

УДК 57 (09)

СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ ЧЕТВЕРИКОВ: УЧЕНЫЙ И УЧИТЕЛЬ

Н.В. Глотов

Марийский государственный университет

Исполнилось 125 лет со дня рождения одного из замечательных биологов XX века Сергея Сергеевича Четверикова.

Жизнь Сергея Сергеевича пришлась на суровое время коренных социально-экономических преобразований в России. Сын крупного промышленника, он жил в эпоху социалистической революции. По объему печатной продукции наследие Сергея Сергеевича довольно невелико. Однако по творческому вкладу в науку своего времени — огромно.

Несомненно, главная работа Сергея Сергеевича — «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926).

Выпускник Московского университета, широко образованный биолог, хорошо знавший и тонко чувствовавший жизнь природных популяций, обладавший обширнейшими познаниями в лепидоптерологии, свободно ориентировавшийся в общеэволюционной проблематике, обладавший подлинно вероятностно-статистическим мышлением, сорокалетний исследователь был полностью подготовлен к тому, чтобы совершить принципиальный прорыв в развитии биологических знаний — перебросить мост между генетикой и теорией эволюции (Тимофеев-Ресовский, Глотов, 1980; Артемьев, Калинина, 1994).

В 1905 г. Сергей Сергеевич опубликовал, как он сам говорит, «очерк» — «Волны жизни (Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.)». Это — работа студента Четверикова. На основе размышлений над данными литературы и собственных тонких натуралистических наблюдений Сергей Сергеевич показал огромные колебания численности природных популяций животных — «волны жизни» (wave of life) В. Хэдсона, 1872–1873. Широчайшее распространение в природе «приливов и отливов жизни» — факт. Но почему это имеет место и насколько важно для процесса эволюции?

«Один голый факт, без объяснения, без внутреннего смысла, ничего никогда не может ни доказать, ни опровергнуть. А внутреннего смысла приведенного факта мы не знаем» (Четвериков, 1983. С. 82).

Причины колебаний численности популяций многообразны. Роль случайных флуктуаций как особенного фактора динамики генетического состава популяции и как фактора эволюции была выделена в явном виде в самом начале 30-х годов Сьюэлом Райтом и независимо Д.Д. Ромашевым и Н.П. Дубининым. Случайные флуктуаций частот аллелей и генотипов обусловлены конечной численностью любой популяции, и их эффекты особенно заметны при низкой численности популяции. Термин «волны жизни» звучит, похоже, слишком романтично; Н.В. Тимофеев-Ресовский попытался преобразовать его в «популяционные волны». Прижился, однако, термин С. Райта «дрейф генов» (см.: Глотов, 1981).

В 1910 г. Сергей Сергеевич публикует, как было тогда положено, на немецком языке магистерскую диссертацию «Материалы по анатомии водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.)», на русском языке эта работа появилась только в 1983 г. (Tschetwerikoff, 1910; Четвериков, 1983). Сергей Сергеевич проводит детальное описание хитинового скелета *A. aquaticus*, постоянно обращаясь к обсуждению возможных физиологических эффектов и эволюционного значения морфологических структур.

«Основной фактор эволюции насекомых» (1915) — крупное эволюционное обобщение предыдущей работы. Пятью годами позже эта работа переводится на английский язык (Chetverikov, 1920). История биологии свидетельствует, что широкий взгляд на процесс эволюции определяет кругозор исследователя и является необходимой предпосылкой достижения им существенно новых результатов.

В течение ряда лет Сергей Сергеевич под разными названиями читал в Московском университете курс биометрии. Судя по воспоминаниям его учеников, в частности Елены Александровны и Николая Владимировича Тимофеевых-Ресовских, Сергею Сергеевичу удавалось показать слушателям самую суть вероятностно-статистического мышления (это они усвоили на всю жизнь) и выработать у них аккуратность и тщательность при проведении вычислений и оформлении работы. Математико-статистические знания самого Сергея Сергеевича сформировались, по-видимому, в значительной степени под влиянием его младшего брата Николая Сергеевича, блестящего знатока экономической статистики. Сборник трудов Николая Сергеевича, опубликованный уже после его смерти (Четвериков Н.С., 1975), показывает, насколько глубоким было понимание автором математико-статистических приложений к задачам экономики, понимания особенностей и тонкостей построения математических моделей реальных экономических процессов. Николай Сергеевич хорошо знал и классические работы по прикладной статистике, ему принадлежит сборник переводов работ В. Лексиса, В.И. Борткевича, А.А. Чупрова и Р.К. Бауэра (О теории дисперсии, 1968). В период ренессанса отечественной генетики (после лысенковского погрома 1948 г.) Николай Сергеевич много сделал для медицинской генетики, он перевел классические руководства Дж. Нилля и У. Шэлла «Наследственность человека» (1958) и К. Штерна «Основы генетики человека» (1965). (Поразительно, но в первой из этих книг издательство «забыло» указать имя переводчика! — Карпенко, 1975).

Таков был уровень познаний и достижений Сергея Сергеевича к началу 20-х годов XX века, оказавшихся рубежными для отечественной биологии. Первая мировая война, революция, гражданская война вырвали российскую биологию из русла мирового научного развития, где она занимала достойное место. Практически прервались научные связи, обмен научной литературой. А именно в эти годы лидирующее положение в биологии заняла генетика. Благодаря усилиям прежде всего «четырех разбойников» (как, по словам Н.В. Тимофеева-Ресовского, называли Т.Х. Моргана, К.Б. Бриджеса, А. Стертеванта и Г. Меллера) была сформулирована хромосомная теория наследственности. И вот в 1922 г. Герман Меллер приезжает в Советский Союз. Сразу же выявилась и глубина отставания российской биологии в генетике, и появилась реальная возможность освоить достигнутое за рубежом из первых рук (ссылки на литературу см. Глотов, 1981; Бабков, 1985). Это поняли и сделали необходимые выводы лидеры новой биологии — Н.И. Вавилов, Н.К. Кольцов, А.С. Серебровский, Ю.А. Филипченко, С.С. Четвериков. Слова Н.В. Тимофеева-Ресовского: «Сразу же возник вопрос: что делать нам? Попытаться встроиться в зарубежные направления исследований? Они дале-

ко ушли. Догонять? Бессмысленно. Нужно искать свой путь». Они нашли несколько таких путей. Один из них — четвериковский синтез генетики и теории эволюции.

Предпосылкой будущих успехов Сергея Сергеевича было еще одно важное обстоятельство. В Институте экспериментальной биологии вокруг Н.К. Кольцова и С.С. Четверикова сформировалась группа широко образованных молодых биологов, научная работа для которых была смыслом их жизни: Б.Л. Астауров, Е.И. Балкашина, Н.К. Беляев, С.М. Гершензон, А.Н. Промптов, П.Ф. Рокицкий, Д.Д. Ромашов, Е.А. Тимофеева-Ресовская (Фидлер), Н.В. Тимофеев-Ресовский, С.Р. Царапкин. Сергеем Сергеевичем был создан своеобразный рабочий семинар, получивший шутовское название Соор (совместное оранье). Семинар этот впоследствии ярко описан и самим Сергеем Сергеевичем, и молодыми участниками (Четвериков, 1983; Астауров, 1974; Рокицкий, 1974, 1975). Назову здесь только одну особенность семинара: реферировались интересовавшие участников статьи и монографии вне зависимости от того, на каком языке они были написаны. Н.В. Тимофеев-Ресовский вспоминал, что ему было предложено изложить и проанализировать содержание обширного итальянского зоологического труда: «И никого не интересовало, знаю я итальянский язык или не знаю. На то и образование гимназическое, и умение работать со словарями, и умение выделять существенное. Правда, нас, в отличие от нынешней молодежи, в гимназии учили латыни. А латинский, как известно, — основа многих европейских языков».

Начало XX века было отмечено резкими противоречиями между ставшими уже классическими дарвиновскими эволюционными представлениями о роли естественного отбора и представлениями генетиков о роли наследственной изменчивости в эволюции. С.С. Четвериков очень ясно сумел сформулировать эту проблему:

«... нередко приходится встречаться со взглядами и мнениями, если и не прямо враждебными генетике, то во всяком случае характеризующими крайне сдержанное и недоверчивое отношение к ней... В чем же причина этого недоверия?

Мне думается, что причину этому надо искать в том, что генетика в своих выводах слишком резко и определенно затрагивает некоторые уже давно сложившиеся общие теоретические взгляды, слишком жестко ломает привычные, глубоко гнездящиеся представления, а наша теоретическая мысль неохотно меняет хорошо накатанные колеи привычных логических обобщений на неровную дорогу новых, хотя и более соответствующих нашим современным знаниям, построений.

В такое же противоречие с обычными взглядами впадала генетика и по отношению к нашим общим эволюционным представлениям, и в этом, несомненно, гнездится причина, почему менделизм был встречен так враждебно со стороны многих выдающихся эволюционистов...».

И С.С. Четвериков формулирует основной вопрос, подлежащий исследованию:

«Как связать эволюцию с генетикой, как ввести наши современные генетические представления и понятия в круг тех идей, которые охватывают эту основную биологическую проблему?» (Четвериков, 1983. С. 171).

С.С. Четвериков обосновывает три основные популяционно-генетические посылки.

1. Мутационный процесс в природных условиях протекает точно так же, как и в условиях лаборатории. Поэтому мы вправе распространять по крайней мере некоторые выводы, полученные в лаборатории, на природные ситуации.

2. Один из таких выводов — непрерывное во времени возникновение новых мутаций у всех видов живых организмов, другой — рецессивность большинства вновь появляющихся мутаций по отношению к аллелям дикого типа, распространенным в природных популяциях.

3. Характернейшей чертой природных популяций является преобладание в них панмиксии, что делает возможным приложение закона Харди-Вайнберга.

Из этих посылок с необходимостью следует, что даже в случае отрицательного давления естественного отбора на гомозигот по мутантному гену последний надежно укрыт от действия отбора в гетерозиготе с доминантным аллелем дикого типа. Вследствие же панмиксии в соответствии с соотношениями Харди-Вайнберга редкий мутантный ген будет находиться в гетерозиготном состоянии: для малых значений частоты рецессивного аллеля q всегда $q^2 \ll 2pq$, поскольку в достаточно большой популяции крайне мала вероятность случайной встречи двух особей, несущих редкий мутантный аллель. Это означает, что даже вредная в гомозиготе рецессивная мутация будет сохраняться в популяции в течение ряда поколений; мутация будет «засосана» популяцией, но «не растворена» в ней. Поэтому за внешней фенотипической однородностью, мономорфизмом популяций должна скрываться их огромная генетическая гетерогенность.

«Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации [мутации, по современной терминологии], сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным» (Четвериков, 1983. С. 189).

Таким образом, С.С. Четвериков *дедуктивным*, путем, как это отметил М. Лернер (Lerner, 1961) в предисловии к английскому переводу статьи С.С. Четверикова (Chetverikov, 1961), *предсказал* генетическую гетерогенность природных популяций.

Важно подчеркнуть, что в статье С.С. Четверикова указан путь экспериментальной проверки его теории: гетерогенность популяций будет обнаружена, если провести инбридинг особей, взятых из природных популяций. Поэтому Е.А. и Н.В. Тимофеевы-Ресовские назвали его работу *теорией* (Timofeeff-Ressovsky, Timofeeff-Ressovsky, 1927). С.С. Четвериков предстает здесь перед нами как генетик и как блестящий представитель Московской школы зоологов.

Учениками Сергея Сергеевича тотчас были начаты работы с разными видами дрозофилы.

В 1925 г. в окрестностях Звенигородской гидрофизиологической станции под Москвой Б.Л. Астауровым, Е.И. Балкашиной, Н.К. Беляевым, С.М. Гершензоном, Д.Д. Ромашовым проводились сборы разных видов *Drosophila: phalerata, transversa, vibrissina, obscura, funebris*. Результаты этих опытов были опубликованы лишь десять лет спустя (Gershenson, 1934; Балкашина, Ромашов, 1935).

В 1926 г. Е.А. и Н.В. Тимофеевы-Ресовские исследовали Берлинские популяции *D. melanogaster* (Timofeeff-Ressovsky, Timofeeff-Ressovsky, 1927).

В 1926 г. С.М. Гершензон и П.Ф. Рокицкий провели обширные сборы в северокавказских популяциях *D. melanogaster* (Геленджик). В анализе материала участ-

вовали Б.Л. Астауров, Е.И. Балкашина, Н.К. Беляев, С.М. Гершензон, П.Ф. Рокицкий, Д.Д. Ромашов (Рокицкий, 1975). Полностью эти материалы опубликованы не были (Астауров, 1974; Рокицкий, 1974, 1975). Основные результаты исследований, однако, докладывались С.С. Четвериковым в 1927 г. на V Международном генетическом конгрессе в Берлине (Tschetwerikoff, 1928) и на III Всероссийском съезде зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде (Четвериков, 1928).

Наконец, в 1929–1931 гг. Е.И. Балкашина и Д.Д. Ромашов провели обширные сборы и генетический анализ *D. funebris* из разных мест страны (Москва, Киев, Ташкент и др.); эти материалы фрагментарно приведены в работах Д.Д. Ромашова (1931) и Н.П. Дубинина и Д.Д. Ромашова (1932).

В 1929 г. Сергеем Сергеевичем был подготовлен английский перевод статьи «О некоторых моментах ...», опубликован этот перевод не был. Но он содержал пятую главу и четыре дополнительных вывода — некоторые итоги работ его учеников по обнаружению генетической гетерогенности природных популяций дрозофил. В.В. Бабковым был опубликован обратный перевод этой главы на русский язык (см.: Четвериков, 1983. С. 219–226).

На V Международном генетическом конгрессе С.С. Четвериков делает из полученных данных основной эволюционный вывод:

«Все эти факты приводят к заключению, что обычные «дикие» популяции в высшей степени гетерозиготны в самых различных отношениях и поэтому представляют богатый материал наследственных изменений, которые могут быть использованы при изменении среды и поэтому должны играть решающую роль в эволюционном процессе» (Tschetwerikoff, 1928. Р. 39).

Генетики Европы и Америки были хорошо осведомлены о работах лаборатории С.С. Четверикова. Помимо названных выше публикаций Сергея Сергеевича и его учеников в зарубежных журналах, необходимо отметить систематическое цитирование этих работ Ф.Г. Добржанским и Н.В. Тимофеевым-Ресовским. Полное признание пионерских работ русской популяционно-генетической школы пришло, однако, позже (литературу см.: Глотов, 1981).

Сегодня известно, что, помимо четвериковского, существует множество других механизмов, обуславливающих генетическую гетерогенность природных популяций: широкое распространение полудоминантных мутаций с варьирующими пенетрантностью и экспрессивностью (С.М. Гершензон); большая приспособленность гетерозигот по сравнению с обеими гомозиготами (Ф.Г. Добржанский); отбор, зависящий от частоты аллеля (К. Пти, Л. Эрман); изменения вектора отбора во времени (Н.В. Тимофеев-Ресовский, С.М. Гершензон); внутривидовая гетерогенность среды (В. Людвиг) и др.

Сегодня мы можем сказать, что из природных популяций удастся выделить все типы мутаций, какие только ищут. Это — любые морфологические, физиологические, биохимические, вообще любые генные, хромосомные и геномные мутации.

Таким образом, представление о генетической гетерогенности природных популяций имеет сегодня силу «эмпирического обобщения» (В.И. Вернадский). Классическая работа С.С. Четверикова (1926) инициировала целенаправленные исследования природных популяций. Поэтому Сергей Сергеевич Четвериков — основоположник экспериментальной популяционной генетики.

В 1929 г. Сергей Сергеевич был ложно обвинен в антисоветской деятельности, выслан в Свердловск, затем во Владимир. В 1935 г. он переехал в Горький, где

многие годы заведовал кафедрой генетики и был деканом биологического факультета университета. На кафедре проводились разнообразные генетические исследования, особенно обширным и успешным был цикл работ по выведению мновольтинной расы китайского дубового шелкопряда. Однако блестящий взлет 20-х годов остался далеко позади. В 1948 г. «вейсманиста-морганиста» профессора С.С. Четверикова отправили на пенсию. Сергей Сергеевич доживал свой век с братом Николаем Сергеевичем. По мере возможности о нем заботились друзья разных поколений. Недавно опубликованная переписка Сергея Сергеевича с профессором-химиком А.А. Бунделем поражает глубиной знаний Сергея Сергеевича о его любимых бабочках (С.С. Четвериков, 2002; см. также Четвериков, 1984). В 1959 г. он продиктовал студенту В.Н. Сойферу примечания к своей знаменитой работе (Четвериков, 1965). Светлым лучом стало для Сергея Сергеевича присуждение Германской Академией естествоиспытателей «Леопольдина» Дарвиновской плакетты в связи со 100-летием публикации «Происхождения видов» (Сойфер, 1993; Четвериков, 2002; Никоро, 2005).

Ученики С.С. Четверикова, прежде всего участники Соора, сделали за свою научную жизнь очень много. По-разному сложились их судьбы в ту суровую, если не сказать жестокую, эпоху. Одним удалось оставить после себя отдельные блестящие работы, другим — создать свои, новые направления исследований (Глотов, 1981; Бабков 1985; Захаров, 2003).

Кто-то сказал, что большой Учитель — не всегда большой Ученый, но большой Ученый — всегда большой Учитель. Это — о Сергее Сергеевиче Четверикове.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемов Н.И., Калинина Т.Е.** Сергей Сергеевич Четвериков. М.: Наука, 1994. 160 с.
- Астауров Б.Л.** Жизнь С.С. Четверикова // Природа, 1974. № 2. С. 57–67.
- Бабков В.В.** Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 216 с.
- Балкашина Е.И., Ромашов Д.Д.** Генетическое строение популяций *Drosophila*. 1. Генетический анализ звенигородских (Московской обл.) популяций *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda // Биол. журн., 1935. Т. 4. № 1. С. 81–106.
- Глотов Н.В.** Очерк развития отечественной популяционной генетики // Исследования по генетике, № 9. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. С. 85–105.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д.** Генетическое строение вида и его эволюция. 1. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биол. журн., 1932. Т. 1. № 5–6. С. 52–95.
- Захаров И. А.** Генетика в XX веке. Очерки по истории генетики. М.: Наука, 2003. 77 с.
- Карпенко Б.И.** Жизнь и научная деятельность Н.С. Четверикова // Четвериков Н.С. Статистические исследования. М.: Наука, 1975. С. 5–19.
- Никоро З.С.** Это моя неповторимая жизнь. Воспоминания генетика. М.: Academia, 2005. 288 с.
- Нильс Дж., Шэлл У.** Наследственность человека. М.: Иностранная литература, 1958.
- О теории дисперсии / Составитель **Н.С. Четвериков**. М.: Статистика, 1968.
- Рокицкий П.Ф.** С.С. Четвериков и эволюционная генетика // Природа, 1974. № 2. С. 70–74.
- Рокицкий П.Ф.** С.С. Четвериков и развитие эволюционной генетики // Из истории биологии. Вып. 5. М., 1975. С. 63–75.
- Ромашов Д.Д.** Об условиях «равновесия» в популяции // Журн. эксперим. биол., 1931. Сер. А. Т. 7. № 4. С. 442–454.

- Сергей Сергеевич Четвериков:** Документы к биографии. Неизданные работы. Переписка и воспоминания. М.: Наука, 2002. 641 с. (Науч. наследство. Т. 28).
- Сойфер В.Н.** Власть и наука. История разгрома генетики в СССР. М.: Лазурь, 1993. 706 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Глотов Н.В.** Сергей Сергеевич Четвериков // Выдающиеся советские генетики. М.: Наука, 1980. С. 60–76.
- Четвериков Н.С.** Статистические исследования. М.: Наука, 1975. 388 с.
- Четвериков С.С.** Волны жизни. Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г. // Изв. Импер. о-ва любителей естествозн., антропол. и этнограф. 1905. Т. 98 (Труды Зоол. о-ва. Т. 13. Дневник Зоол. отдел. Т. 3. № 6. С. 1–5).
- Четвериков С.С.** Основной фактор эволюции насекомых // Изв. Московск. энтомологич. о-ва, 1915. Т. 1. С. 14–24.
- Четвериков С.С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Сер. А. Т. 2. № 1. С. 3–54; № 4. С. 237–240.
- Четвериков С.С.** Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы // Труды III Всеросс. съезда зоол., анатом. и гистол. в Ленинграде. 14–20 дек. 1927 г. Л., 1928. С. 52–54.
- Четвериков С.С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Публикация с авторскими примеч. 1959 г. // Бюлл. МОИП, 1965. Т. 70. № 4. С. 34–75.
- Четвериков С.С.** Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983. 373 с.
- Четвериков С.С.** Фауна и биология чешуекрылых. Новосибирск: Наука, 1984. 102 с.
- Штерн К.** Основы генетики человека. М.: Медицина, 1965. 690 с.
- Chetverikov S.S.** The fundamental factor of insect evolution // Smithsonian Report. Publ., 1920. № 2566. P. 441–448.
- Chetverikov S.S.** On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics // Proc. Amer. Philos. Soc., 1961. V. 105. № 2. P. 169–195.
- Gerschenson S. M.** Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura* Fall. // Am Nat., 1934. V. 68. № 719. P. 569–571.
- Lerner I. M.** Introductory note // Proc. Amer. Phil. Soc., 1961. V. 105. № 2. P. 167–169.
- Timofeeff-Ressovsky H.A., Timofeeff-Ressovsky N.W.** Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* — Population // Roux. Arch. Entw. Mech. Organ., 1927. Bd. 109, № 1. S. 70–109.
- Tschetwerikoff S.S.** Beiträge zur Anatomie der Wasserassel (*Aselus aquaticus* L.) // Бюлл. МОИП, 1910. Т. 24. № 4. С. 377–509.
- Tschetwerikoff S.S.** Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen // Verhandl. d. V Int. Kongr. Vererb. Berlin, 1927. Bd. 2. S. 1499–1500; Z. Indukt. Abst. Vererb. Berlin, 1928. B. 46. S. 38–39.