



## Чарльз Роберт Дарвин

(к 200-летию со дня рождения и 150-летию выхода в свет его главного научного труда – «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь»)

### Ю. В. Вагин

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины  
Ул. Академика Заболотного, 150, Киев, Украина, 03680

vagin@imbg.org.ua

*«Я пишу Вам, чтобы узнать – существуете ли Вы на самом деле?» –  
из письма американской школьницы Альберту Эйнштейну*

Чарльз Дарвин родился 12 февраля 1809 года в семье известного врача Спенсера Дарвина и Сюзанны Веджвот, дочери основателя одной из самых известных европейских компаний по производству фарфора [1]. Мать Чарльза умерла, когда ему исполнилось 8 лет. Таким образом, решающую роль в формировании его личности играл отец, высокий авторитет которого в семье был непререкаем. На воспитании у Спенсера Дарвина было двое сыновей и три дочери, но он до конца своих дней так и остался вдовцом.

Institute of Molecular Biology and Genetics NAS of Ukraine, 2009

Завершив свое школьное образование в Королевской общедоступной классической гимназии в Шрусбери, плоды которого без особого энтузиазма вкушал на протяжении 7 лет, Чарльз по настоянию отца поступает в Эдинбургский университет, чтобы стать врачом. Однако терпения Дарвина хватило лишь на два года обучения. Убедившись, что врача из него не получится, он поступает в колледж Христа Кембриджского университета. Окончив в 1831 г. университет, Чарльз всерьез начинает готовиться к поприщу священника. Однако сомнения в правильности избранного пути остаются. И в этот момент (о чудо!) Дарвин получает письмо с пред-

ложением принять в качестве естествоиспытателя участие в экспедиции на корабле «Бигль». Он основательно подготовлен к такой роли активным участием в геологических и палеонтологических экспедициях по родному краю; успешной двухлетней научной работой в музее естественной истории Эдинбурга; посещением семинаров профессоров Кембриджа – геолога Седжвика и ботаника Генсло. Чарльз в восторге от предложения и готов согласиться без размышлений, но отец категорически против. Однако его здравомыслящему дяде Джозаи Веджвуту удается изменить мнение Спенсера Дарвина и Чарльз отправляется в свою судьбоносную экспедицию. Эта гонка («Бигль» в переводе с английского – гончая), рассчитанная первоначально на два года, продолжалась почти семь лет и завершилась в 1836 году.

Собранные в экспедиции палеонтологические материалы, а также коллекции представителей современной флоры и фауны способствовали формированию у Дарвина оригинального взгляда на механизм исторического развития организмов. Чарльз замыслил обширный трехтомный труд. Первый вариант о трансмутации видов в 1842 г. был изложен на 35 страницах и помещен в ящик письменного стола. Второй вариант рукописи в 1844 г. подготовлен на 230 страницах. С этим текстом, по просьбе автора, ознакомился английский ботаник Гукер. Его отзыв о работе оказался более чем прохладным. В этом же году Дарвин направил краткое изложение своей теории известному американскому ботанику Асе Грею. Собственно этим и ограничился круг ученых, ознакомленных с представлениями Дарвина об особенностях процесса биологической эволюции.

Каково же было удивление Дарвина, прочитавшего в одном из номеров «Анналов естественной истории» за 1855 год статью Альфреда Уоллеса «О законе, регулирующем возникновение новых видов». Ряд теоретических положений статьи совпадал с представлениями Дарвина о путях видообразования, но в ней пока еще не было главного – механизма видообразования! Однако случилось и это. 18 июня 1958 года Чарльз получил по почте статью Уоллеса «О стремлении разновидностей бесконечно удаляться от первоначального типа», содержа-

щую практически идентичное изложение механизма естественного отбора, разрабатываемого Дарвином на протяжении последних 20 лет! Это было невероятно! Это был сокрушительный удар! Несмотря на всю тяжесть обрушившегося на него удара, Дарвин находит в себе силы для принятия непростого решения о рекомендации статьи Уоллеса к публикации. Необходимо отметить, что с подобной просьбой в своем письме к Дарвину автор не обращался!

Однако Лайель (выдающийся английский геолог, обосновавший идею эволюции земной коры) и Гукер предложили Дарвину, используя материалы рукописи 1844 г. и письма к А. Грею, подготовить сообщение, которое они могли бы представить наряду с сообщением Уоллеса на заседании Линнеевского общества. Задумано – сделано. Далее последовали публикации статей Дарвина и Уоллеса в «Журнале Линнеевского общества». Однако реакция коллег на эти сообщения была крайне вялой.

Необходимо также отметить высокую нравственную позицию Альфреда Уоллеса. Уоллес никогда не претендовал на приоритет в деле создания теории естественного отбора, постоянно подчеркивая, что все «права» здесь принадлежат Дарвину.

И, наконец, в 1859 году увидела свет одна из величайших книг – «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». На осенней книжной ярмарке моментально разошлись 1192 экземпляра этого научного бестселлера! Тут же актуальным стал вопрос о втором издании...

Главным достижением указанного научного труда Дарвина явилось обоснование природного механизма (естественного отбора), определяющего ход и направление исторического развития организмов. В соответствии с концепцией автора, естественный отбор осуществлялся через прямую или опосредованную конкуренцию, благодаря которой побеждают наиболее приспособленные к существованию особи, обладающие повышенной в сравнении с конкурентами, жизнеспособностью, скоростью роста и плодовитостью [2].

Ко времени выхода «Происхождения видов...» в ряде трудов уже были сформулированы разнообразные концепции эволюции живой природы [3].

Однако во многом благодаря Дарвину идея исторического развития организмов утвердилась и является основополагающей в современной биологии. Труд Дарвина вызвал широкий интерес не только в научной среде. Наряду с положительными отзывами о нем последовали и разнообразные критические высказывания. Сразу отметим, что любая критика в адрес дарвинизма, ведущаяся с позиций науки, неизменно направлена против теории естественного отбора.

Критики быстро нащупали самое уязвимое место в учении Дарвина. Оно обуславливалось отсутствием научных представлений о законах наследственности и изменчивости организмов. В то время считали, что наследственный материал родителей представляет собой некую плазму. В соответствии со сложившимися представлениями, родительская плазма смешивалась в потомстве и тем самым утрачивала любые наследственные изменения, которые могли возникнуть у родителей. То же самое, но опираясь при этом на математические выкладки, пытался доказать шотландский инженер Дженкин. По его расчетам выходило, что всякое полезное изменение признака предков постепенно «растворяется» в ряду поколений потомков и в конечном счете утрачивается [3]. Исходя из этого положение Дарвина о том, что естественный отбор в ряду поколений консолидирует «неопределенные» полезные наследственные изменения, теряло под собой реальные основания, поскольку путь создания новых видов (признаков) организмов или повышения приспособленности уже существующих подразумевал, по Дарвину, дискретность наследственного материала.

Определенный ответ на подобные возражения могла дать наука о закономерностях наследственности и изменчивости организмов – генетика. Однако она возникла позднее и ее первоначальный вердикт, оглашенный в начале XX века, также представлялся убийственным для дарвинизма [3].

Гуго Де Фриз, один из первооткрывателей мутелизма, в опытах на энотере обосновал наличие «видовых» мутаций. Он утверждал, что процесс видообразования является одноразовым актом и не связан с длительным действием естественного отбора, обеспечивающего постепенное приспособле-

ние организмов к изменяющимся экологическим условиям. Иоганнсен в опытах на различных линиях фасоли с помощью строгого самоопылителя изучал изменчивость семян. Их масса и величина колебались в каждой линии в соответствии с кривой Гаусса. Однако отбор горошин по величине, несмотря на наличие изменчивости селективируемого признака, оказался неэффективным. Это, по мнению некоторых генетиков, указывало на бессилие отбора в формообразовательном процессе.

Против естественного отбора пытались также повернуть закон гомологических рядов изменчивости, утверждая при этом, что наличие такой изменчивости не связано с действием отбора, а обусловлено «особым» природным механизмом, определяющим строгую гомологию признаков особей при трансформации их наследственного материала.

И все же кризисные отношения, возникшие между генетикой и дарвинизмом, удалось преодолеть в результате синтеза этих двух составляющих, обоснованного в пионерской работе Четверикова [4] и вошедшего в историю науки под названием синтеза теории эволюции (СТЭ), или неodarвинизма [5–7]. Иногда его именуют эволюционной генетикой [7, 8]. Важную роль в развитии данного направления сыграли исследования Фишера, Райта, Холдейна, Добржанского и Шмальгаузена [5–7, 9–13]. В рамках СТЭ были сформулированы представления об элементарной эволюционной единице – популяции; элементарном эволюционном явлении – изменении генотипического состава популяции; элементарном эволюционном материале – мутациях; элементарных эволюционных факторах – мутационном процессе, дрейфе генов или генетико-автоматических процессах, изоляции и естественном отборе [5, 6, 9, 12, 14].

В соответствии с положениями СТЭ, внутри популяций протекают так называемые микроэволюционные процессы, формирующие и фиксирующие в ответ на экологические требования адаптивную норму генетического полиморфизма. Данные процессы в основном осуществляются под контролем естественного отбора – ведущего фактора эволюции. Однако в некоторых случаях, в частности, при резких колебаниях численности популяций [4, 5] главная роль может переходить к другому факто-

ру эволюции – дрейфу генов [5, 10]. Итогом микроэволюционных процессов является видообразование, осуществляемое при непосредственном участии всех упомянутых выше факторов эволюции во главе с естественным отбором [9, 10, 12, 14]. Кроме того, постулируется, что в основе макроэволюционных процессов, протекающих на сверхвидовых систематических уровнях, лежат закономерности, аналогичные микроэволюционным, т. е. между указанными событиями отсутствует демаркационная линия и они фактически представляют собой «две стороны одной медали» [5, 10].

Однако во второй половине века минувшего четко обозначились узловые моменты кризиса уже самой СТЭ. Выяснилось, что неодарвинизм не способен удовлетворительно объяснить возникновение сложных признаков в процессе эволюции организмов; не вписывались в представления неодарвинизма о равномерном течении эволюционного процесса и палеонтологические данные, указывающие на разноскоростной характер филогенеза; особо прискорбным обстоятельством для неодарвинизма оказалось то, что эмпирическая база, подтверждающая ведущую роль отбора в процессе формирования и реорганизации генетической структуры популяций, была крайне скудна [5, 14–16] и сводилась зачастую к набору небольшого количества хрестоматийных примеров [15]. К ним относились инверсионный полиморфизм у дрозофилы [12], а также полиморфизм по гену серповидноклеточной анемии у человека [17] и по гену меланизма у бабочек [18, 19]. Все указанные случаи генетического полиморфизма обуславливались селективным превосходством гетерозигот над обеими гомозиготными формами.

Именно вокруг третьего кризисного положения и развернулась крайне острая дискуссия, поскольку оно ставило под сомнение ведущую роль естественного отбора в историческом формообразовательном процессе.

По мнению неодарвиниста Левонтина [16] и создателя конкурирующей с СТЭ эволюционной теории Кимуры [15], многолетние усилия исследователей, направленные на сбор доказательств, подтверждающих ведущую роль естественного отбора в процессе формирования генетического полимор-

физма популяций, не увенчались успехом. При этом обе стороны единодушно указывали на шаткость эмпирической базы, являющейся опорой теоретического постулата неодарвинизма о ведущей роли отбора в упомянутом выше процессе. Однако на этом их единодушие и заканчивалось.

Левонтин был убежден в том, что отбор непосредственно участвует в формировании генетического полиморфизма популяций, но не путем селекции отдельных генов, а прямо воздействуя на генотип (контекст) как целое [16]. Таким образом, все многочисленные попытки увязать флуктуации концентраций тех или иных аллелей в различных популяциях с действием конкретных селективных факторов он считал бесплодными. По мнению Левонтина, подобный подход связан с серьезным методологическим заблуждением, заключающемся в ошибочном определении центра приложения селективных сил. В соответствии с его представлениями, таковым является не отдельно взятый ген, а генотип целиком.

В свою очередь Кимура считал, что неодарвинисты неверно определяют роль и место естественного отбора в эволюции организмов, закрепляя в основном за ним функцию «творца» генетического полиморфизма популяций [15]. При этом он указывал на крайне ограниченное число фактов, подтверждающих само наличие и ведущую роль отбора в процессе формирования генетического полиморфизма; подчеркивал, что там, где его роль в эволюции просматривается достаточно четко и определенно, обычно действует отрицательный отбор, направленный на элиминацию особей, несущих гены, существенно снижающие их приспособленность; приводил большое количество данных в пользу решающей роли в возникновении генетического полиморфизма стохастических процессов, обуславливающих закрепление в популяциях нейтральных или слабо отрицательных мутаций.

Таким образом, по мнению Кимуры, основная функция отбора направлена лишь на поддержание существующей биологической нормы; данная функция является охранительной и ее роль заключается в консервации сложившейся генетической структуры популяции. Реализуется она за счет элиминирующего действия отбора, устраняющего от

размножения носителей всех селективно значимых мутаций, поскольку указанные мутации, являясь зачастую функционально отрицательными [5, 10, 12, 15, 20], существенно снижают дарвиновскую приспособленность особей [5, 9, 20].

Преодоление кризиса неодарвинизма связано с 80-ми гг. XX века. Оно ознаменовалось глубокой ревизией СТЭ, нашедшей свое выражение в новом эволюционном синтезе (НЭС), осуществляемом между эволюционной генетикой и генетикой развития [8, 21]. По мнению Гилберта [8], данный синтез «может привести к переоценке наших представлений о механизмах, лежащих в основе эволюционного изменения и разнообразия животных». Его отправной точкой явились результаты исследований Кинга и Вилсона [22], установивших, что различия между структурными генами шимпанзе и человека – видов, принадлежащих к двум различным семействам – составляют около 1 %. Результаты полного секвенирования геномов человека и шимпанзе оказались поразительно близкими к данной оценке [23]. Кинг и Вилсон, основываясь на результатах своих исследований, пришли к достаточно радикальному выводу. Он гласил, что наблюдаемые между указанными видами существенные морфологические различия обусловлены, в основном, мутациями регуляторных генов [22].

Развивая данное теоретическое положение, Рэфф и Кофмен [21] постулировали наличие у высших организмов морфогенетических программ онтогенеза, создаваемых естественным отбором на базе сравнительно небольшого количества генов-регуляторов, функционирующих как переключатели альтернативных состояний или путей их развития. Подобный механизм управления онтогенезом способен обеспечивать морфологические изменения, в том числе и достаточно быстрые (сальтационное видообразование) в геологическом масштабе времени [8, 21]. В результате происходят эволюционные взрывы, приводящие к возникновению новых планов строения организмов [24–30]. Всего в биологической истории зафиксировано 55 планов строения организмов, но на сегодняшний день из них сохранилось лишь 33 [27, 29, 31, 32].

Новые планы строения организмов возникают вследствие модификации морфогенетических про-

грамм развития, контролирующих формирование предшествующих им планов [8, 21, 33]. Данное положение нашло убедительное подтверждение в молекулярно-генетических исследованиях последних лет, результаты которых выявили наличие ограниченного (небольшого) количества консервативных сигнальных путей, активно участвующих в морфогенезе у представителей видов, находящихся друг от друга на различных эволюционных расстояниях [33, 34].

В свою очередь, структурные гены, по мнению Рэффа и Кофмена, играют ведущую роль в модификации основного типа онтогенеза у медленно эволюционирующих видов. Этот процесс находится под контролем мощного стабилизирующего отбора и осуществляется путем «постепенной замены вариантов аллелей в соответствии с представлениями классической теории эволюции» [21]. Постулированный в рамках НЭС механизм исторического развития организмов в целом совпадает с представлениями Шмальгаузена об эволюционном процессе как самодвижущейся и саморегулирующейся системе [35, 36]. Однако Рэфф и Кофмен [21] существенно обогатили эти представления, разработав, в частности, теоретическое положение о различной роли носителей наследственной информации – структурных и регуляторных генов – в филогенезе.

Итак, в рамках НЭС удалось преодолеть кризис, порожденный ограниченностью некоторых теоретических положений СТЭ. При этом сохранился основополагающий постулат, унаследованный еще от классического дарвинизма, о ведущей роли отбора в морфологической эволюции организмов [5, 9, 12, 21, 37]. В современной редакции под ней подразумевается действие естественного отбора на уровне фенотипов, нацеленное на преобразование наследственной программы индивидуального развития организмов как ответа на изменяющиеся экологические требования [5, 8, 21, 38]. По мнению эволюционистов [5, 8, 21, 38, 39], чем раньше в онтогенезе осуществляются указанные преобразования, тем больший формообразовательный эффект может быть достигнут.

Чарльз Дарвин любил говорить о себе, как о человеке, умеющем удачно вкладывать деньги [1]. Он

был счастлив в браке с Эммой Веджвуд, своей кузиной и дочерью любимого дяди Джозайе. Одной из важнейших целей его жизни являлось обеспечение материального благополучия своего многочисленного семейства. Незадолго до смерти, последовавшей в Дауне 19 апреля 1882 года, личное состояние Дарвина оценивалось в 280000 фунтов стерлингов. Немалую его часть он заработал в результате биржевых операций. Однако, как показало время, самым удачным вкладом великого биолога явилось учение об эволюции организмов путем естественного отбора. Созданный им интеллектуальный продукт до сих пор приносит огромные научные дивиденды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Stone I. The origin: A biographical novel of Charles Darwin.—New York : Doubleday, 1980.—743 p.
2. Darwin Ch. 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.—162 p.
3. Mednikov B. Darvinizm v XX veke.—M.: Sovetskaya Rossiya, 1975.—224 p.
4. Chetverikov S. S. O nekotorykh momentakh evolyutsionnogo processa s toчки zreniya sovremennoy genetiki // Bull. MOIP, biology.—1965.—4, N 1.—P. 33–74.
5. Timofeev-Resovskiy N. V., Voronzov N. N., Yablokov A. V. Kratkiy ocherk teorii evolyutsii.—M.: Nauka, 1977.—297 s.
6. Shmal'gauzen I. I. Problemy darvinizma.—L.: Nauka, 1969.—493 p.
7. Mayr E., Provine W. The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology.—Cambridge: Harvard univ. press, 1980.—786 p.
8. Gilbert S. Developmental Biology.—M.: Mir, 1993.—Vol. 3.—350 p.
9. Mayr E. Zoologicheskii vid i evolyutsiya.—M.: Mir, 1968.—597 p.
10. Shmal'gauzen I. I. Faktory evolyuzii. Teoriya stabiliziruyushchego otbora.—M.: Nauka, 1968.—451 p.
11. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species.—New York: Columbia Univ. Press, 1937.—364 p.
12. Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process.—New York: Columbia Univ. Press, 1970.—505 p.
13. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection.—Oxford: Clarendon Press, 1930.—347 p.
14. Timofeev-Resovskiy N. V., Yablokov A. V., Glotov N. V. Ocherk ucheniya o populyatsii.—M.: Nauka, 1973.—277 p.
15. Kimura M. The neutral theory of molecular evolution.—Cambridge: Univ. press, 1985.—384 p.
16. Lewontin R. The genetic basis of evolutionary change.—New York: Colambia Univ. press, 1974.
17. Efroimson V. P. Vvedenie v meditsinskuyu genetiku.—M.: Nauka, 1969.—389 s.
18. Sheppard F. I. Estestvennyy otbor i nasledstvennost'.—M.: Nauka, 1964.—214 p.
19. Ford E. B. Ecological genetics.—New York: Chapman & Hall, 1971.—410 p.
20. Mazer K. Biometricheskaya genetika.—M.: Mir, 1985.—463 s.
21. Raff R., Kaufman T. Embryos, genes and evolution.—New York: MacMillan, 1983.
22. King M. C., Wilson A. C. Evolution at two levels in humans and chimpanzees // Science.—1975.—188, N 4210.—P. 107–116.
23. Cheng Z., Ventura M., She X. A genome-wide comparison of recent chimpanzee and human segmental duplications // Nature.—2005.—437, N 7055.—P. 88–93.
24. Markov A. V. Novyy podchod k modelirovaniyu dinamiki raznoobraziya fanerozoyskoy morskoy bioty // Zhurn. obsch. biologii.—2001.—62, N 6.—P. 460–471.
25. Ponomarenko A. G. Dannye paleontologii o proischozhenii chlenistonogikh // Evolyutsionnye faktory formirovaniya raznoobraziya zhitvnogo mira.—M.: KMK, 2005.—P. 146–155.
26. Rozhnov S. V. Morfologicheskie zakonomernosti stanovleniya i evolyuzii vysshich taksonov iglokozhikh // Evolyutsionnye faktory formirovaniya raznoobraziya zhitvnogo mira.—M.: KMK, 2005.—P. 156–170.
27. Ahlberg P. E., Clack J. A. A firm step from water to land // Nature.—2006.—440, N 7085.—P. 747–749.
28. Belayeva N. V., Blagoderov V. A., Dmitriev V. Yu. History of Insects.—Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002.—517 p.
29. Daeschler E. D., Shubin N. H., Jencins F. A., Jr. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan // Nature.—2006.—440, N 7085.—P. 757–763.
30. Shubin N. H., Daeschler F. A., Jencins, Jr. The pectoral fin of Tiktaalik roseae and origin of the tetrapod limb // Nature.—2006.—440, N 7085.—P. 764–771.
31. Gould S. J., Schwartz K. V. Wonderfull life.—New York: Norton. 1989.—395 p.
32. Margulis L. The live kingdoms.—San Francisco: Freeman, 1988.—467 p.
33. Gunbin K. V., Suslov V. V., Kolchanov N. A. Aromorfozy i adaptivnaya molekulyarnaya evolyutsiya // Vestn. VOGiS.—2007.—11, N 2.—P. 373–400.
34. Ney M. Molekulyarnaya evolyutsiya i filogenetika—Kyiv: KVIZ, 2004.—404 p.
35. Shmal'gauzen I. I. Kiberneticheskie voprosy biologii.—Novosibirsk: Nauka, 1968.—223 p.
36. Shmal'gauzen I. I. Problemy darvinizma.—L.: Nauka, 1969.—493 p.
37. Pianka E. R. Evolutionary ecology.—New York: Harper and Row, 1974.—356 p.
38. Dokinz R. Egoisticheskiy gen.—M.: Mir, 1993.—316 s.
39. Severzov A. N. Etyudy po teorii evolyutsii.—Berlin: RSFSR, 1921.—312 p.

УДК 001.92

Надійшла до редакції 19.02.09