

УДК 001.92

**К 110-летию со дня рождения****ДОБРЖАНСКИЙ ФЕОДОСИЙ ГРИГОРЬЕВИЧ:  
ЧЕЛОВЕК, «НАПИСАВШИЙ ЭВОЛЮЦИЮ»**

Ю.В. ВАГИН

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины  
Украина; 03143, Киев, ул. Академика Заболотного, 150  
e-mail: maliuta@imbg.org.ua



*Биология приобретает смысл  
только в свете эволюции*

Ф.Г. Добржанский

Отсутствие на протяжении 40 лет со дня выхода в свет «Происхождения видов» реалистических научных представлений о законах наследственности и изменчивости организмов являлось решающим препятствием на пути дальнейшего развития эволюционной теории Ч. Дарвина [1]. Однако результаты, полученные генетиками в первые десятилетия XX века, противоречили взглядам Дарвина на ведущую роль естественного отбора в эволюции организмов [2, 3]. Их первоначальный вердикт представлялся «убийственным» для дарвинизма [1].

И все же кризисные отношения, возникшие между генетикой и эволюционной теорией Ч. Дарвина, удалось преодолеть. В середине 20-х годов прошедшего века С.С. Четвериков в своей пионерской работе заложил основы будущего объединения генетики и дарвинизма [3], но именно Ф.Г. Добржанскому суждено было стать звездой первой величины в ряду биологов, осуществивших указанный синтез и создавших своими научными трудами синтетическую теорию эволюции (СТЭ). «Главного конструктора» СТЭ Ф.Г. Добржанского в канун 75-летия выдвинули на Нобелевскую премию. Необходимые документы были подготовлены и отосланы в Стокгольм, однако 18 декабря 1975 г. его не стало. Но обо всем по порядку.

Феодосий Григорьевич Добржанский\* родился 25 января 1900 г. в семье учителя гимназии, имевшей польские корни, в г. Немирове, ныне Винницкая область. После окончания первого класса гимназии его семья переехала в Киев, где и продолжилось гимназическое образование Феодосия. Именно в те годы у мальчика проявился интерес к биологии и коллекционированию бабочек. Получив гимназическое образование, он поступает на физико-математический факультет Киевского университета Св. Владимира и специализируется по биологии.

В 1921 г. Добржанский окончил Киевский университет и до 1924 г. работал на кафедре зоологии сельскохозяйственного факультета Киевского политехнического института. Его первые научные работы посвящены систематике, географической изменчивости и полиморфизму божьих коровок. В это время он знакомится с достижениями зарубежных генетиков, в том числе с пионерскими работами представителей школы Т.Г. Моргана. При первой возможности Добржанский отправляется в Петроград, а летом 1922 г. посещает Москву, лабораторию С.С. Четверикова в Институте экспериментальной биологии. Там он участвует в работе научного семинара по генетике и получает линии дрозофилы для собственных исследований. Уже через два года Добржанский публикует первую статью по генетике дрозофилы, а еще через год издает обзор зарубежных исследований по генетике.

С 1924 по 1927 гг. он является ассистентом кафедры генетики и экспериментальной биологии Ленинградского университета. Свои первые работы в области популяционной генетики Добржанский выполнил во время экспедиций в восточный Казахстан, где в 1926–1927 гг. исследовал популяции сельскохозяйственных животных.

Среди тех, кто оказал наибольшее влияние на процесс его первоначального профессионального становления, следует упомянуть: В. Лучника, организатора энтомологического общества в Киеве; С.Е. Кушакевича, профессора зоологии и университетского наставника; И.И. Шмальгаузена, одного из фундаторов СТЭ; С.С. Четверикова, выдающегося генетика-эволюциониста, заложившего основы СТЭ; а также Ю. А. Филипченко, организовавшего первую в России кафедру генетики (в Петроградском (с 1924 г. Ленинградском) университете).

В 1927 г. Добржанский уезжает на стажировку в лабораторию Т.Г. Моргана, США, и принимает решение не возвращаться в СССР. Его карьера на западе протекала вполне благополучно. В 1928 г. он переезжает из Колумбийского университета в Калифорнийский технологический институт, где становится ассистентом по курсу генетики, а затем профессором генетики. Однако в 1940 г. Добржанский возвращается в Колумбийский университет и до 1962 г. служит там профессором зоологии. С 1962 по 1970 гг. Добржанский – профессор, а с 1970 г. – почетный профессор Рокфеллеровского университета. В 1971 г. он становится адъюнкт-профессором Калифорнийского университета. Научные труды приносят ему славу одного из лучших генетиков мира, почетные звания и награды. Добржанский избирался президентом шести и членом десяти научных обществ, членом ряда академий, в том числе Национальной академии наук США и Лондонского Королевского общества, почетным доктором наук 21 университета, награжден Кимберовской премией за выдающиеся достижения в области генетики и девятью почетными медалями, среди которых высшая научная награда США – Национальная медаль за научные достижения. Среди его учеников: Б. Уоллес, Дж. Мур, Р. Левонтин, Ф. Айала, К. Кримбас. В числе бли-

жайших друзей: Л.К. Данн, М. Демерец, И.М. Лернер, Э. Майр, Дж. Симпсон, А. Стертевант, а также Т.Г. Морган. Эти биологи не нуждаются в особых рекомендациях.

Историческая значимость человека науки в решающей мере определяется результатами его исследований, а также их влиянием на дальнейшее развитие избранного им научного направления. Исходя из этого, необходимо признать выдающимся вклад Ф.Г. Добржанского в формирование теоретической основы неodarвинизма и разработку экспериментальных подходов, использованных при изучении микроразволюционных процессов.

Из множества творческих достижений Добржанского хотелось бы выделить разработку двух важнейших, связанных между собой, биологических проблем. Одна из них «застарелая», так и не покорившаяся Дарвину, проблема видообразования, являющаяся центральной в эволюционной биологии. Добржанский предложил свое решение, сформулировав так называемую «биологическую» концепцию вида [4]. В соответствии с данной концепцией вид является полиморфной генетической системой, целостность которой поддерживается существующими или создаваемыми естественным отбором изолирующими механизмами, защищающими эту систему от проникновения в нее генов других видов. Среди форм изоляции он выделил основные: географическую, экологическую, этологическую и репродуктивную.

Путь видообразования начинается с того, что популяции, входящие в состав определенного вида, накапливают под воздействием отбора мутации, повышающие их адаптивность к среде обитания. При этом популяции разобщаются посредством либо географических, либо биологических форм изоляции. В последнем случае их ареалы обитания могут даже перекрываться. Под воздействием ука-

занных форм изоляции между родственными популяциями прекращается поток генов и в дальнейшем они эволюционируют уже автономно, приспосабливаясь к характерным для их ареала экологическим условиям. Завершает процесс видообразования формирование механизма репродуктивной изоляции; основным критерием «хорошего» вида является неспособность особей при межвидовой гибридизации производить на свет плодовитое потомство.

Добржанский исследовал в лабораторных условиях формирование репродуктивной изоляции у тропического вида *D. paulistorum*, состоящего из шести подвидов. В течение пяти лет путем отбора в смешанной популяции удалось достигнуть полной изоляции указанных подвидов, свободно скрещивающихся в природе [5].

В целом «биологическая» концепция удовлетворительно объясняет видообразование у многих эукариотических организмов. И все же она не универсальна, поскольку, например, процесс видообразования у довольно обширной группы, объединяющей растения-самоопылители, не укладывается в ее рамки.

Еще С.С. Четвериков в качестве центральной проблемы эволюционной генетики выдвинул измерение скрытой генетической изменчивости популяций и выявление путей ее поддержания [3]. Забегая вперед, отметим, что данная проблема до сих пор не имеет удовлетворительного решения.

Ф.Г. Добржанский предложил «балансовую» гипотезу формирования генетической структуры популяций [5]. Согласно данной гипотезе для природных популяций характерен высокий уровень генетических гетерозиготности и полиморфизма, достигающий, в идеале, 100%. Главная роль в создании и поддержании подобной популяционной структуры принадлежит «балансирующей» форме отбо-

ра в пользу гетерозигот. Накапливаемый таким образом потенциал генетической изменчивости придает популяции высокую адаптивную пластичность и открывает перед ней широкие эволюционные перспективы.

В свою очередь Г. Меллер, автор «классической» гипотезы, считал, что большая часть генетической изменчивости природных популяций вредна и ее носители, соответственно, элиминируются. В результате практически все особи несут в составе генома аллели «дикого» типа, а незначительный (по оценке автора не более 0,1%) уровень генетической изменчивости популяций поддерживается главным образом благодаря повторным мутациям [6].

Результаты многолетних ширококомасштабных исследований подтверждали правоту Добржанского. Выяснилось: уровень гетерозиготности природных популяций, представляющих различные виды эукариотов, вполне укладывается в параметры, установленные «балансовой» гипотезой и колеблется в пределах от 2–3% до 15–20%, а уровень генетического полиморфизма может достигать показателя, превышающего 50% [2, 7]. Однако эмпирическая база, подтверждающая ведущую роль отбора в процессе формирования и реорганизации генетической структуры популяций, была весьма незначительна [7, 8]. В то же время обнаруженные в экспериментах высокие уровни гетерозиготности и генетического полиморфизма природных популяций вполне укладывались в представления «неоклассической» гипотезы, известной также под названием эволюционной теории нейтральности [8]. Ее автор М. Кимура, вслед за Г. Меллером, утверждал, что большинство селективно значимых мутаций функционально отрицательны, а их носители не жизнеспособны. По мнению Кимуры, решающую роль в

созидании генетического полиморфизма играют стохастические процессы, обуславливающие закрепление в популяциях нейтральных или слабо отрицательных мутаций. Из этого вытекает, что основная функция отбора направлена лишь на поддержание существующей биологической нормы и является охранительной, консервируя сложившуюся генетическую структуру популяции.

Все это ставило под сомнение ведущую роль естественного отбора в историческом формообразовательном процессе и, тем самым, подрывало основы неodarвинизма. Выяснилось также, что неodarвинизм не способен удовлетворительно объяснить возникновение сложных признаков в процессе эволюции организмов [1, 9]; не вписывались в его представления о равномерном течении эволюционного процесса палеонтологические данные, указывающие на разноскоростной характер филогенеза [10].

Таким образом, в конце 70-х годов минувшего века стало совершенно ясно, что неodarвинизм вступил в полосу кризиса; при этом четко обозначились его узловые моменты. Преодоление данного кризиса напрямую связано с новым эволюционным синтезом (НЭС), в основе которого лежит объединение эволюционной генетики и генетики развития [9, 11]. Сущность модернизации парадигмы неodarвинизма, осуществленной НЭС, заключается в разграничении ролей структурных и регуляторных генов в эволюционном процессе [9]. В результате НЭС существенно скорректировал неodarвинистский взгляд на «управление» историческим развитием организмов.

Так, морфологическая эволюция контролируется движущим отбором и характеризуется относительно высокой скоростью. Эволюционные изменения происходят путем модификации наследственно

детерминированной программы индивидуального развития организмов, базирующейся на сравнительно небольшом количестве генов-регуляторов, функционирующих в качестве переключателей альтернативных состояний или путей онтогенеза *Metazoa* [9, 11]. Подобный механизм управления онтогенезом способен обеспечивать достаточно быстрые в геологическом масштабе времени морфологические изменения, приводящие к возникновению новых планов строения организмов [9 – 12]. В свою очередь адаптивная эволюция находится под мощным контролем стабилизирующей формы положительного отбора [9, 13] и осуществляется путем «постепенной замены вариантных аллелей (структурных генов) в соответствии с представлениями классической теории эволюции» [9]. Следовательно «неспешный» ход процесса исторической изменчивости организмов, характерный для относительно длительных (в геологических масштабах измерения) промежутков времени [9, 10, 12], находит удовлетворительное объяснение в рамках представлений неodarвинизма о микроэволюционном процессе, осуществляемым путем селекции структурных генов [9].

Данный подход позволил объяснить эволюционные пути возникновения сложных признаков организмов и разнотемпной характер филогенеза.

За последние годы заметно расширилась и эмпирическая база, подтверждающая ведущую роль отбора в биологической эволюции. Выяснилось, в частности, что скорость и точность синтеза белков, а также эффективность редактирования мРНК контролируются селективным использованием эукариотами синонимических кодонов [14]. Было установлено, что существенные фенотипические различия между шимпанзе и человеком обусловлены селективной фиксацией в геноме пос-

леднего небольшого количества мутантных генов, участвующих в регуляции морфогенеза [15]. Получены доказательства наличия пренатального отбора у плацентарных млекопитающих [16]. Таким образом, в рамках НЭС удалось преодолеть наметившийся кризис СТЭ, сохранив при этом основополагающий постулат классического дарвинизма о ведущей роли естественного отбора в контроле над эволюционным процессом.

В заключении необходимо отметить, что развитие теории эволюции XX века в решающей мере определялось синтезом генетики и дарвиновского учения об естественном отборе. Успех данного объединения во многом определялся основными трудами Феодосия Григорьевича Добржанского – «*The Biological Basis of Human Freedom*», «*Heredity, Race, and Society*»<sup>\*\*</sup>, «*Evolution, Genetics, & Man*», «*Mankind Evolving*», «*The Biology of Ultimate Concern*», «*Genetic Diversity and Human Equality*» и «*Evolution*»<sup>\*\*</sup>, – являющимися, по сути, энциклопедией эволюционной биологии. При этом ключевая роль осталась за его монографией (воистину научным бестселлером) «*Genetics and the Origin of Species*». Ее первое издание вышло в 1937 г., а последнее, четвертое, существенно переработанное, – в 1970 г. под названием «*Genetics of the Evolutionary Process*». Она оказала решающее влияние на формирование современной конфигурации указанного синтеза, а ее научно-теоретическое содержание в существенной мере определяет направление и развитие современной эволюционной мысли.

\* биографические данные взяты из статей, размещенных в Интернете;

\*\* книги, написанные в соавторстве

### Список литературы

1. Медников Б. Дарвинизм в XX веке. – М.: Советская Россия, 1975. – 224 с.
2. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 297 с.
3. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Бюлл. МОИП, Отд. биол. – 1965. – Т. 4, № 1. – С. 33–74.
4. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1937 (2nd ed., 1941; 3rd ed., 1951). – 364 p.
5. Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1970. – 505 p.
6. Muller H.J. Our load of mutations // Amer. J. Hum. Genet. – 1950. – Vol. 2, № 1. – P. 111–176.
7. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978. – 351 с.
8. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – М.: Мир, 1985. – 394 с.
9. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 402 с.
10. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. – М.: Мир, 1993. – Т. 3. – 313 с.
11. Гилберт С. Биология развития. М.: Мир, 1993. – Т. 3. – 350 с.
12. Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11, № 2. – С. 373–400.
13. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
14. Херст Л., Шамари Ж.-В. Цена молчащих мутаций // В мире науки. – 2009, № 8. – С. 27–33.
15. Поллард К. Что делает нас людьми? // В мире науки. – 2009, № 7. – С. 25–29.
16. Вагин Ю. В. Пренатальный отбор у млекопитающих: селекция бластоцист американских норок (*Mustela vison*). – Автореф. докт. дис. – К., 2008. – 43 с.

Рекомендована В.А. Кунахом  
Поступила 03.11.2010