популяции в те годы составляла:  $(2 \times 59 + 104) / [2 \times (59 + 104 + 89)] = 0,44$ .

Что же дают эти расчеты? Они позволяют ответить на следующие любопытные вопросы. Во-первых, имеются ли различия в жизнеспособности у черно-бурых, красных лисиц и сиводушек, т.е. действует ли отбор по этому признаку? Во-вторых, не было ли избирательной охоты на лис носителей гена  $B$  из-за большей рыночной стоимости черного и сиводушчатого меха (черная лиса стоила тогда вдвое дороже красной)? В-третьих, не утаивали ли служащие Российско-Американской компании, заготавливавшие пушнину в 1824 г., в отчетах (т.е. не воровали ли) особо дорогие из-за своей окраски шкурки?

Итак, П.М.Бородин продолжает расчеты. По описи шкурок он уже установил, что частота гена  $B$  в трехсвятытительской популяции была равна 0,44. Точно так же можно установить частоту гена  $b$ , – она равна 0,56. Отсюда сумма частот того и другого гена равна 1. Это неудивительно: если обозначить весь состав особей в популяции лисиц через 1 (100%), а концентрацию аллеля  $B$  – через  $p$ , то концентрация аллеля  $b$  будет равна  $1-p$ , поскольку рассматриваются два альтернативных состояния (два аллеля) одного гена.

А каковы должны быть частоты фенотипов, т.е. сколько должно быть в трехсвятытительской популяции черно-бурых, сиводушек и красных лисиц при данных частотах генов? Для того чтобы ответить на этот вопрос, П.М.Бородин обращается к математическому закону изменчивости окраски меха в популяциях пушных зверей. В генетике популяций этот закон называется *правилом Харди – Вайнберга* [25]. Закон Харди – Вайнберга в генетике аналогичен первому закону Ньютона в механике, который гласит, что любое тело сохраняет состояние покоя или равномерного прямолинейного движения до тех пор, пока действующие на него силы не изменят это состояние. Согласно закону Харди – Вайнберга при отсутствии возмущающих процессов частоты генов не меняются. Однако процессы, изменяющие частоты генов, в популяциях происходят постоянно, и без них невозможно представить себе селекцию, а тем более эволюцию.

Как был обнаружен этот закон? Однажды в 1908 г. в Кембриджском университете во время обеда генетик Р.К.Пеннет и его друг Г.Х.Харди по обыкновению заговорили о генетике. Пеннет сказал, что слышал критическое замечание по поводу теории Менделя, найти ответ на которое он не может. Замечание сво-



дилось к тому, что если бы, к примеру, ген коротких пальцев был доминантным, а ген длинных пальцев рецессивным, то с каждым поколением число особей с короткими пальцами становилось бы все больше и через несколько поколений ни у кого в Британии не осталось бы длинных пальцев. Пеннет был не согласен с таким выводом, но не мог объяснить, почему он неверен. Харди сказал, что ответ ему кажется довольно легким и он может написать несколько формул прямо на салфетке. Он доказал удивленному Пеннету, что при определенной частоте генов нормальных или коротких пальцев относительное количество особей с длинными или короткими пальцами остается одинаковым в каждом поколении, если только не принимать во внимание естественный или искусственный отбор и другие внешние влияния, которые могли бы привести к изменению частоты генов. Харди счел эти выводы довольно тривиальными, но Пеннет настоял на том, чтобы они были опубликованы.

В то время многие пришли к этой же мысли, в том числе и немецкий врач В.Вайнберг. Поэтому сформулированный принцип был назван законом Харди – Вайнберга. На самом деле этот принцип выявил еще раньше американский генетик У.Касл. Он работал с талантливым специалистом по разведению пушных зверей Л.Муром и хорошо известен своими работами по генетике окраски норок и лошадей [26].

Из закона Харди – Вайнберга вытекает *концепция равновесия Харди – Вайнберга*. Согласно этой концепции частота аллелей любого признака в популяции в любом поколении остается неизменной при условии отсутствия внешнего влияния.

Закон Харди – Вайнберга, выражающий частоты аллелей и генотипов в равновесной (менделеевской) популяции, лег в основу теоретической популяционной генетики. В то же время это стало символом становления генетики (менделизма) как самостоятельной науки и наметившегося ее синтеза с эволюционной теорией. В дальнейшем в трудах С.С.Четверикова и его учеников появилось новое направление исследований – генетика популяций как основа эволюционного процесса.

В рассматриваемом случае аллель *V* *кододоминантен*, или *неполностью доминантен*, аллель *b*. Скрещивание двух генотипов лисиц  $BB \times bb$  даст в потомстве  $F_1$  лисиц с генотипом  $Bb$ , т.е. лисиц сиводушчатой окраски, у которых меховой покров содержит волосы как от черной, так и от красной лисы. Если подсчитать частоту генов при скрещивании особей поколения  $F_1$ , то окажется, что четверть популяции в поколении  $F_2$  будет иметь генотип  $BB$ , половина –  $Bb$  и четверть –  $bb$ . Для того чтобы определить, какая часть поколения  $F_3$  будет потомством, допустим, от скрещивания особей с генотипами  $BB \times Bb$ , умножим  $\frac{1}{4}$  на  $\frac{1}{2}$  и получим  $\frac{1}{8}$ . Следовательно, при условии случай-

ного скрещивания в следующем поколении одна восьмая популяции будет потомством этой пары. Тогда какая часть поколения будет потомством от пар  $BB \times BB$  и  $Bb \times bb$ ? Все эти комбинации дадут одну восьмую числа всех особей следующего поколения  $F_3$ . Какая же часть его будет гетерозиготными сиводушками  $Bb$ ? Подсчитав частоту этого типа гамет среди возможных сочетаний, получаем  $4 \cdot \frac{1}{8} = \frac{1}{2}$ . Каково было количество особей с генотипом  $Bb$  в поколении  $F_2$ ? Также половина. Если подсчитать результаты всех возможных комбинаций в поколении  $F_3$  и в любом поколении, следующем за ним, то окажется, что соотношение генетических компонентов в популяции лисиц остается неизменным!

Приведенные расчеты показывают, что при постоянных условиях в популяции, где равновероятны скрещивания любой пары особей, сохраняются первоначальные частоты мутантных генов, а любые изменения этих частот возникают лишь под действием внешних факторов. В основе этого доказательства лежит уравнение, названное генетиками *уравнением Харди – Вайнберга*:  $p^2BB + 2pqBb + q^2bb = 1$ .

Для соблюдения *равновесия Харди – Вайнберга* в применении к популяции черно-бурых, сиводушек и красных лисиц, о которой идет речь в записях К.Т.Хлебникова, необходимы следующие условия: 1) популяция состоит из очень большого числа особей; 2) скрещивание между особями разной окраски происходит совершенно случайным образом; 3) самцовые и самоцые половые клетки или гаметы, несущие аллели  $B$  и  $b$ , в момент оплодотворения совершенно случайно объединяются в зиготы – элементарные, начинающие развиваться организмы. В этом случае вероятность возникновения каждого типа зигот в условиях свободного скрещивания в данной популяции определяется только частотой генов  $B$  и  $b$ . В приведенном уравнении  $p$  – частота гена  $B$ ;  $q$  – частота гена  $b$ ;  $p^2$ ,  $2pq$  и  $q^2$  – частоты фенотипов черно-бурых, сиводушек и красных лисиц соответственно.

При случайном скрещивании равновесные частоты генотипов задаются произведениями соответствующих аллелей. В нашем случае имеется только два аллеля:  $B$  и  $b$  с частотами  $p$  и  $q$ . Поэтому частоты трех возможных генотипов выражаются уравнением  $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$ .

Итак, П.М.Бородин рассчитал, что исходя из правила Харди – Вайнберга следовало ожидать, что в 1824 г. в Трехсвятительской артели должно было быть добыто 49 черно-бурых лисиц, 124 сиводушки и 79 красных лисиц. Из записей в “Особой тетради” К.Т.Хлебникова получается, что черно-бурых и красных было на 10 больше, чем теоретически ожи-

далось, а сиводушек – на 20 меньше. Много это или мало, достаточно ли этих различий между теоретически ожидаемой численностью особей и количеством фактически добытых, чтобы сказать, что высчитанные допущения правомерны в отношении трехсвятительской популяции? Применение статистических критериев показывает, что эти различия вызваны случайными причинами.

Расчеты, проведенные на основе уравнения Харди – Вайнберга, дали возможность ответить на упомянутые выше вопросы. Во-первых, у лисиц во время гона не было предпочтений относительно того, с кем спариваться: с красной, черно-бурой или сиводушкой. Во-вторых, не было избирательной охоты на лисиц какой-либо одной окраски, поскольку промысел лисиц велся в основном с помощью капканов. В-третьих, промысловикам и скупщикам пушнины в факториях РАК, по-видимому, было выгодно вести достаточно честную заготовку пушнины: одни сдавали, а другие приходовали все шкурки. Нельзя же, действительно, предположить, что они сбывали иностранным купцам шкурки лисиц разной окраски без разбора. Если принять во внимание существовавшие тогда цены на пушнину, то получается, что воровать черно-бурых лисиц было бы гораздо выгоднее, чем сиводушек, а сиводушек – выгоднее, чем красных. В случае такого выборочного воровства уравнение Харди – Вайнберга было бы обязательно нарушено. Поскольку же в расчетах П.М.Бородин оно выполняется применительно практически ко всем факториям Русской Америки, можно говорить о хорошей организации работы по заготовке пушнины в Российско-Американской компании.

И все же П.М.Бородин отмечает, что по отдельным факториям грубые нарушения уравнения Харди – Вайнберга все же имели место. Речь идет о факториях островов Унга и Нучек, где появлялись “бостонцы” – так К.Т.Хлебников называл купцов из Соединенных Штатов. Может быть, дело не в честности промысловиков и не в строгом контроле со стороны РАК на остальных факториях, а в том, что там просто некому было сбывать ворованное (там “бостонцы” не появлялись)? Однако не могло ли быть так, что в популяциях лисиц на этих островах, кстати, довольно маленьких, уравнение Харди – Вайнберга нарушалось не промышленниками, а сами популяции не выполняли его условие, поскольку были малочисленными? Ведь правило Харди – Вайнберга начинает работать только на большой выборке зверей! Действительно, и на Нучеке, и на Унге обнаружена существенная нехватка гетерозигот (сиводушек), которая непременно возникает при уменьшении численности зверей и инбридинге. Такой вывод считает возможным П.М.Бородин исходя из тех цифр, кото-

рые занес в свою “Особую тетрадь” К.Т.Хлебников, правитель новоархангельской конторы Российско-Американской компании.

\* \* \*

Примером количественного признака может служить изменчивость в интенсивности окраски меха у соболей, представленная следующими цветовыми вариациями: головка высокая, головка нормальная, подголовка высокая, подголовка нормальная, воротовой темный, воротовой нормальный, меховой. Каждая цветовая вариация включает в себя дополнительные признаки: смолистый, каштановый, кедровый, дымчатый. Это самое давнее описание изменчивости количественного признака, известное в отечественной биологической литературе. Различающиеся варианты этого признака особенно аккуратно изложены в ясачных и таможенных книгах за 1650–1705 гг., в которых приводятся “ценовые росписи” шкурок соболей разных расцветок, провозимых в те годы через сибирские таможи и остроги.

Первые исследования в области генетики количественных признаков были осуществлены двоюродным братом Ч.Дарвина – Ф.Гальтоном, который подвел итог своим методическим разработкам в книге “Естественное наследование” (1889 г.). Гальтон пытался выяснить, можно ли усилить или ослабить отбором имеющийся или вновь появившийся признак. Для этого ученый собрал данные о росте родителей и детей в английских семьях (ему принадлежит метод близнецового анализа у человека). Кроме того, он проследил за изменениями величины семян душистого горошка в двух поколениях. В обоих случаях статистический анализ показал, что отклонения от средней величины у 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 следовал вывод о пластичности наследственности и о творческом характере отбора, путем которого можно добиться смещения средней величины признака в желательном направлении.

Затем эти исследования были продолжены основателем биометрии математиком К.Пирсоном и его учениками. Пирсон сделал расчет, согласно которому через шесть поколений любое отклонение от средней в популяции можно зафиксировать с помощью отбора. И Гальтон, и Пирсон были сторонниками идеи слитной наследственности. Выдающийся отечественный математик-биометрик Ю.А.Филиппченко, основавший в 1919 г. первую в нашей стране кафедру генетики, по этому поводу заметил:

“...Биометрикам казалось, что они создали новую эпоху в изучении наследственности, что они в скором времени выяснят законы последней, причем облеченные в строгую математическую форму” [27].

То, что эти надежды были напрасными, следовало из экспериментов датского генетика В.Л.Иогансена, осуществившего опыты на генетически однородном материале – *чистых линиях*. Из опытов Иогансена стало понятным, что индивидуальные отклонения (модификации) в чистых линиях не наследуются, поскольку отбор эффективен в популяции до тех пор, пока не исчерпана наследственная гетерогенность. В чистых линиях, несмотря на фенотипическую изменчивость, отбор не дает результатов. В генетически однородном материале отклонения от средней, имевшиеся у родителей, не наследовались, а в смеси чистых линий отбор мог привести к смещению 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” [28]. Далее он продолжает: “Мы должны разрабатывать учение о наследственности с помощью математики, но не как математическую дисциплину” [29].

Эти исследования, позволившие оценить величину корреляционной связи между величиной признака у родителей и потомков, в значительной мере стимулировали применение статистических методов при решении селекционных задач. Коэффициент фенотипической корреляции, использованный для оценки степени связи между родителями и потомками, позволял оценить степень сходства между смежными поколениями, но не давал возможности оценить степень генетической обусловленности количественного признака. Тому было несколько причин, главные из которых следующие. Во-первых, неудачно был выбран объект исследований. Ф.Гальтон анализировал данные по такому признаку, как рост людей, но малое количество обследованных семей и отсутствие полных родословных данных создали много трудностей. Во-вторых, рост человека сильно зависит от средовых условий, поэтому этот признак проявлял непрерывную изменчивость.

Гальтон и Пирсон не сумели выявить механизмы наследования количественных признаков, но все же отчасти показали, что эти признаки имеют наследственную природу.

В 1890-е годы начинает активно дискутироваться вопрос о том, наследуется ли количественная изменчивость и если наследуется, то подчиняется ли она законам Менделя. Для того чтобы ответить на этот вопрос, нужно было объединить усилия генетиков и статистиков. Однако

этому объединению мешала затянувшаяся дискуссия генетиков с английскими биометриками-дарвинистами о характере эволюции: является ли он *прерывистым* или *непрерывным*.

В 1963 г. английский зоолог и историк биологии Г. де Бир опубликовал одну из лучших биографических книг о Ч.Дарвине [30]. В главе “Современные взгляды на теорию естественного отбора” он очень кратко излагает в исторической последовательности важнейшие открытия в области генетики и попутно отмечает, к каким толкованиям теории Дарвина они привели. Генетики в начале XX столетия недостаточно интересовались эволюционной теорией, и с психологической точки зрения это можно было понять. Опираясь на представления, выдвинутые автором мутационной теории голландским ботаником Г. де Фризом, многие из них склонялись к мысли, что отбор вообще не играет какой-либо роли в эволюции. У генетиков достаточно было дел с экспериментированием, построением хромосомной теории наследственности. В то же время сторонники дарвиновской идеи о непрерывной изменчивости отвергали мутационную теорию, поскольку она совершенно не объясняла процесс адаптации. В результате этого, пишет де Бир, в течение первых 20 лет XX в. обсуждение теоретических и экспериментальных исследований, направленных на изучение эволюционного процесса, носило чрезвычайно острый, дискуссионный характер.

На одной стороне в этом споре был английский биолог-селекционер У.Бэтсон, экспериментатор и приверженец индуктивного метода (“истинно дарвиновского”, как он считал). Изучая наследственную изменчивость, он пришел, как и Гальтон, к убеждению, что эволюционное (а стало быть, и селекционное) значение имеет *прерывистая изменчивость*. Оппонентами Бэтсона выступали У.Ф.Р.Уэлдон и К.Пирсон, сторонники гипотетико-дедуктивного метода (с их точки зрения, именно этот метод был “истинно дарвиновским”). Они были уверены, что эволюция идет посредством отбора, действующего на *непрерывных вариациях*.

В этой связи Н.И.Вавилов вспоминал, как еще в 1914 г. ему “пришлось быть в Лондоне на одном из вечеров в знаменитом Королевском институте, где биометрик Карл Пирсон демонстрировал пятнистых собачек и их потомство, выявлявших сложную картину расщепления, пытаясь при этом высмеять учение Менделя и его последователей” [31]. Необычность проявления в ряду поколений у животных белой пятнистости даже давала повод усомниться в справедливости менделевских закономерностей. Как пишет японский исследователь М.Кимура, “ярое неприятие менделизма биометриками во главе с Карлом Пирсоном и Уолтером

Уэлдоном привело к тому, что Уэлдон бросил все свои силы на опровержение менделизма и в поисках исключений из его законов пересмотрел множество огромных томов заводских племенных книг породистых лошадей, подорвал свое здоровье и умер молодым” [32].

О дискуссии между сторонниками учения Менделя и его критиками подробно рассказывается в работе У.Б.Провайна в разделе “Дарвиновский отбор: полемика 1900–1918 гг.” [33].

Между тем эволюционисты проглядели, что *экспериментальная генетика дает понимание основ эволюции и селекции, понимание наследственности и наследственной изменчивости*, что, пожалуй, непростительно.

### Примечания

1. См.: *McGee W.J.* Primitive numbers // Nineteenth Annual Report, Bureau Amer. Ethology, 1897–1898. – 1900. – P. 825–851.
2. См.: *Руденко С.И.* К вопросу о формах скотоводческого хозяйства и о кочевниках. – Л., 1961. – С. 2–15.
3. *Кулешов П.Н.* О согласовании генетической и зоотехнической работы. – М.; Л.: ОГИЗ; Сельхозгиз, 1932. – С. 27.
4. См.: *Malthus T.* The works / Ed. E. Wrigley, D. Souden. – L., 1986. – V. 1–8; *Porter R.* Malthus and Darwin // Hist. Sci. – 1987. – V. 25, pt 2, No. 68. – P. 215, 216.
5. См.: *Mayr E.* The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. – Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1982. – P. 486.
6. *Darwin Ch.* Notebooks on transmutation of species: Fourth notebook (October 1838 – July 1839) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). – 1960. – V. 2, No. 5. – P. 167.
7. См.: *Richardson R.* Biogeography and the genesis of Darwin’s ideas on transmutation // J. Hist. Biol. – 1981. – V. 14, No. 3. – P. 345–368.
8. *Dobzhansky Th., Ayala F., Stebbins L., Valentine J.* Evolution. – San Francisco, 1977. – P. 14.
9. *Кун Т.* Структура научных революций. – М.: Прогресс, 1975. – С. 216.
10. *Meier O.G.* // Annals Sci. – 1985. – V. 42. – P. 189–232.
11. *Huxley J.* Evolution: The modern synthesis. – L., 1942.
12. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. – СПб.: Наука, 1991. – С. 41.
13. См.: *Mayr E.* The growth of biological thought... – P. 486.
14. *Darwin Ch.* Natural selection: Written from 1856 to 1858 / Ed. R. Stauffer. – Cambridge, 1975. – P. 110.
15. *Darwin Ch.* Ornithological notes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). – 1963. – V. 2, No. 7. – P. 203–278.
16. Ibid. – P. 261.
17. *Darwin Ch.* Notebooks on transmutation of species: Fourth notebook... – P. 168.
18. *Урманцев Ю.А.* Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Система. Симметрия. Гармония. – М.: Мысль, 1988; *Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. rev. – 1973. – V. 39, No. 3. – P. 205–260.

19. Вернадский В.И. Размышления натуралиста. Научная мысль как планетное явление. – М.: Наука, 1977.
20. См.: Берг Л.С. Труды по теории эволюции. – Л., 1977.
21. Цит. по: Бородин П.М. Этюды о мутантах. – М.: Знание, 1983. – С. 38.
22. См.: Ляпунова Р.А., Федорова С.Г. Русская Америка в неопубликованных трудах К.Т.Хлебникова. – Л.: Наука, 1979; Бородин П.М. Этюды о мутантах.
23. Ильина Е.Д. Генетика и селекция пушных зверей. – М., 1935. – С. 81.
24. Бородин П.М. Стабильный полиморфизм окраски меха в популяциях красных лисиц Камчатки // Журн. общей биологии. – 1982. – № 4. – С. 541. См. также: Boro-din P.M. Phenotype and gene frequencies in red fox populations of Russian America in 1803–1832 // J. Heredity. – 1981. – V. 72, No. 5. – P. 343.
25. В нашей стране первыми применили это правило при изучении проявления окрасок у лисиц Е.Д.Ильина и Д.Д.Ромашев. См.: Ильина Е.Д., Ромашев Д.Д. Анализ популяций лисицы по формуле Гарди // Докл. АН СССР. – 1943. – № 5–6.
26. См.: Castle W.E. The ABC of color inheritance in horses // Genetics. – 1948. – V. 33. – P. 22–36; Castle W.E., Moore L. Mutations of mink under domestication // J Hered. – 1946. – V. 37. – P. 137–145.
27. Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. – Л., 1926. – С. 79.
28. Йогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. – М., 1933. – С. 18.
29. Там же. – С. 43.
30. См.: Beer G., de. Charles Darwin: Evolution by natural selection. – Л., 1963. См. также: Beer G., de. The Wilkins lecture: The origins of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. B. – 1962. – V. 155, No. 960. – P. 321–338.
31. Вавилов Н.И. [Предисловие] // Мендель И.Г. Опыты над растительными гибридами. – М.; Л.: ОГИЗ; Сельхозгиз, 1935. – С. 51.
32. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – М.: Мир, 1985. – С. 18.
33. См.: Provine W.B. Darwinian selection: The controversy, 1900–1918 // The origin of theoretical population genetics. – Chicago; London: Chicago Univ. press, 1970. – P. 90–129.

Институт цитологии и генетики  
СО РАН, г. Новосибирск

#### **Trapezov, O.V. The role of measurements in research of organism communities**

The paper proves that evolutionists failed to attend the fact that experimental genetics, by use of mathematical methods and empirical data analysis, offered an interpretation of principles of evolution and selection as well as interpretation of heredity and hereditary variability.