

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал



2019
XXVIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1744
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2019 № 1744

СОДЕРЖАНИЕ

- 1183-1223 Развитие и наследственность: три концепции.
А. А. ПОЗДНЯКОВ
- 1223-1231 Птицы Горно-Алтайского ботанического сада
и его окрестностей. С. Е. ЧЕРЕНКОВ
- 1231-1233 Находки новых для Рдейского заповедника видов птиц
в 2017-2018 годах. В. Ю. АРХИПОВ, Н. В. ЗУЕВА
- 1234-1236 Белощёкая казарка *Branta leucopsis* в Кандалакшском
заливе Белого моря. Е. В. ШУТОВА, М. Н. КОЖИН
- 1236 Первый случай гнездования горихвостки-чернушки
Phoenicurus ochruros в естественных биотопах
Горного Крыма. Б. А. АППАК
- 1237 О гнездовании черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*
на Кременчугском водохранилище. Н. Л. КЛЕСТОВ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X X V I I I
E x p r e s s - i s s u e

2019 № 1744

CONTENTS

- 1183-1223 Development and heredity: three concepts.
A . A . P O Z D N Y A K O V
- 1223-1231 Birds of the Gorno-Altai Botanical Garden
and its surroundings. S . E . C H E R E N K O V
- 1231-1233 Found new to Rdeysky reserve birds in the years 2017-2018.
V . Y u . A R K H I P O V , N . V . Z U E V A
- 1234-1236 The barnacle goose *Branta leucopsis* in Kandalaksha bay
of the White Sea. E . V . S H U T O V A , M . N . K O Z H I N
- 1236 The first case of the Black Redstart *Phoenicurus ochruros*
nesting in natural habitats of Mountain Crimea.
B . A . A P P A K
- 1237 On the nesting of the Pallas's gull *Larus ichthyaetus*
on the Kremenchug reservoir. N . L . K L E S T O V
-

A. V. Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

Развитие и наследственность: три концепции

А.А.Поздняков

Александр Александрович Поздняков. Институт систематики и экологии животных СО РАН.
Ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 28 февраля 2019

Научные концепции (гипотезы, теории) чаще всего воспринимаются биологами как некое *отражение* реальности. Очень редко они воспринимаются как *язык*, с помощью которого мы описываем определённый круг естественных явлений. С последней точки зрения большое значение приобретает логико-эпистемологический анализ различных представлений о живой природе. Эти представления необходимо проанализировать на логическую противоречивость, избыточность или недостаточность, а также на уместность их применения в том или ином теоретическом контексте.

Самой важной в науке о живом считается теория эволюции. В настоящее время в научном сообществе почти общепринятой является синтетическая теория эволюции (СТЭ). В нашей стране также достаточно популярна эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ), которая противопоставляется СТЭ. Остальные эволюционные теории (номогенез, неоламаркизм, сальтационизм) в целом почти никем не поддерживаются, однако отдельные элементы таких теорий некоторые авторы стараются включить в мейнстримные представления, невзирая на логическую несовместимость разных идей.

Один из разделов эволюционной теории связан с различными представлениями, касающимися изменения индивидуального развития (онтогенеза). Однако есть две большие проблемы, которые до сих пор не имеют удовлетворительного решения, что не способствует успешному развитию этого эволюционного раздела, а именно, соотношение эпигенеза и преформации и соотношение развития и наследственности.

Эпигенез и преформация

Противопоставление эпигенеза и преформации в науке о живом имеет длинную историю. Надо сказать, что в наше время при обсуждении этой темы по инерции ссылаются на представления трёхсотлетней давности, хотя за прошедшее время общенаучные представления сильно изменились. Вполне очевидно, что в наше время эту проблему следует осмыслить именно в контексте современных представлений.

Лишь в крайне упрощённом виде развитие живых существ можно представить как происходящее либо путём преформации, либо путём

эпигенеза. Индивидуальное развитие – процесс многоаспектный, поэтому в разных аспектах интерпретация этого процесса может и должна быть различной. Во-первых, в развитии различают две составляющие: *рост* (простое увеличение размеров зародыша) и *дифференциацию* (формирование различных органов из гомогенной массы). С этой точки зрения различают три типа: *преформацию* – «рост без дифференциации», *эпигенез* – «дифференциация при наличии роста» и *метаморфоз* – «дифференциация без роста» (Нидхэм 1947). Описанную типологию усложняют точки зрения, что в процессе развития один тип может сменяться другим, например, *преципитация* обозначает такое развитие, которое на ранних стадиях характеризуется как эпигенез, который позже сменяется преформацией (Нидхэм 1947).

Второй аспект усматривается в сопоставлении многообразия на разных стадиях развития: «условимся называть преформационными теориями те, в которых содержится мысль, что многообразие дифференцированного организма соответствует аналогичное многообразие факторов в исходный момент развития, причём эти факторы существуют с самого начала развития и неизменны до самого его конца. Эпигенетическими условимся называть те теории, в которых исходное состояние организма при развитии мыслится как нечто принципиально более простое, чем его сформированное состояние; т.е. простота исходной фазы (например, яйца) заключается не только в меньшем многообразии частей, доступных наблюдению, но и в большей простоте её факториальной конструкции. В течение развития могут появляться не только новые части организма, но и сами факторы развития могут в течение формообразования возникать заново, трансформироваться и умножаться» (Светлов 1978, с. 214). С этой точки зрения, действительно, говорить можно только о двух типах развития.

Третий аспект относится к причинной интерпретации развития. Здесь можно противопоставить *редукционизм*, когда предполагается, что развитие обусловлено факторами, содержащимися в частях, и *холизм*, когда предполагается, что развитие обусловлено целостным фактором. Собственно говоря, в обоих этих случаях развитие представляется детерминированным, точнее, с холистической точки зрения – *эквивинальным*. Только с преформистской точки зрения образ дефинитивной формы заключён в частях, точнее, совокупность частей развивается в дефинитивную форму, а с холистической точки зрения образ дефинитивной формы заключён в целом.

Эти две точки зрения не исключают возможность третьего типа развития, при котором существование общих причин, по сути, отрицается и считается, что развитие в данный момент времени обусловлено сложившейся структурой и локальными причинами, задающими направление развития в ближайшей перспективе. Например, представления

Р.Декарта о развитии животных, трактуемые как механистический эпигенез (Нидхэм 1947), относятся именно к этому типу. Так, по его описанию, зародыш животных представляет собой мутную жидкость. В результате брожения жидкость нагревается и в ней возникает движение. Результатом движения является перераспределение частиц жидкости, образование сгущений, дающих начало органам, в первую очередь, сердцу. По мнению Р.Декарта, основанием всех телесных движений животных является теплота, имеющаяся в сердце. В отличие от развития животных, развитие растений он трактовал как преформацию: «твёрдые и плотные семена растений могут иметь частицы, расположенные в определённом порядке, которые нельзя изменить без вреда для семени» (Декарт 1989, с. 440).

Современные представления, которые можно включить в этот тип развития, основываются на понятии самоорганизации (Белоусов 1987; Марков, Марков 2011).

Учитывая современный уровень общенаучных представлений, следует указать на важность противопоставления *структуры* и *процесса*. По отношению к развитию их соотношение можно представить в двух вариантах. В одном варианте структура определяет различные характеристики процесса. В другом – первичен процесс, он порождает структуры. Именно это противопоставление должно быть определяющим для описания характера индивидуального развития. В первом случае процесс в той или иной мере детерминирован определяющей его структурой, соответственно изменение процесса будет обуславливаться изменением структуры. Во втором случае процесс не детерминирован, соответственно, возможно его изменение в соответствии с обстоятельствами и, как следствие, изменение порождаемой им структуры.

Развитие и наследственность

На понимание этой области жизненных явлений сильнейшее влияние оказали ненаучные факторы, связанные с хозяйственной и юридической деятельностью человека. Так, по аналогии с юридическими формами наследства возникло представление о наследственности как о некой субстанции (веществе, частицах), которая передаётся от родителей к детям. Например, эту точку зрения отражает следующее определение: «под *наследственностью* принято понимать сохранение из поколения в поколение любого структурного признака в последовательности исторически связанных единств» (Матурана, Варела 2001, с. 60). Таким образом, создаётся впечатление, что наследственность – это *совокупность структурных признаков*, передаваемая от поколения к поколению. На несколько иной оттенок этого понятия указывает определение наследственности как свойства «организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями»

(Гиляров (гл. ред.) 1986, с. 395). Однако в случае многоклеточных организмов признаки в готовом виде передать следующему поколению нельзя, так как следующее поколение развивается из яйца или семени, споры. В этом случае признаки *формируются* в онтогенезе. Таким образом, сам термин *наследственность*, связанный с юридическим термином *наследство*, вводит в заблуждение.

Следует указать на аналогии. Так, размножение многоклеточного организма можно сопоставить с делением (размножением) клеток в онтогенезе и видообразованием (размножением видов). В случае клеток они делятся надвое, причём можно признать, что в результате такого деления каждая из дочерних клеток получает одинаковый набор структурных элементов. Этот процесс как раз и можно интерпретировать в терминах наследственности как передачи готовых структур следующей генерации клеток. Однако в онтогенезе в череде поколений клетки начинают дифференцироваться и производить различные типы, хотя исходно был всего один набор структурных элементов. Таким образом, в случае клеточного деления передача следующему поколению клеток каких-то структур никак не связана со *сходством* этих структур.

Собственно говоря, и на организменном уровне наследственность нельзя связывать со сходством, так как у одних и тех же родителей потомство бывает достаточно разнообразным. Как правило, в этом случае подразумевается, что в ряду поколений сохраняется видовая определённость: у львов не рождаются тигрята.

В случае видообразования (размножения видов) особи, принадлежащие к новым видам, различаются по каким-то свойствам. И, насколько мне известно, размножение видов никто не описывал в терминах наследственности. Итак, несмотря на сходство процессов, размножение объектов, принадлежащих к разным структурным уровням, описывается в контексте различных концепций. Учитывая эти примеры, в концептуальном отношении следует различать производство новых поколений (размножение) и устойчивое воспроизводство организации в череде поколений.

Терминологической ловушки при решении проблемы соотношения между развитием и наследственностью не избежал и такой великий аналитик, как А.А.Любищев, который считал, что «задача понимания наследственности естественно распадается на две большие проблемы: проблему передачи наследственного капитала от родителей к потомкам и проблему развёртывания, осуществления этого капитала» (Любищев 1925, с. 19). Получается, что наследственность, трактуемая в данном случае как передача факторов развития, предшествует*, т.е.

* Такое соотношение между развитием и наследственностью обусловлено механистическим характером естествознания. В контексте органицизма (целостного подхода) связи между частями соотносятся с целым, поэтому вместо линейной причинности наличествует круговая и сетевая причинность (Sattler 1986).

является причиной осуществления. Однако такая причинная связь между наследственностью и осуществлением представляется некорректной. Более того, осуществление в причинном и логическом смысле должно рассматриваться как первичное по отношению к наследственности. С этой точки зрения, факторы, обеспечивающие развитие, могут как передаваться по наследству, так и существовать вне самого организма.

Рассматривая организм в процессе онтогенеза, т.е. как *морфопроецесс* (Беклемишев 1994), в котором *организация* (форма) осуществляется в ходе *процесса*, можно представить три варианта соотношения между развитием и наследственностью.

Первый вариант решения проблемы имеет атомистический и редукционный характер: фактор, обеспечивающий развитие, представляет собой совокупность материальных элементов (зачатков, факторов), которые в развитии либо преобразуются в готовые органы (зачатки), либо преобразуют материал в соответствии с заложенной в них информацией (факторы). В этом случае элементы наследственности являются частью развивающегося организма. Эта версия развития соотносится с концепцией наследственности, которую следует обозначить как *корпускулярную*. Напомню, что метафорический характер фразы «признаки передаются по наследству» осознают далеко не все биологи, и эта фраза при её буквальной трактовке прямо вводит в заблуждение, так как никакие признаки многоклеточных организмов в готовом виде по наследству не передаются.

По аналогии с физикой, в которой материя имеет два основных состояния: вещество и поле, можно предположить существование фактора развития, имеющего *полевую* природу. Источником поля может быть как сам развивающийся организм, так и внешний объект. В теоретическом отношении наиболее разработана концепция биологического поля А.Г.Гурвича. Предполагается целостный характер этого поля. Если поле рассматривать как имеющее внешний источник, то в этом случае развитие никак не связано с наследственностью.

Третий вариант решения проблемы заключается вообще в отказе от признания существования каких-либо специфических факторов, обеспечивающих развитие. Если в первых двух вариантах предполагается наличие какой-то структуры (материальной или полевой), то в этом случае предполагается, так сказать, первичность процесса, порождающего некую структуру. Происходит самоорганизация в процессе развития. При этом большое значение придаётся внешним условиям или внутренней активности, выступающим в качестве индуктора развития, т.е. обеспечивающих воспроизводимость процесса. С этой точки зрения в неизменных условиях должна воспроизводиться одна и та же форма. Изменение внешних условий и/или изменение внутренней ак-

тивности индуцирует преобразование наличной формы. Очередное изменение условий влечёт за собой дальнейшее преобразование формы. Возврат к предыдущим условиям означает очередное изменение условий и преобразование формы, повторяющее прежнюю форму, т.е. форму, воспроизводимую в предыдущих условиях. Часто это явление интерпретируется как невозможность наследования приобретённых признаков*. Итак, в этом варианте в относительно постоянных условиях воспроизводится временно устойчивая форма. Соответственно, эту концепцию развития можно обозначить как *реляционную* (Шаталкин 2015), или как *эпигенетическую*.

Необходимо выяснить значение всех изложенных версий для эволюционной теории, для чего нужен анализ имеющихся в науке о живом идей и представлений по этой теме.

Корпускулярная концепция наследственности и развитие

Согласно классической преформистской версии детерминированность развития обусловлена частицами, которые в онтогенезе только растут за счёт притока веществ, достигая окончательных размеров. Согласно генетической версии детерминированность развития обусловлена внутренними материальными факторами, которые обуславливают формирование детерминированной формы в процессе обмена веществ. Поскольку классическая версия в настоящее время имеет только исторический характер, то следует кратко описать историю и характер идей, приведших к современным представлениям.

Идея преформации начала возрождаться во второй половине XIX века в качестве концепции наследственности. Согласно этой концепции, половые продукты (семенные жидкости) образуются путём стечения особых зачатков от всех частей организма. Эта концепция являлась умозрительной и обсуждалась среди философов и натуралистов XVII-XVIII веков (П.Гассенди, П.Мопертюи, Дж.Рэй, Д.Дидро), но только Ч.Дарвин придал концепции пангенезиса характер научной гипотезы, хотя и умозрительной.

Основываясь на материалах, описывающих влияние условий обитания на строение и физиологию особей, которые включают изменение свойств животных и растений в новых условиях обитания, содержания и культивирования или одичание при возврате в естественные условия, а также не видя существенной разницы между половым и бесполом размножением и придерживаясь точки зрения К.Бернара и Р.Вирхова

* Неоламаркисты возможность приобретения новых признаков и их унаследования объясняют такой схемой: изменение условий должно приводить к модификации формы; при возврате к прежним условиям модифицированная форма должна наследоваться. В контексте представлений о соотношении структуры и процесса такая схема является нелогичной.

на функциональную независимость элементов, составляющих тело, Ч.Дарвин предложил вполне логичную концепцию, объединяющую эти представления. Согласно его концепции, «каждая отдельная часть всей организации сама себя воспроизводит. Таким образом, яйцеклетки, сперматозоиды и пыльцевые зёрна, оплодотворённое яйцо или семя, а также и почки содержат в себе и состоят из множества зародышей, выделенных каждой отдельной частью или единицей» (Дарвин 1951, с. 724). Итак, согласно этой концепции, клетки отделяют от себя особые мельчайшие частицы – *геммулы*, содержащие в себе информацию о состоянии клетки в момент их отделения, размножающиеся делением и собирающиеся из всех частей особи в половые клетки, из которых развиваются особи нового поколения. Таким образом, с этой точки зрения в половые клетки стекается вся информация о строении особи, тем самым решается проблема наследования приобретённых признаков*. С этой точки зрения «начало новым организмам дают не органы воспроизведения или почки, но единицы, из которых состоит каждая особь» (Дарвин 1951, с. 738).

Чарльз Дарвин поддерживал выдвинутый физиологами взгляд на организм как мозаику относительно независимых частей. Поскольку эксперименты по регенерации и бесполому размножению показали, что даже из небольшой части индивида способен восстановиться целостный организм, то, по мнению Ч.Дарвина, это возможно в том случае, если геммулы присутствуют в каждой части организма: «как мы видели, физиологи утверждают, что каждая единица тела, хотя в значительной мере и зависит от других, всё же до некоторой степени независима или автономна и обладает способностью размножаться делением. Я делаю шаг дальше и предполагаю, что каждая единица отделяет от себя свободные геммулы, которые рассеяны по всей системе и при соответствующих условиях способны развиваться в такие же единицы» (Дарвин 1951, с. 739).

Согласно дарвиновской концепции, совокупность геммул представляет собой формативное вещество, причём геммулы обладают избирательным сродством к тому или иному типу клеток. Таким образом, «развитие каждой геммулы зависит от соединения её с другой клеткой или единицей, развитие которой только что началось» (Дарвин 1951, с. 742). То, что у потомства животных, у которых ампутирована какая-либо часть, эта часть развивается в нормальном виде, Ч.Дарвин объяснял тем, что геммулы размножаются и передаются в длинном ряду поколений, так что «продолжительная наследственная передача ча-

* В науке о живом уже больше сотни лет культивируется представление, что дарвинизм отличается от ламаркизма тем, что в последнем признаётся наследование приобретённых признаков. Если придерживаться этой точки зрения, то первым «настоящим» ламаркистом является Ч.Дарвин, поскольку именно он первым предложил концепцию, объясняющую наследование приобретённых признаков с *научной* точки зрения.

сти, которая удалялась в течение многих поколений, в действительности не представляет собой аномалии, потому что геммулы, первоначально происшедшие из этой части, размножаются и передаются из поколения в поколение» (Дарвин 1951, с. 753).

Вариант концепции пангенезиса был предложен К.Негели (Nägeli 1884). Согласно его представлениям, созданным в результате исследования строения крахмальных зёрен, информация о свойствах особи сосредоточена в половых клетках в особом веществе – *идиоплазме*. Мицеллы, составляющие идиоплазму, группируются в ряды, между которыми имеются разветвлённые динамические связи. Изменение связи между мицеллами и их расположения в идиоплазме влечёт за собой изменение свойств как развивающейся особи, так и свойств её потомков. Сложность структуры идиоплазмы коррелирует со сложностью строения особи. Соответственно, каждый вид живых существ имеет свою характерную идиоплазму. Так как оплодотворённое яйцо, размножаясь, даёт все клетки особи, то в них переходит и идиоплазма. Между идиоплазмой разных клеток существует связь, которая обуславливает возможность как передачи приобретённых признаков, так и бесполого размножения. В течение жизни индивида строение идиоплазмы меняется, причём изменение её строения в одном месте влечёт за собой перестройку идиоплазмы всего тела. Несмотря на то, что идиоплазма изменяется постоянно, это изменение в строении особи может выразиться лишь после того, как накопилась определённая сумма изменений, т.е. строение особи изменяется скачками, которые осуществляются после достижения некоторого уровня (порога) изменений. Идиоплазма изменяется под действием как внутренних, так и внешних факторов, причём внутренние факторы обуславливают общий план строения и его филогенетическое развитие, а внешние раздражения обуславливают приспособительные изменения строения, которые могут быть обратимыми (Холодковский 1923).

Дальнейшие исследования строения клетки и её ядра привели к открытию хроматина, описанного В.Флеммингом в 1870-х годах, и его хромосомной организации. Идея, что веществом (субстанцией) наследственности является именно хроматин, возникла у А.Вейсмана, которую он облёк в концепцию *зародышевой плазмы* (Weismann 1891). Самые мелкие частицы зародышевой плазмы *биофоры*, определяющие отдельные свойства клетки, объединяются в *детерминанты*, определяющие собой типы клеток особи, так как количество детерминантов соответствует количеству типов клеток. Детерминанты объединяются в *иды*, а последние в *иданты*, которые уже можно увидеть с помощью микроскопа. Под последними имелись в виду хромосомы (Вейсман 1905).

Учитывая деление клеток на половые и соматические и гибель последних после смерти многоклеточного организма, соответственно,

возможность связи поколений только посредством половых клеток, А.Вейсман предложил теорию *непрерывности зародышевой плазмы*. Он считал, что зародышевая плазма передаётся из поколения в поколения с самого начала зарождения жизни, и зародышевая плазма и соматоплазма (субстанция тела) всегда занимали различные сферы.

Основной причиной изменчивости особей является смешение зародышевых плазм двух индивидов при половом размножении, при котором возникают разнообразные комбинации детерминантов. Также на особь оказывают влияние различные внешние причины, причём как на соматические, так и на половые клетки. Однако в some они вызывают временные ненаследственные изменения, тогда как новым поколениям могут быть переданы лишь изменения зародышевой плазмы*.

Сопоставляя эти три концепции наследственности (Ч.Дарвина, К. Негели и А.Вейсмана), следует отметить в них признание уменьшения влияния внешних воздействий на наследственность. Если в гипотезе пангенезиса Ч.Дарвина геммулы, так сказать, фиксировали состояние клеток в текущий момент времени и осуществляли сохранение и передачу этой информации в будущих поколениях, то в концепции зародышевой плазмы А.Вейсмана признаётся воздействие неизвестных внешних причин на зародышевую плазму, дающих непредсказуемый эффект. Связь между элементами зародышевой плазмы и сомой имеет преформистский характер. Так, по представлению А.Вейсмана детерминанты при клеточном делении оплодотворённого яйца поровну распределяются в дочерних клетках. При следующем делении каждая клетка получает четвертую часть детерминантов. Уменьшение количества детерминантов при делении происходит до тех пор, пока не останутся детерминанты одного сорта, которые переходят в активное состояние и формируют клетку соответствующего типа. Такая клетка при дальнейшем делении может давать клетки только такого типа, т.е. её модификация в другой тип клеток невозможна. Таким образом,

* Очевидно, следует сказать об опытах А.Вейсмана с отрезанием хвоста мышам, которые недалёкие сторонники неодарвинизма и СТЭ оценивают как решающий аргумент против наследования приобретаемых признаков. Свои опыты А.Вейсман проводил в 1870-е годы, когда в качестве единственной концепции наследственности обсуждалась гипотеза пангенезиса Ч.Дарвина. Напомню суть этой концепции. Геммулы (частицы наследственности), содержащие в себе информацию о состоянии клетки в момент их отделения, размножаются делением и собираются из всех частей особи в половые клетки, из которых развиваются особи нового поколения. Отсюда понятна идея опытов А.Вейсмана. Если у мышей отрезать хвост, то геммулы, содержащие информацию о хвосте, не смогут поступить в половые клетки, следовательно, следующее поколение получит неполный комплект наследственной информации и у него хвост не сможет развиваться. Таким образом, опыты Вейсмана фальсифицировали гипотезу пангенезиса Ч.Дарвина, но не концепцию наследования приобретаемых признаков Ж.Б.Ламарка, основанную на упражнении или неупражнении органов.

В 1890-е годы и начале XX века А.Вейсман опубликовал несколько книг, в которых имеются главы с критикой идеи наследования приобретённых признаков (Weismann 1893, 1904; Вейсман 1894). В книге «Зародышевая плазма» он критиковал гипотезу пангенезиса Ч.Дарвина, но не сослался ни разу на свои опыты с мышами (Weismann 1893, р. 394-396). В полемике с Г.Спенсером А.Вейсман критиковал ламаркизм с разных сторон, но ни разу не упомянул свои опыты с мышами (Вейсман 1894). В книге «Эволюционная теория» две главы посвящены гипотезе наследования функциональных модификаций, но также нет никаких упоминаний об опытах с мышами (Weismann 1904). Надо думать, что в отличие от своих восторженных недалёких последователей, А.Вейсман очень хорошо понимал значение своих опытов.

с точки зрения А.Вейсмана развитие строго детерминировано, о чём говорит и сам термин *детерминант*, обозначающий «зачатки». Пассивная часть зародышевой плазмы в неизменном виде переходит в половые клетки развивающейся особи, формируя тем самым зачатковый путь и непрерывность зародышевой плазмы.

Важным моментом концепции А.Вейсмана является положение «один детерминант – одно свойство»: *«детерминант является для нас ничем иным, как элементом зародышевого вещества, от присутствия которого в зародыше зависит появление и специфическое развитие определённой части тела. Если бы мы могли удалить из зародышевой плазмы детерминант какой-нибудь конечности, то этой конечности не образовалось бы; если бы могли изменить его, то иначе выглядела бы и конечность»* (Вейсман 1905, с. 446). Таким образом, зародышевая плазма представляет собой сумму детерминант, причём отдельный детерминант может отвечать даже за особенность мельчайшей детали. Строение особи в целом носит мозаичный характер, обусловленный суммативностью детерминантов и выражающийся в независимости как наследования особенностей (признаков), так и их развития в онтогенезе. Наличие корреляции между некоторыми признаками А.Вейсман интерпретировал как случайность.

Параллельно с разработкой А.Вейсманом концепции зародышевой плазмы Г. де Фриз предложил свою концепцию внутриклеточного пангенезиса (Vries 1910a). Согласно его представлению, носителями наследственных свойств являются особые материальные частицы – *пангены*, содержащиеся в ядре в пассивном состоянии. Пангены «должны расти, размножаться и распределяться по всем или почти по всем клеткам организма при делении клеток. Они или неактивны (латентны), или активны, но размножаться могут в обоих состояниях. Будучи преимущественно латентными в клетках зародышевого пути, они развивают обычно высокую активность в соматических клетках» (Фриз 1932, с. 39).

Деятельными пангены становятся после выхода из ядра в цитоплазму, «при этом они должны были приобретать свои свойства, и именно свою способность расти и размножаться. Итак, только немногие однородные пангены имели необходимость выйти из ядра, чтобы при дальнейшем размножении сообщить свои свойства определённой части цитоплазмы. Этот процесс повторялся при каждой перемене функции протопласта, каждый раз из ядра выходили новые пангены, чтобы сделаться активными. В этом смысле вся цитоплазма состоит из выделенных ядром пангенов и их потомков» (Фриз 1932, с. 41). Таким образом, именно пангены представляют собой жизненные единицы (морфологические структуры, построенные из множества молекул), тогда как соли, сахара, белки, по мнению Г. де Фриза, представляли со-

бой просто водный раствор цитоплазмы. Индивидуальная изменчивость зависит от количества и соотношения пангенов. Новые свойства (видообразовательная изменчивость) появляются в результате изменения пангенов.

Другое направление в изучение проблемы наследственности заключалось в опытных исследованиях передачи свойств индивидов в череде поколений. Исследования проводились путём гибридизации различных сортов культурных растений, т.е. сортов, устойчивость которых поддерживается человеком в условиях разведения. В первой половине XIX века (работы О.Сажрэ) было обнаружено, что некоторые свойства сортов при скрещивании передаются потомству без изменения (без слияния в случае альтернативных признаков).

Многочисленные опыты были проведены Г.Менделем с большим количеством растений гороха, что позволило установить некоторые количественные отношения. Главным условием проведения опытов было то, что растения должны обладать константными и хорошо различающимися признаками (Сажрэ и др. 1935). Для объяснения результатов опытов Г.Мендель предложил следующую терминологию для обозначения признаков: *доминирующие* признаки – это признаки, которые проявляются в гибридах; *рецессивные* признаки – это признаки, остающиеся латентными в гибридах. Он установил, что во втором поколении соотношение между доминирующими и рецессивными признаками в среднем составляет 3:1, однако в единичных опытах отношения нередко сильно отличались от указанного (Сажрэ и др. 1935, с. 249).

На основании полученных результатов Г.Мендель сделал и теоретические выводы, объясняющие количественные соотношения между признаками: «мы должны по необходимости принять, что при возникновении константных форм у гибридного растения объединяются совершенно одинаковые факторы. Так как *одним и тем же* растением и даже *в одном и том же цветке* этого последнего производятся различные константные формы, то будет последовательно признать, что в завязях гибридов образуется столько различных зачатковых клеток (зародышевых пузырьков) и в пыльнике столько различных пыльцевых клеток, сколько возможно *константных* комбинаций, и что эти зачатковые и пыльцевые клетки соответствуют по своим внутренним свойствам отдельным формам» (Сажрэ и др. 1935, с. 263). Тем самым был намечен подход для подведения материальной базы под свободное комбинирование факторов.

На растениях фасоли результаты гибридизации были хуже из-за пониженной плодовитости гибридов, а в отношении окраски плодов и семян результаты получились сильно отличные от тех, которые получились в опытах с окраской гороха. Так, скрещивались формы фасоли с красно-пурпурными и белыми цветами. Гибриды вместо единообра-

зия дали смесь окрасок — от пурпурно-красной до бледно-фиолетовой. Грегор Мендель предположил, что окраска обусловлена несколькими самостоятельными факторами, наложение которых и создаёт почти непрерывный спектр форм (Сажрэ и др. 1935). Это решение соответствует той парадигме, с точки зрения которой он интерпретировал результаты опытов с горохом. Недаром некоторые историки полагали, что представление о соотношении наследственных факторов сложилось у Г.Менделя ещё до проведения опытов (см.: Гайсинович 1988). Действительно, результаты по гибридизации фасоли в контексте сложившейся парадигмы объясняются путём незначительного дополнения исходного постулата о двух альтернативных наследственных факторах. Но результаты по гибридизации ястребинки никак не вписывались в парадигму, даже с помощью её модификации, однако отказаться от принятой парадигмы, простой и так хорошо себя зарекомендовавшей в случае гороха, Г.Мендель уже не мог.

Вклад в дальнейшее развитие генетического понятийного аппарата внёс В.Иогансен, который, отталкиваясь от исследований Ф.Гальтона, пришёл к представлению о *популяции* как совокупности *чистых линий* (типов): «Прежде чем толковать популяцию как единство, нужно проанализировать её биологически, чтобы выяснить её элементы, т.е. чтобы получить понятие о самостоятельных типах, уже существующих в популяции. Только тогда можно решить, возможна ли и насколько допустима единообразная трактовка» (Иогансен 1935, с. 27). Очевидно, требуя необходимости достижения полной однородности материала, В.Иогансен всецело находился на редукционистских позициях. Константность самостоятельных типов, как он сам заметил, возможна в случае самоопыляющихся форм. Если формы перекрёстно-опыляющиеся, то выделение чистых линий невозможно.

В результате экспериментов по выведению (выделению) чистых линий В.Иогансен пришёл к выводу, что внешне сходные особи могут иметь разную наследственность. На этом основании для описания отношений между наследственностью и внешними характеристиками тела он предложил специальные термины, которым, правда, не дал чётких определений. Термин *фенотип* понимался В.Иогансеном как статистический тип, однородный по своим внешним признакам. Термином *ген* было обозначено нечто, содержащееся в гаметах, природа которого в настоящее время неизвестна, причём предполагалось, что для каждого свойства особи существует свой отдельный ген. Отношения между генами и фенотипом признавались сложными. По фенотипу ничего нельзя сказать о генах, так как чёткие фенотипические различия могут быть между особями, не различающимися генотипически. Также генотипически различные особи могут быть очень похожи фенотипически, и «по этой причине оно [генотипическое различие] имеет

огромное значение для того, чтобы чётко отделить понятие *фенотипа* (внешний тип, *Erscheinungstypus*) от понятия *генотипа* (*Anlagetypus*, можно сказать). С этим последним понятием, правда, мы не в состоянии работать – генотип чётко не предстаёт в явлении; производное понятие *генотипического различия*, однако, будет намного полезнее для нас» (Johannsen 1909, S. 130). Очевидно, эти понятия означали совершенно иное, чем то, что ими обозначают современные генетики (Churchill 1974). Двумя годами позже В.Иогансен дал почти современное определение: «“генотип” есть общая сумма всех “генов” в гамете или в зиготе» (Johannsen 1911, p. 132-133).

Ещё одно направление представляет мутационная теория возникновения стойких наследственных изменений. У этой теории, сформировавшейся на рубеже XIX-XX веков, имеются предшественники, которые обратили внимание на наличие в природе сортов, резко отличающихся от «типичной» формы. Более того, в пределах линеовидного вида в опыте А.Жордан выделил множество стойких форм, позже получивших название элементарных видов, или жорданонов, в отличие от «сборных» видов, или линеононов.

В эволюционистике вскоре после выхода «Происхождения видов» Ч.Дарвина, в противовес дарвинизму, возникла концепция, основанная на ведущей роли резко отличающихся индивидов. Первым такую концепцию предложил А.Кёлликер в *теории гетерогенного порождения* (*Theorie der heterogenen Zeugung*), согласно которой из яиц животных развиваются существа, не похожие на родителей (Кёлликер 1864).

Подробно эту концепцию развил С.И.Коржинский, который, как и А.Кёлликер, назвал её теорией *гетерогенезиса*. Эта теория исходит из того, что «среди однородного потомства от нормальных родителей неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных» (Коржинский 1899а, с. 255). Особенности, характеризующие эти экземпляры, передаются по наследству без изменений, т.е. гетерогенные вариации обусловлены внутренними изменениями яйцеклетки. Однако внешние условия также играют значительную роль: «благоприятные условия развития и хорошее питание в течение нескольких поколений, по-видимому, способствует возникновению гетерогенных вариаций, как будто нужно несколько поколений хорошего развития, чтобы в организме скопилось достаточно жизненной энергии для преодоления силы наследственности» (Коржинский 1899а, с. 256). Из этого утверждения следует антагонизм наследственности и изменчивости: «Наследственность и изменчивость, от чего бы ни зависели их реальные причины, можно представить себе как две силы, скрытые в организме, две тенденции, находящиеся в антагонизме. При нормальных условиях, т.е. в установившихся, не расшатанных расах безусловно господствует наследственность, определяющая тождество следую-

щих одно за другим поколений. Что же касается до тенденции изменчивости, то она не проявляется непрерывно. В течение многих поколений она должна, так сказать, накапливать энергию для того, чтобы наконец преодолеть силу наследственности и дать начало гетерогенной расе» (Коржинский 1899б, с. 86).

Согласно С.И.Коржинскому, гетерогенные вариации могут происходить во всех направлениях и во всех органах. Также гетерогенные вариации необходимо искать «среди потомства от чистых, т.е. не гибридных, и нормальных, т.е. установившихся, видов при условиях, устраняющих возможность гибридизации. Семена, полученные от таких растений, дают обыкновенно совершенно однородное потомство, вполне сходное со своими родителями» (Коржинский 1899б, с. 75). По его мнению, гетерогенные вариации представляют собой редкое явление.

В теории С.И.Коржинского содержится очень интересная идея, касающаяся антагонизма наследственности и изменчивости, из которой вытекает несколько следствий. По сути, наследственность понималась С.И.Коржинским как устойчивость воспроизводства данной формы. Он признавал наличие тенденции прогресса, отождествлявшейся им с тенденцией изменчивости. Интерпретировать всё это можно так. Имеется тенденция к совершенствованию, но она сдерживается устойчивостью воспроизводства формы (наследственностью). Эта тенденция прорывается в качестве вариаций при определённых условиях. В качестве первого следствия можно указать на необходимость высокого уровня свободной энергии для проявления вариации. Этот уровень достигается либо при благоприятных условиях, когда на поддержание существования уходит меньше свободной энергии, либо свободная энергия должна накопиться в чередующихся поколениях. Вторым следствием является пороговый характер проявления изменчивости. Третье следствие касается решения связи устойчивости воспроизводства формы с влиянием внешней среды. Так, механоламаркисты признавали прямое или косвенное влияние среды на изменение формы. Таким образом, они считали, что сначала воспроизводство формы зависит от внешних условий, но затем развивается устойчивость воспроизводства формы, т.е. её независимость от внешних условий, что нелогично. Возможны два способа решения этой проблемы. Во-первых, путём отказа от признания устойчивости воспроизводства, т.е. принятие точки зрения, что форма воспроизводится устойчиво лишь в данных неизменных условиях, а при изменении условий произойдёт изменение формы, которая и будет воспроизводиться до следующей смены условий. Эта версия была принята Ю.А. Белоголовым (1915). Во-вторых, путём отказа от зависимости воспроизводства формы от условий внешней среды. Эта версия была принята С.И.Коржинским.

В создание собственно мутационной теории наибольший вклад

внёс Г. де Фриз, который связывал мутационную теорию с теорией видообразования. Согласно его концепции, *мутация* представляет собой индивидуальную вариацию – свойство, резко отличающее данный индивид от других индивидов. Сущность мутационной теории заключается в том, что виды возникают посредством спонтанных вариаций (Vries 1909, p. 165). С этой точки зрения, «каждый вид имеет своё начало и свой конец. В отношении к жизни он ведёт себя, как индивид: он рождается, проводит короткую молодость, в зрелом возрасте стоит наряду с более старыми видами как равный и после более короткого или длинного существования приходит к концу» (Фриз 1932, с. 56).

Гуго де Фриз насчитал три типа мутаций, соответственно, три способа формирования видов. Прогрессивные мутации обуславливают появление нового свойства. Ретрогрессивные (параллельные, или субпрогрессивные) мутации выражаются в новых комбинациях свойств. Дегрессивные мутации активируют латентные признаки (Vries 1910b). Прогрессивные мутации приурочены к мутационным периодам, тогда как остальные типы мутации более или менее равномерно распределены во времени.

Наибольший вклад в развитие логико-понятийного аппарата хромосомной теории наследственности внёс Т.Х.Морган. Он начинал с работ по регенерации и эмбриологии, а затем перешёл к исследованию наследственности (Музрукова 2002). Основные работы по этой теме выполнены руководимым им коллективом на дрозофиле, которая легко содержится в лабораторных условиях, имеет короткий жизненный цикл, характеризуется большим количеством разнообразных мутаций. Результаты, полученные с помощью гибридологического анализа, легли в основу хромосомной теории наследственности.

Цитологические данные показали, что при делении клеток происходит удвоение и расхождение хромосом, а при мейотическом делении получают четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. Эти явления были проинтерпретированы в качестве механизма, обеспечивающего менделевский закон расщепления гибридов (Морган 1924).

Было обнаружено явление сцепления, или гаметической корреляции. Каждая отдельная группа сцепления была соотнесена с определённой хромосомой. Таким образом, локализация генов в одной и той же хромосоме обуславливает корреляцию между ними. Эта же локализация обуславливает отклонения от менделевского соотношения 3:1. Также выяснилось, что отклонения от этого соотношения имеют сложный характер, объяснить который можно линейным расположением генов в хромосоме и кроссинговером (перекрёстом) – обменом комплексов генов между двумя хромосомными нитями. Установить произошедший кроссинговер можно по не менее чем двум генам. Вероятность (процент) кроссинговера зависит от расстояния между генами: чем

дальше гены лежат друг от друга, тем выше процент кроссинговера. На этом основании было вычислено относительное положение генов на хромосомной нити. Аллельные гены (дающие альтернативные признаки при расщеплении) занимают одинаковые места в гомологичных хромосомах (Морган 1924).

В отличие от В.Иогансена, Т.Х.Морган термином *ген* обозначил фрагмент вещества хромосомы. Местоположение гена в хромосоме устанавливается путём гибридологического анализа отдельных чётко выраженных свойств. Однако концепция «один ген – один признак», согласно Т.Х.Моргану, является неверной: «Может быть, не будет слишком смелым сказать, что всякое изменение зародышевой плазмы может производить в теле животного изменения во многих направлениях. Естественно, конечно, что признак, выбираемый нами для наблюдения в известном случае, в целях большего удобства сопоставления, оказывается обычно наиболее бросающимся в глаза, чем-либо особенно выдающимся или просто более наглядным» (Морган 1924, с. 231). Таким образом, изменение гена затрагивает состояние многих свойств индивида. Согласно Т.Х.Моргану, все признаки изменчивы, однако преобладающая доля такой изменчивости обусловлена внешним окружением, поэтому «ген сам по себе постоянен, если даже признаки варьируют» (Морган 1924, с. 231). Также по внешнему состоянию изменчивого признака нельзя уверенно установить связь данного состояния признака с конкретным геном, так как одинаковые по выражению состояния признака могут быть обусловлены разными генами. Отсюда Т.Х.Морган сделал заключение о целостности зародышевой плазмы: один и тот же ген обуславливает проявление множества признаков, а каждый признак представляет собой результат взаимодействия множества генов.

Признавая целостность проявления зародышевой плазмы, Т.Х.Морган считал, что она не подрывает основы корпускулярной теории наследственности: «Самым важным моментом является здесь следующее: если даже каждый орган тела, в широком смысле, является продуктом всей зародышевой плазмы в её целом, однако сама эта плазма является построенной из элементов, независимых один от другого, по крайней мере в двух отношениях, а именно: каждый из них может испытывать изменения (мутировать) вне зависимости от изменений в других, и каждая пара элементов может отделяться от других в процессах расщепления и кроссинговера» (Морган 1924, с. 232-233). Также Т.Х.Морган не отрицал, что организм можно рассматривать как целостный объект, но он отвергал точку зрения, что целостность обеспечивается особым фактором типа энтелехии. По его мнению, целостность организма вполне может быть обеспечена целостностью зародышевой плазмы в указанном выше смысле.

По представлениям Г. де Фриза, С.И.Коржинского мутации – это *фенотипически* отличные от свойств родительских особей и устойчиво воспроизводящиеся в череде поколений новые свойства. На опытном материале Т.Х.Моргана показал, что фенотипически одинаково выраженные мутации нередко обусловлены изменением разных генов. Из этого следовало, что понятие мутации необходимо связывать не с фенотипическим проявлением, а с изменением *генов*. Поскольку Морган воспринимал ген как элементарную наследственную неделимую единицу, то он считал, что ген может измениться только целиком. Также, поскольку мутация обусловлена изменением гена, то фенотипически она могла как проявляться (в гомозиготном состоянии), так и не проявляться (в гетерозиготном состоянии). Но ситуация оказалась ещё более сложной. Так, в 1926 году О.Фохтом были введены такие термины для описания варьирования мутантов, как *пенетрантность* – частота проявления мутантного фенотипа среди всех мутантных особей, и *экспрессивность* – степень проявления признака в мутантном фенотипе.

По мнению Т.Х.Моргана, его работы по генетике окончательно опровергли учение о наследовании приобретаемых признаков. В данном случае особый интерес представляет то, как он формулировал проблему. Согласно представлению Моргана, это учение заключается в том, «что изменения клеток тела, происходящие в течение развития или в зрелом возрасте под воздействием внешних агентов, наследственны. Другими словами, изменения в признаках клеток тела вызывают соответствующие изменения в зачатковых клетках» (Морган 1936, с. 154). Если ранее сторонники этой концепции говорили о наследуемости приобретаемых свойств (признаках) *организма*, то Т.Х.Морган переформулировал проблему в сторону ужесточения, и речь уже пошла о приобретаемых свойствах *клеток*.

Любопытны также примеры, которыми Т.Х.Морган опровергал это учение. Приведу один из таких примеров полностью: «Если муха (*Drosophila*), имеющая зачаточные крылья (vestigial), скрещивается с обычной мухой с длинными крыльями, то потомство имеет длинные крылья. При разведении в себе получается отношение – три с длинными крыльями к одной с короткими крыльями. Последний тип оказывается константным в потомстве, хотя его родители и имели длинные крылья. Другими словами, признаки тела (длинные крылья) непосредственных родителей не произвели никакого действия на гены, которые дали короткокрылую муху во втором поколении» (Морган 1936, с. 154).

Не касаясь истинности или ложности самой проблемы наследования приобретаемых признаков, следует указать на характер аргументации противников этой идеи. Очевидно, в основе лежит обыкновенное неприятие идеи наследования приобретаемых признаков. Для опровержения этой идеи проблема переформулируется в более жёсткий вари-

ант, причём аргументируется эта переформулировка необходимостью проверки в опытных условиях с точными контролируруемыми параметрами. Но, если в новой формулировке требуется, чтобы внешний фактор изменил ген, то этому условию соответствуют факты изменения генов под действием рентгеновских лучей или химических веществ. И эти изменения передаются по наследству. Почему же они не признаются в качестве доказательства наследуемости приобретаемых признаков? Очевидно – в силу неприятия самой идеи наследования приобретаемых признаков.

Представление Т.Х.Моргана о значении его хромосомной теории наследственности лучше всего передают его собственные слова: «Наши данные бросили, по меньшей мере, луч света на процессы, столь правильные и столь простые, что можно предполагать их не очень далёкими от физических изменений; а порядок величины наследственных частиц столь мал, что допускает возможность поставить их в один ряд с молекулярными явлениями. Если так, то мы легко можем оказаться на дороге в обетованную землю, где биологические явления могут рассматриваться как явления физические и химические» (Морган 1937, с. 224).

История открытия структуры дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) драматична. Учёные вполне осознавали значение установления строения вещества наследственности и следствия этого для развития биологии и медицины. В гонке за приоритет победителями оказались Дж.Уотсон и Ф.Крик, описавшие модель ДНК.

Следующим шагом по установлению функционирования генов было открытие в 1961 году информационной (матричной) рибонуклеиновой кислоты (РНК), являющейся посредником между ДНК и белком. Тем самым было утверждено второе ключевое звено центральной догмы молекулярной биологии, касающейся реализации генетической информации: ДНК → РНК → белок, которое усложнило прежнюю схему: «один ген – один белок». Также в этом году был расшифрован генетический код.

После разработки метода секвенирования ДНК открытия посыпались одно за другим. Я укажу только наиболее важные из них, касающиеся структуры гена и организации наследственного аппарата в целом. Так, выявилось сложное строение генов, различное у прокариот и эукариот. У прокариот геном функционально состоит из оперонов, включающих регуляторные области: промотор и терминатор и один или несколько цистронов, т.е. собственно генов, кодирующих белки. У эукариот гены имеют мозаичное строение, т.е. транскрибируемый участок ДНК содержит экзоны – участки, копии которых составляют конечный транскрипт, и интроны – участки, удаляемые из первичного транскрипта в процессе сплайсинга. При альтернативном сплайсинге в ко-

нечный транскрипт включается только часть экзонов. Таким образом, на основе одного и того же кодирующего участка ДНК можно получить несколько разных продуктов.

Мобильные генетические элементы (МГЭ), обнаруженные Б.Мак-Клинток в конце 1940-х годов, как выяснилось в 1970-х годах, широко распространены во всех группах живых существ. Также выяснилось, что разные виды способны обмениваться МГЭ (горизонтальный перенос генов). МГЭ играют значительную роль в жизнедеятельности различных существ. Так, у бактерий они способствуют распространению устойчивости к лекарственным веществам, создают вспышки мутагенеза (мутационные периоды) и направленную мутагенную изменчивость, контролируют генную активность, участвуют в переносе генов между разными видами бактерий. У эвкариот МГЭ чаще всего осуществляют регуляторную функцию, но также повышают мутабельность генома (Хесин 1984).

Косвенно МГЭ и неинформативные (нетранскрибируемые) последовательности привели к представлению об «эгоистичной ДНК». Согласно этой концепции, живой мир составляют гены – воспроизводящиеся структуры (репликаторы), стремящиеся увеличить свою численность и строящие машины – тела для собственной защиты от неблагоприятных условий (Докинз 2013).

Выявлена модульная организация генома, структура и функционирование которой ещё недостаточно изучены. На хромосомном уровне такие модули рассматриваются как домены, представляющие собой единицы эпигенетической репрессии. Считается, что при хромосомных перестройках: дупликациях, делециях, транслокациях, – домены ведут себя как целое. Сам модуль представляет собой генную сеть – функциональную группу координированно экспрессирующихся генов, причём модули не имеют жёсткой структуры. Гены образуют модуль на функциональной основе, и в разные моменты онтогенеза они могут входить в различные генные сети. Иными словами, в онтогенезе модульная организация генома регулярно перестраивается, надо предполагать, исходя из нужд развивающегося организма. Следствием функциональной обусловленности модулей является их сложная иерархическая структура, причём модули комбинируются в генных сетях.

Открыт механизм метилирования ДНК, с помощью которого подавляется активность гена. Это явление стало предметом исследования эпигенетики.

В последовательности ДНК были обнаружены замены нуклеотидов, не влияющие на функцию гена. На этой основе М.Кимурой была создана теория нейтральности молекулярной эволюции. Также возникло представление о молекулярных часах, позволяющих вычислить время появления тех или иных молекулярных мутаций. На этой осно-

ве началась переработка системы организмов в рамках молекулярной филогенетики.

Многие исследователи начала XX века указывали, что свойства индивидов по некоторым параметрам (характеру изменчивости, времени появления в онтогенезе) можно разделить, по крайней мере, на две группы. На этом основании Ю.А.Филипченко предположил, что гены, находящиеся в хромосомах, могут отвечать лишь за признаки видового и внутривидового уровня. А носителями признаков родового и более высоких уровней должны быть особые зачатки (Филипченко 1929).

Деление свойств на две группы может быть проведено и по другим основаниям. Так, предлагалось деление свойств на «основные и поверхностные, материальные и признаки отношений, симметрии (то, что можно было бы назвать проморфологические), низших и высших систематических категорий, физиологически важные и неважные и т.д. К этому можно прибавить ещё противоположение, выдвинутое Бэтсоном, именно, меристические и субстантивные признаки (Bateson, Problems of genetics, 1913) и, наконец, кое-что общее имеет известное противопоставление химиками аддитивных и конститутивных свойств» (Любищев 1925, с. 82-83). Сам А.А.Любищев противопоставлял интерференционные (признаки, получающиеся в результате взаимодействия продуктов двух или нескольких генов) и субстантивные признаки, причём последние он понимал как проморфологические признаки, т.е. как признаки плана или типа.

Менделевскую концепцию наследственности А.Г.Гурвич критиковал со следующей позиции. Основываясь на том, что наследоваться могут все свойства и процессы, специфицируемые внутренними факторами, все признаки можно разделить на две группы: видовые, которые присущи всем особям данного вида, и индивидуальные, которые демонстрируют различия между особями данного вида, а также показывают сходство между родителями и потомками. Именно вторая группа признаков является предметом анализа в менделизме, причём гибридологический анализ можно сделать лишь в том случае, если скрещиваемые особи различаются по альтернативным модальностям какого-либо признака. В результате многочисленных экспериментов получается, что «Все эти бесчисленные и разнообразные черты, с которыми оперирует менделизм, так точно и независимо друг от друга передаваемые, как бы целиком перебрасываемые из поколения в поколение, производят, на первый взгляд, впечатление совершенно обособленных, существующих сами по себе свойств организма, отдельных зачатков, из которых будто бы и складывается весь организм и которые и исчерпывают собой “наследственность”» (Гурвич 1914, с. 848). Как заметил Гурвич, с этой точки зрения, конечно, можно представить, что окраска шерсти

млекопитающих или форма края листовой пластинки растений может быть обусловленная особыми факторами, однако эти факторы должны воздействовать на определённый субстрат. Если в случае окраски такой фактор, как пигмент, и можно мысленно отделить от субстрата (волоса) и признать за ним самостоятельное существование, то в случае листовой пластинки самостоятельность фактора «зубчатости» не может быть никаким образом признана, хотя при скрещивании растений крапивы с зубчатым и гладким краем пластинки эти признаки менделируют. Таким образом, менделизм как теория наследственности ничего не может сказать о факторах, обуславливающих формирование видовых свойств (Гурвич 1914).

Согласно современным данным, путём матричного копирования ДНК в череде поколений передаётся записанная на ней информация о структурных белках, ферментах и транскрипционных факторах, причём эта информация содержит примерно 30-40 тысяч генов и составляет у эукариот 3-15% объёма ДНК. Образно говоря, ДНК содержит информацию о строительных и сопутствующих материалах, облегчающих построение тела в онтогенезе. Однако рост тела до определённого размера осуществляется путём деления клеток. По достижении необходимого размера рост должен прекратиться. Однако какой фактор в нужный момент останавливает рост?

К этой же неспособности объяснить развитие организма относится и старое возражение А.Г.Гурвича против менделизма, которое, однако, является крайне актуальным в наше время. Так, сама методика менделевского определения генов подразумевает, что по наблюдаемому результату развития делается предположение о существовании гена, определяющего этот самый результат. Таким образом, «ген “а” существует для того, чтобы предопределить появление признака “А”. Конечная цель, а не путь её осуществления служит определением генов. А о том, что происходит между образованием набора генов в процессе оплодотворения и конечным результатом развития, теория генов ничего не говорит» (Гурвич 1977, с. 273). Напомню, что по этой же схеме построены все объяснения в современной биологии развития (evo-devo).

Теоретически легко представить, что с помощью кодонов в ДНК можно записать любой морфологический, физиологический или этологический признак. Вот только известные механизмы считывания и реализации информации – транскрипция и трансляция – не будут в состоянии эту информацию прочесть и реализовать. Для этих целей необходимы совершенно другие механизмы. Таким образом, все морфологические и организационные структуры, т.е. структуры, характеризующиеся геометрическими параметрами, невозможно представить в качестве продуктов реализации информации, записанной в ДНК, из-за отсутствия механизмов считывания и реализации этой информации.

Также обнаружена положительная корреляция между размером генома и объёмом клетки (Connolly *et al.* 2008; Kladnik 2015). Объяснить эту связь можно тем, что продукты, реализуемые на основе информации ДНК, в состоянии обеспечить потребности ограниченного объёма цитоплазмы (Токин 1979). В пользу этого утверждения говорят факты, что если размер клетки превышает определённые размеры, то обеспечение их жизнедеятельности возможно лишь за счёт нескольких ядер. Примерами чему являются клетки поперечно-полосатой мускулатуры животных, гифы многих грибов, некоторые зелёные водоросли. Также следует отметить, что метаболическая активность созревшей пыльцы крайне низкая, соответственно, объём пыльцевых клеток не связан с размером генома (Knight *et al.* 2010). Следует также указать, что у эукариот отсутствует связь между сложностью строения, размером генома и количеством генов (Колчанов и др. 2004).

Итак, информация, записанная на ДНК, обеспечивает различные потребности клетки в строительных белках и ферментах, а также в различных типах РНК. Объяснить в контексте корпускулярной концепции наследственности построение формы многоклеточного организма в процессе онтогенеза невозможно.

Биологическое поле как фактор развития

В теоретическом отношении физика признаётся в качестве лидирующей дисциплины на протяжении последних трёхсот лет. Многие физические представления и концепции заимствуются в другие научные дисциплины, в том числе и в науку о живом. Например, в XVIII веке динамическая концепция механики И.Ньютона стала общепризнанной, и многие естественные явления объяснялись с помощью понятия силы, что придавало таким объяснениям наукообразный характер. Науку о живом также не минула эта участь*.

«Силовую» терминологию применил К.Ф.Вольф в диссертации «*Theoria generationis*» (1759 год), посвящённой развитию растений и животных. По его представлению, развитие живого тела обеспечивает

* «Силовая» терминология использовалась эволюционистами разных направлений, начиная от Ж.Б.Ламарка, который представлял причины эволюции следующим образом: «все зиждется здесь на двух существенных основах, определяющих наблюдаемые факты и истинные принципы зоологии, а именно: 1. На силе жизни, результатом которой является упомянутое нарастающее усложнение организации. 2. На изменяющей причине, следствием которой являются разрывы и разнообразные неправильные отклонения в результатах проявления силы жизни» (Ламарк 1959, с. 131-132). Таким образом, согласно представлениям Ж.Б.Ламарка, усложнение организации обусловлено силой жизни, т.е. именно сила жизни является первопричиной и законом изменения организмов. Также Э.Коп считал, что акселерацию и ретардацию обуславливает *сила роста* (growth-force), или *батмизм* (bathmism), от разного количества которого в различных частях зародыша зависит его дифференциация. Соответственно, изменение количества силы роста в той или иной части зародыша обуславливает преобразование дефинитивной формы (Соре 1887). В целом динамические представления эволюционного фактора разнообразны. Так, в этом качестве выступают *сила жизни* (Ж.Б.Ламарк, В.Вааген, А. Годри), *сила роста* (Э.Коп, Т.Эймер), *молекулярные силы* (К.Негели, Л.С.Берг) (см.: Поздняков 2014). Если физические силы обуславливают пространственное перемещение тел, то, как считается, биологические «силы» обуславливают изменение организации в сторону её усложнения, усовершенствования.

ся силой: «под выражением: “Зарождение естественного органического тела” всеми согласно понимается образование данного тела во всех его частях и способ составления его из этих последних. Равным образом за начало [principio] зарождения согласно принимается та сила тела, которою осуществляется вышеуказанное образование тела» (Вольф 1950, с. 13). С этой точки зрения развитие и рост растений обуславливает существенная сила растения (*vis vegetabilium essentialis*), обеспечивающая поглощение, распределение и испарение жидкостей растением. В разных растениях существенная сила проявляется в разной степени. Сила действует на растительную субстанцию, которая обладает разной способностью отвердевания: «из различного отношения между существенной силой и затвердеваемостью сока вытекает как следствие не только разное расположение всех составных частей растения и их разное строение, но и разная форма тех же частей и самого растения» (Вольф 1950, с. 74).

По мнению антрополога И.Ф.Блюменбаха, развитие зародыша обеспечивает «сила развития». По его представлению, эта «сила» может рассматриваться по аналогии с силой тяжести И.Ньютона. Можно описать результаты её действия путём наблюдения, но «причина же её, совершенно так же, как причина выше названных, или любой другой, общепризнанной силы природы, остаётся для нас *qualitas occulta* (скрытое свойство)» (Дриш 1915, с. 66). На латыни он обозначил её как *nisus* (не *vis*) *formativus*. Более точным смыслом этого латинского словосочетания будет «формирующее усилие (стремление, порыв)». Позже А.Бергсон (2001) основу жизни, обеспечивающую функционирование и развитие живых существ, обозначил именно в этом смысле – как *жизненный порыв (напор)*.

В XIX веке физики начали создавать концепцию поля, и в настоящее время термином поле в физике обозначается набор значений физической величины, характеризующей протяжённое непрерывное тело в каждой её точке. Эти значения могут иметь как только скалярный, так и скалярный и векторный характер. Во втором случае поле приобретает динамический характер, т.е. оно может изменять свою пространственную конфигурацию, а его проявления могут интерпретироваться в силовой терминологии. Поле – это непрерывный пространственный объект. Биологи, как правило, отождествляют *непрерывность* и *целостность*. Поэтому поле интерпретируется биологами как целостный фактор.

Теория биологического поля активно разрабатывалась А.Г.Гурвичем. К этой концепции он пришёл в процессе решения проблемы витальных факторов. А.Г.Гурвич предложил не выяснять природу этих факторов, а анализировать следствия. Если они будут подтверждаться опытным путём, то исходное предположение следует рассматривать

как научную реальность. Таким образом, фактор должен рассматриваться как реальный, природу которого невозможно выяснить средствами, применяемыми в данный период, но результаты действия фактора можно исследовать имеющимися научными средствами.

На начальном этапе исследований А.Г.Гурвич выявил, что рост корешков луковицы обусловлен фактором, обеспечивающим не детерминацию процесса, а его нормировку*. Так как, по его мнению, «единственным логическим выводом из современных представлений о “наследственном веществе” является строгий детерминизм процессов развития» (Гурвич 1911, с. 153), то выявленная нормировка формообразования не может быть совместима с такой концепцией наследственности.

Согласно А.Г.Гурвичу, объектом наследственности не может рассматриваться какое-либо постоянное свойство, имеющееся у предка и потомка, в их «типичной» стадии развития, так как «Мы с таким же правом можем взять объектом наследственности и любой другой, скоро преходящий этап эмбрионального развития, и приходим, таким образом, к логической необходимости признать *истинно реальным* (т.е. независимым от нашего большего или меньшего интереса к любой стадии) *объектом наследственности – сам процесс осуществления* типичного хода эмбрионального развития» (Гурвич 1914, с. 856). В контексте причинного объяснения, как заметил А.Г.Гурвич, «нам прежде всего надлежит выяснить вопрос о силах, вызывающих наблюдаемый процесс. Если нам к тому же станет известен и источник, откуда исходят силы, конечно, тем лучше. Но знание лишь одного последнего нам, в сущности, бесполезно. Мы становимся, таким образом, по существу на динамическую точку зрения, и характер нашего исследования можно назвать динамическим учением о наследственности» (Гурвич 1914, с. 858). В этом случае важно выяснять не «природу» самих сил, а устанавливать закономерность (специфичность) результата их действия.

На раннем этапе своих исследований А.Г.Гурвич предложил «динамически преформированную морфу» в качестве нематериального, но пространственного фактора морфогенеза (Gurwitsch 1915, p. 769). С этой точки зрения, основываясь на эквипотенциальности клеток, можно утверждать, что судьба каждой клетки зависит не от её свойств и не от взаимодействия с соседними клетками, а от целостного фактора, причём «такая формулировка участия этого *надклеточного* фактора исчерпывает для нас всю его сущность и реальность» (Гурвич 1944, с. 11). Также А.Г.Гурвич считал, что этот фактор действует постоянно и его действие не ограничивается пределами клеток или зародыша. Действие этого фактора определяет движение клеток зародыша таким образом, что «в течение всего формообразования клетки ориентируют-

* Нормировка – это выявляемая статистическими методами зависимость явления от переменного фактора (Гурвич 1911).

ся при своём движении так, как если бы они притягивались некоторой “силовой поверхностью”, совпадающей с контуром окончательной поверхности зачатка. Эта силовая поверхность была названа “динамически преформированной морфой”» (Белоусов и др. 1970, с. 104). Очевидно, этот фактор имеет выраженный телеологический характер.

Позже А.Г.Гурвич предложил другое название – *эмбриональное поле*. А.А.Любищев считал, что это понятие вполне может быть включено в теорию наследственности. Для этого «достаточно предположить, что это эмбриональное поле способно быть в потенциальном состоянии, и что проблема осуществления и есть проблема актуализации потенциальной формы» (Любищев 1925, с. 97). Потенциальная форма вводится по аналогии с потенциальной и актуальной (кинетической) энергией. По мнению А.А.Любищева, понятие потенциальной формы применимо во многих случаях. Например, в случае гомологической изменчивости.

Дальнейшие исследования показали, что развитие зародыша может быть описано таким образом, что источник должен быть точечным, а его влияние на клетки должно зависеть от расстояния от источника до клеток. Также развитие некоторых структур может быть описано исходя из предположения, что имеется несколько источников, а их влияние на клетки описывается с помощью закона сложения векторов с получением совокупности эквипотенциальных поверхностей. В этом случае источник следует интерпретировать в качестве действующей причины, которая получила название эмбрионального, морфогенного или биологического поля. Однако, в отличие от физических полей, биологическое поле представляет собой регулирующий принцип, так как оно не совершает работы. Соответственно, проблема носителя поля не может быть решена (Гурвич 1944, с. 22).

По мнению А.Г.Гурвича, развитие концепции поля сталкивается со следующими проблемами: 1) данная конструкция поля может быть применима лишь для отдельного отрезка онтогенеза; 2) данная конструкция поля в случае сложных организмов может быть применена для описания развития только их частей, нередко произвольно выделенных; 3) с помощью концепции поля не удаётся описать поздние стадии онтогенеза; 4) концепция поля не описывает внутриклеточные процессы (Гурвич 1944, с. 22-23).

В предисловии к своей книге «Теория биологического поля» (1944 год) А.Г.Гурвич указал на «резкий поворот» своей концепции биологического поля. Однако оценка как собственных представлений Гурвича, так и восприятия его представлений друзьями должна учитывать следующие моменты. Во-первых, первоначальная интерпретация Гурвичем поля как целостного фактора является некорректной. Так, в работе, опубликованной в 1931 году, трактовку Гурвичем целого можно по-

нять из следующей цитаты: «элементы (клетки), составляющие эмбриональную закладку, объединены в “целое” (в коллективный предмет)» (Гурвич 1977, с. 56). Хотя в цитате целое заключено в кавычки, однако в дальнейшем тексте оно приводится без кавычек. В этом контексте под целым понимается совокупность однородных элементов. Свойства «целого» выявляются в результате статистической обработки, причём клетка в анализируемом отношении выступает как автономный элемент. А.Г.Гурвичем обосновывается возможность перехода от детерминации к нормировке, что позволяет сделать заключение о тождественности фактора, вызывающего и детерминацию, и нормировку. Таким образом, утверждение Гурвича о целостном характере биологического поля является декларативным. В соответствии с философскими представлениями о целостности поле в трактовке Гурвича не может быть признано целостным объектом.

Во-вторых, открытие митогенетического излучения прямо повлияло на изменение трактовки биологического поля: «Долголетняя работа над этим новым феноменом и привела нас к коренному пересмотру не только нашей первоначальной концепции поля, но и коренных представлений общей биологии, пересмотру, приведшему нас к расширенной теории поля, в которой, быть может, заложены основы будущей общей биологии» (Гурвич 1944, с. 6). Особо следует подчеркнуть указание А.Г.Гурвича, что поглощение ультрафиолета обязательно предшествует митозу.

Однако А.Г.Гурвич сделал одну существенную оговорку. По сути, он сформулировал проблему: имеются ли у нас какие-либо средства сделать выбор в пользу одной из версий: является ли зародышевое поле надклеточным или оно представляет собой синтез клеточных полей? Ответ был отрицательным: «Альтернатива, заключённая в этом вопросе, поскольку мы имеем в виду методы научного анализа, неразрешима. В самом деле, понятие “морфа” хотя и относилось только к движениям клеток и их траекториям, не исчерпывалось в каждой данной точке клеточного комплекса вектором, определяющим локальные параметры такой траектории. То же можно сказать и относительно синтезированного актуального поля совокупности клеточных полей и, поскольку ни в том, ни в другом случае нельзя думать о возможности конструкции реального поля клеточного комплекса, не имеет смысла говорить о дилемме» (Гурвич 1977, с. 251). Иными словами, выбор в пользу той или иной версии определяется не «методами научного анализа», а иными, уже ненаучными факторами. Надо заметить, что в начале XX века виталистические идеи активно обсуждались, и в их пользу приводилось немало доводов. Очевидно, в русле этой общей тенденции А.Г.Гурвич и трактовал свою «динамически преформированную морфу» как некий целостный нематериальный фактор. Однако через

30 лет ситуация изменилась радикально. Витализм был признан «ненаучной» теорией, и А.Г.Гурвич поменял свою трактовку поля в соответствии с мейнстримной общенаучной концепцией.

Итак, согласно новой трактовке, в случае клеток биологическое поле носит универсальный характер. В клетках поле создаёт и поддерживает молекулярную упорядоченность. Клеточное поле анизотропно, причём оно видоспецифично, что выражается в особой анизотропии поля каждого вида. Непрерывность и преемственность поля выражается в том, «что при делении клетки делится и её поле» (Гурвич 1944, с. 27). Поскольку поле действует и за пределами клетки, то комплекс клеточных полей создаёт общее поле, причём «свойства общего поля будут определяться не только количеством входящих в данный комплекс клеток и характером их полей, но не в меньшей степени и *пространственными взаимоотношениями и распределением* клеток. Из этого вытекает, что *свойство общего поля данного комплекса будет зависеть и от конфигурации целого*» (Гурвич 1944, с. 27). Учитывая преемственность поля, А.Г.Гурвич предположил, что клеточное поле связано с хроматином. Также он отказался от представления о существовании надклеточного поля.

В целом, общее поле имеет векторный характер, обусловленный взаимодействием клеточных полей, которое может быть описано с помощью геометрического сложения векторов полей клеток. Соответственно, конфигурация общего поля меняется по мере увеличения количества клеток, т.е. в процессе онтогенеза «эволюционирует лишь актуальное поле, которое, определяя бесконечно малый ближайший этап развития, является в то же время само непрерывной функцией от пройденного субстратом его воздействия пути» (Гурвич 1944, с. 105). По мнению А.Г.Гурвича, новая версия поля позволяет преодолеть проблемы, с которыми столкнулась прежняя версия.

Также новая версия поля позволяет обойти проблему целого. Ранее утверждалось, что с помощью понятия целого описание и объяснение онтогенеза сделать гораздо проще, чем без применения этого понятия. Однако теория клеточного поля позволяет описать положение и движение отдельной клетки по отношению к другим клеткам, т.е. без применения понятия целого (Белоусов и др. 1970, с. 128).

За прошедшие тридцать лет (от статьи в журнале «Природа» 1914 года до «Теории биологического поля» 1944 года) представление А.Г. Гурвича о наследственности практически не изменилось. Так, он считал, что проблема воспроизводства видовых свойств не решена менделизмом из-за порочности его метода, так как характер аппарата наследственности следует устанавливать «не по данным скрещивания, а лишь на основании детального анализа процесса их осуществления» (Гурвич 1944, с. 94). Если строго придерживаться менделевских идей,

то мы приходим к дуалистической концепции наследственности, когда наследование индивидуальных особенностей объясняется менделевскими факторами, а наследование видовых особенностей не может быть объяснено вообще. По мнению А.Г.Гурвича, объяснение наследования всех свойств возможно в контексте унитарной концепции наследственности: *«Не существует отдельных менделевских и основных (т.е. видовых) факторов наследственности. И если в окончательном виде проявляются два менделевских варианта, то это значит, что весь ход эмбрионального развития, приведший к их явлению, был несколько различен в том и другом случае»* (Гурвич 1944, с. 97). С этой точки зрения исследования должны быть направлены «не к выяснению локализации гипотетических обособленных факторов, обуславливающих тот или иной менделевский вариант, а к выяснению *причин и характера разновидностей всего хода эмбрионального развития*, приводящих к менделевским вариантам взрослого состояния» (Гурвич 1944, с. 98). Тогда получается, что «менделевские признаки являются как бы “пиками” или “максимумами” на общем фоне сдвига всего хода развития гетерозигот, сдвига, в своей большей части недоступного средствам анализа» (Гурвич 1944, с. 102). По сути, представления К.Уоддингтона о креодах отражают именно эту точку зрения.

Тот факт, что яйцеклетка обладает омнипотентностью, а клетки, происходящие в результате её деления, при котором происходит передача полного комплекта генов, ограничены в своей потентности, можно объяснить двумя способами: «либо хромосомы (гены) вообще не имеют непосредственного отношения к путям детерминации и дифференцирования клеток или клеточных групп, либо в каждой клетке существует специфический для неё фактор “отбора” необходимых генов, остальные же остаются неактивными» (Гурвич 1944, с. 96). В свете современных данных развитие объясняется именно со второй точки зрения, хотя частности, т.е. «механизм» активации и дезактивации конкретных генов описан достаточно подробно, однако отсутствует общая теория. Таким образом, современная теория развития представляет собой лишь конгломерат эмпирических данных и гипотез *ad hoc*.

А.Г.Гурвич предположил, что такая унитарная концепция наследственности возможна на основе биологического поля: «Единственной специфической видовой инвариантой является клеточное поле. При этом видовая специфичность поля проявляется в характере его анизотропии» (Гурвич 1944, с. 93). Поскольку концепция наследственности должна учитывать данные менделизма, то, по мнению А.Г.Гурвича, отношение между полем яйцеклетки и наследственным аппаратом следует толковать в пользу их отождествления, т.е. хроматин является и носителем наследственности, и источником поля. Поскольку поле имеет геометрический характер, то вариации поля должны интерпре-

тироваться как вариации его анизотропии. Из-за геометричности поля оно является непрерывным, т.е. вариаций должно быть бесконечно много. Следовательно, концепция наследственности, основанная на понятии биологического поля, может объяснить всё биологическое разнообразие.

Принцип биологического поля предполагался А.Г.Гурвичем в качестве основы теоретической (объяснительной) биологии. Он не сомневался, что на теорию биологического поля будет наклеен виталистический ярлык и пытался защитить свои представления. А.Г.Гурвич считал, что «стремление рубрифицировать, наклеивать ярлыки на каждую теорию, является пережитком религиозных, фанатических споров прежних веков и причиняет огромный вред свободной научной мысли» (Гурвич 1991, с. 40). В первую очередь он заметил, что какой-либо единой виталистической концепции не существует, поэтому дать точное, краткое, выразительное определение витализма невозможно. В широком смысле, по мнению Гурвича, целью витализма является создание автономной биологии. Эта цель может быть достигнута с помощью ассоциативного метода: «Для моделирования жизненных проявлений, заведомого уникальных (т.е. встречающихся только в живых системах), мы можем и, по-видимому, должны вводить новые, не встречающиеся в неорганических науках, сочетания понятий» (Гурвич 1991, с. 42).

Понимание естественных явлений, по мнению А.Г.Гурвича, можно интерпретировать как вывод дедуктивным путём неизбежности того, что мы хотим понять, из данных аксиоматического характера. Но если в физике такие данные предоставляет эксперимент, а вывод является простой экстраполяцией, то в биологии экспериментальные данные представляют собой исключение. Однако, по мнению Гурвича, именно теория биологического поля может быть основанием для понимания биологических явлений, аналогичного физическому эксперименту. Иными словами, теория биологического поля отражает специфику жизненных проявлений, но признание универсальности поля не означает, что оно определяет все жизненные явления, так как оно имеет «значение нормирующей инварианты стерических параметров, протекающих в живых системах молекулярных процессов» (Гурвич 1991, с. 172). Таким образом, действие поля определяет явления на низшем структурном уровне, т.е. клеточный уровень является определяющим для молекулярного уровня. С этой точки зрения высшие уровни, в частности, организменный, либо будут эпифеноменами, либо придётся предположить для них существование иного, независимого от биологического поля основания для понимания явлений, происходящих на этом уровне.

Итак, в первоначальной концепции поля А.Г.Гурвич декларировал его целостность и признавал его надклеточный характер. Однако проявления поля описывались с применением статистического подхода,

основанного на законах вероятности и предполагающего в данном отношении *автономность клеток*. Учитывая нацеленность А.Г.Гурвича на поиск универсального подхода в объяснении биологических явлений и его стремление теоретизировать в биологии по образцу физики и химии, эволюция его представлений в сторону редукционистского объяснения жизненных явлений вполне закономерна. Учитывая указанные обстоятельства, изменение А.Г.Гурвичем трактовки биологического поля, хотя внешне и демонстрирующее собой «резкий поворот», однако внутренне представляется вполне логичным и закономерным.

Поле может трактоваться не только в динамическом, но и в скалярном (градиентном) смысле, т.е. когда тело характеризуется некоторой величиной в любой своей точке, причём значение этой величины закономерно изменяется в выделенных направлениях. В эмбриологии градиентная концепция поля разрабатывалась параллельно динамической концепции поля.

В основе концепции Ч.М.Чайлда лежит представление о существовании в организме метаболического градиента, который ассоциируется с материальным градиентом: «Такие метаболические градиенты, я считаю, есть самое простое выражение физиологического единства и порядка в живой протоплазме, и в то же время они являются самой простой и основной формой органических осей так называемой полярности и симметрии и отправной точкой таинственной “организации”». Они являются факторами, определяющими направление роста и дифференциации, и поэтому являются основой геометрических пространственных отношений и временных последовательностей, которые возникают в процессе развития индивида» (Child 1915, p. 35-36). В общем полагается, что этот градиент отражает физиологическую активность, точнее, интенсивность обмена веществ, которая проявляется в интенсивности функционирования, роста, дифференциации, регулятивных процессов и может быть определена различными физиологическими методами (Светлов 1978).

По мнению Ч.М.Чайлда, концепция поля в эмбриологии имеет формальное значение, поскольку ссылка на поле указывает лишь на определённый порядок возможностей или потенций в некоторой области, но не даёт никакой информации в отношении условий, определяющих реализацию потенций. Концепция поля подразумевает какой-то упорядочивающий или контролирующий фактор, однако потенциальное поле и поле фактической дифференцировки не тождественны. В какой-то степени проблему можно свести к соотношению между полем и системой градиентов. В этом случае экспериментальные данные говорят в пользу того, что поле в наиболее общих формах представляет собой градиентную систему (Child 1941).

Сведение морфогенетического поля к градиентной системе, т.е.

представление метаболизма как фундаментального фактора развития, критиковалось некоторыми биологами. Одни из них утверждали, что нет никакой связи между формативными процессами и метаболизмом (Shearer 1930), другие утверждали, что метаболическая активность является результатом формативного процесса (Parker 1929). Очевидно, принятие той или иной трактовки связано с установлением места метаболической активности в ряду причинно-следственной цепи. Так, Ч.М.Чайлд в экспериментальных условиях с помощью химических веществ, как замедляющих, так и ускоряющих развитие отдельных областей, т.е. регулирующих метаболическую активность, получил уродливые формы, у которых нарушены пропорции частей. На этом основании он сделал вывод, что результатом изменения метаболической активности является изменение характера дифференцировки. Согласно Ч.М.Чайлду, без указания природы поля, т.е. без указания источника энергии поля, фактора, изменяющего энергию поля, концепция поля приобретает мистический характер (Child 1941). Однако описательная форма совершенно не обязательно должна отражать реальную динамическую картину. Дж.Паркер привёл пример с фабрикой, на которой можно обнаружить градиенты, но из этого нельзя делать вывод, что именно эти градиенты организуют фабричное производство. Прямой линейной интерпретация описательной формы как реальной движущей силы морфогенеза есть иллюзия (Parker 1929).

Как прежде предполагалось, поле представляет собой систему, все точки которой связаны и находятся в равновесии. Изменение активности в какой-либо точке влечёт за собой изменение активности в других точках с установлением нового равновесия (Huxley, Beer 1963). В отличие от этой классической трактовки, в современном понимании морфогенетическое поле связывается с клетками, точнее, с группой клеток, образующих конкретную структуру. Если в эту структуру мигрируют извне другие клетки, то они не интерпретируются в качестве элементов поля. Таким образом, морфогенетическое поле трактуется как имеющее чёткие границы и продуцируемое клетками (Davidson 1993), градиент которого задаётся молекулярным субстратом (Robertis *et al.* 1991). С учётом проявляемых целостных свойств поле определяется как область развивающегося организма с эмерджентным режимом, в общем обусловленным свойством групп клеток (Attalah *et al.* 2004). Соотношение классической и современной трактовки может быть проинтерпретировано как соотношение первичного поля, обуславливающего развитие зародыша на ранних стадиях, и вторичных полей, обуславливающих развитие органов на более поздних стадиях онтогенеза. Согласно одной из версий, такой характер морфогенетического поля объясняется его ограниченным радиусом действия, не превышающим 1 мм (Белинцев 1991).

Попытки высказаться в отношении природы биологического или морфогенетического поля встречаются достаточно редко. В большинстве своём концепция поля признаётся как полезная методологическая конструкция. Реже, как, например, А.Г.Гурвич на раннем этапе признавал биологическое поле как реальность, но считал, что имеющимися в распоряжении учёных средствами никаких заключений о его природе нельзя сделать. Поскольку полагается, что градиентные поля создаются градиентом концентрации химических веществ, то вопрос о природе поля может быть поставлен лишь в отношении динамических полей. В физическом отношении во внимание могут быть приняты лишь гравитационное и электромагнитное поля, но, очевидно, судя по проявлениям, биологическое поле свести к ним невозможно. В данной ситуации единственным выходом является предположение, что биологическое поле имеет какую-то иную, свою собственную природу. Однако поддержать эту точку зрения в современном научном сообществе означает подвергнуться обвинению в псевдонаучности и остракизму.

Однако концепция поля как полезной методологической конструкции может быть принята без каких-либо возражений (Кольцов 1936; Белоусов 1963; Токин 1979; Исаева, Преснов 1990), поскольку основания для введения такой конструкции заключаются «в признании необходимости некоторого специального механизма пространственной организации, как самостоятельной, не сводимой к генетической программе компоненты эмбриогенеза» (Белинцев 1991, с. 18). Возражения появляются тогда, когда пытаются дать ответ на вопрос о реальности (природе) поля, поскольку этот ответ выходит за рамки механистического мировоззрения. Однако концепция биологического поля как фактора развития сталкивается с определёнными проблемами.

Во-первых, биологическое поле интерпретируется как целое. Поскольку физические поля обладают непрерывностью, которая должна быть приписана и биологическому полю, а, как уже говорилось выше, биологи склонны отождествлять понятия целостности и непрерывности, то целостный характер биологического поля нуждается в обосновании. И здесь А.Г.Гурвич отметил расплывчатость представлений, связываемых с понятием целого, которые могут эксплицироваться в различных аспектах. Он подчеркнул, что вопрос – является ли целое как нечто дополняющее совокупность элементов, т.е. как нечто, существующее независимо от них? – лишён смысла. В случае биологического поля «целое определяется *чисто геометрическими параметрами и что ничего больше мы о нём не знаем*» (Гурвич 1977, с. 198). Иными словами, целое принимается как методологически полезная конструкция: «“Целое” – реальный фактор развития исключительно в силу того, что реальное, могущее сколько-нибудь удовлетворить *нас описание морфогенных* процессов возможно лишь в терминах или на языке *це-*

лого. Для научного анализа процессов морфогенеза эти рамки исчерпывающие и окончательные» (Гурвич 1944, с. 106). Сам А.Г.Гурвич необходимость описания развития в терминах целого обосновывал на противопоставлении с представлением о мозаичном характере развития, т.е. с утверждением, что развитие может быть описано с привлечением только одних элементов. Однако в отношении развития целое нельзя рассматривать как инвариант: «“Целое” данного момента, т.е. мгновенной фазы развития, определяет ход дальнейшего развития до следующего, бесконечно близкого этапа, приводящего в свою очередь к новой конфигурации “целого”. “Целое” на всём протяжении эмбрионального развития представляет, другими словами, *непрерывно* сменяющееся переменное и единственной инвариантой развития остаётся специфическое в видовом отношении собственное клеточное поле» (Гурвич 1944, с. 106-107).

Прежде чем оценить значение этого утверждения, необходимо привести другую точку зрения на целое. Напомню, что согласно концепции морфогенетического поля каждая точка характеризуется значением (скаляром) в случае градиентного поля и скаляром и вектором в случае динамического поля. Также согласно этой концепции градиент (изменение значений вдоль выделенного направления) является следствием напряжения самого поля. При внешних или внутренних возмущениях возникают точки напряжения, которые изменяют конфигурацию градиентов. В этом контексте под целостностью подразумевается, что значения поля в выбранной точке зависят от положения этой точки в целом. Эта зависимость обозначается как *позиционная информация* (Исаева, Преснов 1990; Webster, Goodwin 1996). Однако здесь есть формальные черты сходства в описательном отношении, но в теоретическом отношении нельзя говорить о тождественности этих двух описаний. Так, в случае поля можно говорить только о наличии фактора, который вынуждает данную клетку изменяться определённым образом. Этот фактор представляет собой элемент поля, воздействующий на субстрат (материал). При росте и дифференциации материала конфигурация поля изменяется, соответственно, в данном месте изменяется значение градиента, которое влечёт за собой и изменение в судьбе данной клетки. Однако в данном случае нельзя говорить, что изменение судьбы клетки обусловлено позиционной информацией. Например, в случае изменения напряжённости электрического поля, влекущее за собой изменение параметров детектора поля, некорректно говорить, что тот получил информацию об изменении своего положения в целом.

Зависимость элемента от его положения в целом подразумевает совсем иной «механизм», который легко понять при сравнении постоянных и переменных полей. Например, каждая точка постоянного элект-

трического поля характеризуется напряжённостью, величина которой может варьировать от точки к точке. Если заряжённое тело из одной точки, в которой на него действует сила с определённой величиной и направлением, перенести в другую точку, то на данное тело будет действовать сила с другими характеристиками. Однако напряжённость в данной точке не несёт никакой информации о конфигурации электрического поля в данном секторе пространства. Иными словами, утверждение, что при переносе заряжённого тела в другое место оно получило новую позиционную информацию, в соответствии с которой изменилось его движение, является некорректным.

В отличие от постоянного поля, например, переменное электромагнитное поле характеризуется большим количеством параметров. Его возмущения – электромагнитные волны – способны нести разнообразную информацию. Однако в данном случае необходимо учитывать некоторые моменты. Для того чтобы объект смог получить позиционную информацию, необходимы источник поля с кодировщиком информации, а реципиент должен иметь приёмник поля и декодировщик информации, а также механизм реализации считанной информации. Но тогда получается, что целое связано с информацией, а поле – это только посредник между целым и материальными объектами, реципиентами информации.

Таким образом, биологическое поле в трактовке А.Г.Гурвича не может претендовать на роль целостного фактора. Понятие целого необходимо для биологии, так как описание морфогенеза не может обойтись без этого понятия. Однако из сказанного выше вытекает, что целое может быть принято в следующем контексте: имеется некая потенциальная форма геометрического (пространственного) характера, ограничивающая размеры дефинитивного организма, т.е. выходящая за пространственные границы зародыша. По мере роста и дифференциации зародыша его клетки попадают в места с другими параметрами потенциальной формы, т.е. «силы», влияющие на клетки данной части зародыша, изменяются в зависимости от осуществления потенциальной формы. В этом контексте нет необходимости в понятии позиционной информации.

С этой точки зрения возможность осуществления регуляций и регенераций зависит, в первую очередь, от характеристик клеток зародыша и дефинитивной формы. Очевидно, что электрическое поле не может действовать на незаряжённые тела. Точно также и биологическое поле не может действовать на клетки, если они не обладают способностью (или потеряли её) воспринимать его.

Во-вторых, поле интерпретировалось А.Г.Гурвичем как видовая инварианта, причём «даже при допущении наиболее простой формы анизотропии (уплощённого эллипсоида) возможное разнообразие по-

лей с избытком покрывает те требования, которые могут быть предъявлены с точки зрения обоснования видовой специфичности организма» (Гурвич 1944, с. 148). Напомню, что концепция поля как фактора наследственности была предложена Гурвичем в противовес менделизму, фокусирующему внимание на наследовании индивидуальных особенностей. С учётом современных знаний, корпускулярная (генетическая) наследственность несёт информацию о строительном материале, необходимом для построения тела живого существа, и не может нести информацию об индивидуальных особенностях геометрического характера, например, информацию о форме носа. Таким образом, воспроизводство индивидуальных особенностей пространственно очерченных структур не может быть объяснено ни в контексте корпускулярной концепции, ни в контексте концепции биологического Гурвича. В последнем случае формирование таких индивидуальных структур возможно объяснить путём введения гипотез *ad hoc*. Однако очевидно, что в отношении каждой особенности придётся привлекать свою отдельную гипотезу для объяснения её формирования. Таким образом, этих гипотез *ad hoc* наберётся слишком много, поэтому для объяснения формирования индивидуальных особенностей необходима какая-то единая концепция. Напомню, что в физике признаётся существование всего четырёх фундаментальных полей, каждое из которых действует единообразно на материальные объекты. Если биологическое поле рассматривать по аналогии с физическими полями, то каждое видовое инвариантное поле следует интерпретировать как особый вид поля. А если индивидуальные особенности интерпретировать также в качестве проявления отдельного вида поля, т.е. принять точку зрения, что развитие каждого индивида обуславливается полем с особой конфигурацией, то получается, что поле нельзя рассматривать в качестве инварианты.

В-третьих, А.Г.Гурвич отмечал, что в контексте менделизма наследственные факторы сопоставляются со строением дефинитивного организма, соответственно, эта концепция имеет преформистский характер. Ранняя версия поля А.Г.Гурвича также была преформистской, но после «резкого поворота» представление о характере поля в данном отношении поменялось на противоположное: «актуальные поля зародыша являются в каждый данный момент исключительно функцией от двух переменных: пространственного распределения клеток и вестигиальных процессов, которые в свою очередь представляют функцию от актуальных полей предшествующего момента и т.д. Основным параметром этой функциональной зависимости является инвариантное *специфическое* для данного вида поле. Таким образом, ни в одном моменте развития и ни в одном из привлекаемых для описания его хода факторе не встречается упоминание о конечном результате» (Гурвич 1944, с. 149). Действительно, описать развитие можно без привлечения

представления о конечном результате, только что даёт такое описание? Только то, что оно согласуется с парадигмальной установкой на недопустимость в науке телеологических представлений? И соответствует установке А.Г.Гурвича о построении биологии по образцу физики? В своём стремлении к физикализации биологии А.Г.Гурвич явно выдавал желаемое за действительное: «Закономерный ход развития и закономерность его конечного результата обусловливается взаимоотношениями актуальных полей зародыша. Видовая *специфичность* этих взаимоотношений определяется исключительно параметрами анизотропии клеточного инвариантного поля и невозможно составить определённого представления об этой видовой специфичности, исходя из характеристики конечного результата развития» (Гурвич 1944, с. 149-150). Но ведь экспериментально показано, что развитие имеет эквивалентный характер. Интересно, как можно по ранним этапам онтогенеза определить видовую специфичность без учёта конечного результата, если эти этапы характеризуются большим разнообразием?

В-четвёртых, это проблема источника поля, для решения которой существуют два способа. Так, в соответствии с общепринятыми представлениями источник поля заключается в соответствующем объекте, например, материальное тело является источником гравитационного поля, заряжённое тело – источником электрического поля. С этой точки зрения живые тела должны являться источником биологического поля. Например, А.Г.Гурвич считал, что источником поля является хроматин, т.е. не организм в целом, а его часть, причём «мы связываем “источник” поля с хроматином. Понятие частицы хроматина остаётся при этом неопределённым, так как для введения термина “молекула хроматина” нет в настоящее время достаточных оснований» (Гурвич 1991, с. 163). Однако по аналогии с физическими полями придётся признать, что полевые эффекты должны проявляться либо при взаимодействии нескольких источников поля, либо при воздействии поля на объект, способный воспринять это действие. Если же эффект ограничивается самим источником, то это не поле, а что-то иное. Другими словами, для обозначения явления был выбран некорректный термин.

Согласно второму способу решения проблемы, источником поля является не объект, а пространство, трактуемое как источник поля. Тела только обладают свойствами, позволяющими им реагировать на действие поля. Например, массивные тела реагируют на гравитацию, заряжённые – на электрическое поле. В соответствии с этой аналогией живые объекты должны обладать свойством, дающим им способность реагировать на биологическое поле. Если не концентрироваться на деталях, то первоначальные взгляды А.Г.Гурвича основывались именно на этой точке зрения, а затем он перешёл к идее, что источником поля является какая-то структура живого объекта. Напомню, что П.Г.Свет-

лов считал, что природа биологического поля такова, что его следует считать чем-то внешним по отношению к материалу, на котором проявляется её действие (Светлов 1978).

В любом случае возникает проблема фиксации биологического поля, принципиально нерешаемая в контексте современного естествознания, так как детектор поля должен быть живым или включать в качестве своей составной части живой объект. Соответственно, по аналогии с физическими полями следует предположить, что действие силы или поля на живой объект должно быть однообразным. В практических исследованиях такое действие описывается как исходящее из точечного источника, реже как индуцированное эквипотенциальной поверхностью. Однако такое однообразное действие поля не может объяснить огромное разнообразие живых существ.

Смену представления А.Г.Гурвича на природу биологического поля можно интерпретировать как переход от холистической к редукционной точке зрения. Вполне очевидно, что экспериментальные данные во многих случаях допускают трактовку в контексте разных структур мышления (парадигм), тогда выбор трактовки, принятие той или иной точки зрения – это вопрос, относящийся уже не к научной сфере, а к сфере философских предпочтений автора. И переход А.Г.Гурвича к редукционной точке зрения можно трактовать так, что он, дрейфуя в сторону универсальности физикалистского подхода, не смог найти аргументы в пользу целостного характера биологического поля в контексте физикализма. Таким образом, можно указать на несовместимость представления о биологическом поле как целостном факторе и физикалистского подхода, игнорирующего индивидуальные параметры.

Итак, в целом следует признать, что во многих случаях, если не в большинстве, силовая и полевая терминология является некорректной, так как слова «сила» и «поле» использовались для обозначения таких факторов, которые не могут рассматриваться по аналогии с физическими: «наша формулировка основного свойства биологического поля не представляет по своему содержанию никаких аналогий с известными в физике полями (хотя, конечно, и не противоречит им)» (Гурвич 1991, с. 166). Единственный вариант непротиворечивой трактовки биологического поля как целостного фактора – это её эйдетическая трактовка.

Мне известна единственная попытка трактовки фактора развития как эйдоса, но так и неразработанная в деталях – это точка зрения Е.А.Шульца, что динамически преформированная морфа А.Г.Гурвича должна быть *представлением*. В процессе развития *представление* можно интерпретировать как *чувство формы* (морфэстезию) – как план, в соответствии с которым в онтогенезе развиваются органы. Морфэстезия отражает несоответствие между *представлением* и осу-

ществлённой на данный момент формой и производит регуляцию онтогенеза (Шульц 1916). Различные примеры эквивинальности онтогенеза привели Е.А.Шульца к необходимости введения нового понятия: «везде здесь мы наталкиваемся на понятие индивидуальности, т.е. на целое, которое больше, чем сумма частей, на план или, как я бы это назвал, пользуясь определением Аристотеля, – на *παράδειγμα* (парадигма), которую нельзя всегда искать в отдельных зачатках, так как она выходит за их пределы и может быть переведена на другие зачатки» (Шульц 1916, с. 152-153). К сожалению, из-за преждевременной смерти он не смог завершить разработку эйдетической концепции развития.

Заключение

Итак, в ДНК содержится информация о строительных элементах (структурных белках), а также о других макромолекулах, из которых либо устроено живое тело, либо такие макромолекулы участвуют в процессе биохимического обмена. Эта информация передаётся по наследству в процессе деления клеток, о чём подробно описывается корпускулярной концепцией наследственности.

Однако в ДНК отсутствует информация о плане (организации), в соответствии с которым строится тело. Как показывают вышеописанные материалы, биологическое поле также не может служить таким планом. Можно предположить, что такого плана, зафиксированного в какой-либо структуре, не существует вообще, т.е. живое тело в процессе развития строится эпигенетически, как новообразование, осуществляя процесс самоорганизации.

Если эпигенез интерпретировать в терминах процесса и структуры, то тогда структуру следует рассматривать как эпифеномен, формирующийся путём самоорганизации. При относительно неизменных условиях существования в новом поколении формируется структура, сходная со структурой предыдущего поколения. При изменении условий процесс формирует несколько иную структуру, которая будет повторяться при сохранении этих условий. Были разработаны концепции, в которых развитие описывается именно так.

Однако гораздо более распространены такие концепции, в которых утверждается, что развитие формы обуславливается некой структурой, передаваемой по наследству. Также в них утверждается, что процесс не полностью детерминирован, и он может изменяться под действием внешних причин. В таком случае осуществляется несколько иная форма, которая каким-то образом начинает устойчиво воспроизводиться в следующих поколениях, независимо от вызвавшей её причины. Эти изменения оказываются запечатлёнными в структуре, передаваемой по наследству. Однако анализ различных эпигенетических концепций требует отдельной статьи.

Литература

- Беклемишев В.Н. 1994. *Методология систематики*. М.: 1-250.
- Белинцев Б.Н. 1991. *Физические основы биологического формообразования*. М.: 1-256.
- Белоголовый Ю.А. 1915. Живые растворы организмов // *«Временник» Общества содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С.Леденева* 6, 6: 1-180.
- Белоусов Л.В. 1963. Истоки, развитие и перспективы теории биологического поля // *Физические и химические основы жизненных явлений*. М.: 59-117.
- Белоусов Л.В. 1987. *Биологический морфогенез*. М.: 1-239.
- Белоусов Л.В., Гурвич А.А., Залкинд С.Я., Каннегисер Н.Н. 1970. *Александр Гаврилович Гурвич (1874–1954)*. М.: 1-203.
- Бергсон А. 2001. *Творческая эволюция*. М.: 1-384.
- Вейсман А. 1894. *Всемогущество естественного подбора*. СПб.: 1-28.
- Вейсман А. 1905. *Лекции по эволюционной теории*. Ч. 1. М.: 1-505.
- Вольф К.Ф. 1950. *Теория зарождения*. М., Л.: 1-630.
- Гайсинович А.Е. 1988. *Зарождение и развитие генетики*. М.: 1-424.
- Гиляров М.С. (гл. ред.). 1986. *Биологический энциклопедический словарь*. М.: 1-831.
- Гурвич А.Г. 1911. Понятие нормировки и детерминации в биологии // *Вопросы философии и психологии* 107: 129-155.
- Гурвич А.Г. 1914. Проблемы наследственности // *Природа* 7/8: 643-662.
- Гурвич А.Г. 1944. *Теория биологического поля*. М.: 1-156.
- Гурвич А.Г. 1977. *Избранные труды*. М.: 1-352.
- Гурвич А.Г. 1991. *Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей*. М.: 1-288.
- Дарвин Ч. 1951. *Сочинения*. Т. 4. М., Л.: 1-883.
- Декарт Р. 1989. *Сочинения*. Т. 1. М.: 1-654.
- Докинз Р. 2013. *Эгоистичный ген*. М.: 1-510.
- Дриш Г. 1915. *Витализм. Его история и система*. М.: 1-279.
- Йоганнсен В.Л. 1935. *О наследовании в популяциях и чистых линиях*. М., Л.: 1-79.
- Исаева В.В., Преснов Е.В. 1990. *Топологическое строение морфогенетических полей*. М.: 1-256.
- Кёлликер А. 1864. Ещё сомнения в теории Дарвина (*Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1864. XIV). Перевод К. Линдемана // *Отечественные записки* 9/10: 933-948.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., Гунбин К.В. 2004. Моделирование биологической эволюции: регуляторные генетические системы и кодирование сложности биологической организации // *Вестн. ВОГиС* 8, 2. 86-99.
- Кольцов Н.К. 1936. *Организация клетки*. М., Л.: 1-652.
- Коржинский С.И. 1899а. Гетерогенезис и эволюция (Предварительное сообщение) // *Изв. Имп. Акад. наук* 10, 3: 255-268.
- Коржинский С.И. 1899б. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // *Зап. Имп. Акад. наук* 9, 2: 1-94.
- Ламарк Ж.Б. 1959. *Избранные произведения*. Т. 2. М.: 1-895.
- Любищев А.А. 1925. О природе наследственных факторов // *Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те* 4, 1: 1-142.
- Марков М.А., Марков А.В. 2011. Самоорганизация в онтогенезе многоклеточных: Опыт имитационного моделирования // *Журн. общ. биол.* 72, 5: 323-338.
- Матурана У., Варела Ф. 2001. *Древо познания*. М.: 1-224.
- Морган Т.Г. 1924. *Структурные основы наследственности*. М., П.: 1-310.
- Морган Т.Г. 1936. *Экспериментальные основы эволюции*. М., Л.: 1-250.
- Морган Т.Г. 1937. *Избранные работы по генетике*. М., Л.: 1-285.

- Музрукова Е.Б. 2002. *Т.Х. Морган и генетика. Научная программа школы Т.Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия*. М.: 1-310.
- Нидхэм Дж. 1947. *История эмбриологии*. М.: 1-342.
- Поздняков А.А. 2014. Метафора механизма в некоторых эволюционных концепциях // *Философия науки* 2: 81-94.
- Сажрэ О., Ноден Ш., Мендель Г. 1935. *Избранные работы о растительных гибридах*. М., Л.: 1-356.
- Светлов П.Г. 1978. *Физиология (механика) развития*. Т. 1. Л.: 1-279.
- Токин Б.П. 1979. О биологическом «поле» // *Методологические и теоретические проблемы биофизики*. М.: 43-54.
- Филипченко Ю.А. 1929. *Изменчивость и методы её изучения*. М., Л.: 1-275.
- Фриз Г. 1932. *Избранные произведения*. М.: 1-147.
- Хесин Р.Б. 1984. *Непостоянство генома*. М.: 1-472.
- Холодковский Н.А. 1923. *Биологические очерки*. М., П.: 1-355.
- Шаталкин А.И. 2015. *Реляционные концепции наследственности и борьба вокруг них в XX столетии*. М.: 1-433.
- Шульц Е.А. 1916. Организм как творчество // *Вопросы теории и психологии творчества*. Харьков, 7: 109-190.
- Atallah J., Dworkin I., Cheung U., Greene A., Ing B., Leung L., Larsen E. 2004. The environmental and genetic regulation of obake expressivity: morphogenetic fields as evolvable systems // *Evol. Dev.* 6: 114-122.
- Child C.M. 1915. *Individuality in organisms*. Chicago: 1-213.
- Child C.M. 1941. *Patterns and problems of development*. Chicago: 1-811.
- Churchill F.B. 1974. William Johannsen and the Genotype concept // *J. Hist. Biol.* 7: 5-30.
- Connolly J.A., Oliver M.J., Beaulieu J.M., Knight C.A., Tomanek L., Moline M.A. 2008. Correlated evolution of genome size and cell volume in diatoms (Bacillariophyceae) // *J. Phycol.* 44: 124-131.
- Cope E.D. 1887. *The origin of the fittest: essays on evolution*. N. Y.: 1-467.
- Gurwitsch A. 1915. On practical vitalism // *Amer. Nat.* 49: 763-770.
- Davidson E.H. 1993. Later embryogenesis: regulatory circuitry in morphogenetic fields // *Development* 118: 665-690.
- Huxley J.S., Beer G.R. 1963. *The elements of experimental embryology*. N.Y., L.: 1-514.
- Johannsen W. 1909. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Jena: 1-515.
- Johannsen W. 1911. The genotype conception of heredity // *Amer. Nat.* 45: 129-159.
- Kladnik A. 2015. Relationship of nuclear genome size, cell volume and nuclei volume in endosperm of *Sorghum bicolor* // *Acta boil. slovenica* 58, 2: 3-11.
- Knight C.A., Clancy R.B., Götzenberger L., Dann L., Beaulieu J.M. 2010. On the relationship between pollen size and genome size // *J. Bot.* 2010: 1-7.
- Nägeli C. 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. München; Leipzig: 1-822.
- Parker G.H. 1929. The metabolic gradient and its applications // *J. Exp. Biol.* 6: 412-426.
- Robertis E.M. de, Morita E.A., Cho K.W. 1991. Gradient fields and homeobox genes // *Development* 112: 669-678.
- Sattler R. 1986. *Biophilosophy: analytic and holistic perspectives*. B.: 1-281.
- Shearer C. 1930. A re-investigation of metabolic gradients // *J. Exp. Biol.* 7: 260-268.
- Vries H. 1909. *The mutation theory*. V. 1. Chicago: 1-582.
- Vries H. 1910a. *Intracellular pangenesis*. Chicago: 1-270.
- Vries H. 1910b. *The mutation theory*. V. 2. Chicago: 1-683.
- Webster G., Goodwin B. 1996. *Form and transformation: generative and regulative principles in biology*. Cambridge: 1-287.
- Weismann A. 1891. *Essays upon heredity and kindred biological problems*. V. 1. Oxford: 1-471.

Weismann A. 1893. *The germ-plasm. A theory of heredity*. N. Y.: 1-477.

Weismann A. 1904. *The evolution theory*. V. 2. L.: 1-405.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск 1744: 1223-1231

Птицы Горно-Алтайского ботанического сада и его окрестностей

С.Е. Черенков

Сергей Евгеньевич Черенков. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН. Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071, Россия. E-mail: cherenkov.s@yandex.ru

Поступила в редакцию 13 февраля 2019

Горно-Алтайский ботанический сад является структурным подразделением Центрального Сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской Академии наук и располагается в окрестностях села Камлак Шебалинского района Республики Алтай.

Работая в сосново-берёзовых лесах, окружающих Горно-Алтайский ботанический сад, я жил на территории этого сада в 2015 году с 1 июня по 4 июля, в 2016 году с 6 апреля по 28 июня и в 2017 году с 9 апреля по 25 июня, что дало возможность провести эти наблюдения.

Под постоянным контролем находилась территория около 15 га. Она включала экспозицию ботанического сада (рис. 1) с жилыми деревянными одноэтажными постройками (6 га) и прилегающий к ним массив сосново-берёзового леса, старицу и берег реки Семы (9 га). Наблюдения не проводились по определённой методике, но были регулярными и относительно равномерно охватывали всю площадь, что в большинстве случаев позволяло определить характер пребывания встреченных видов. Если в видовом обзоре не указывается место встречи, по умолчанию следует понимать, что вид отмечен непосредственно на территории ботанического сада. Если вид не встречен в ботаническом саду, но отмечен в ближайших окрестностях, в радиусе 0.5-1 км, это всегда оговаривается. Под единичными встречами (регистрациями) подразумевается, что вид отмечали за весь период наблюдений один-два раза (во время пролёта, на кочёвках и пр.) и нет оснований предполагать гнездование или долговременное пребывание вида на территории ботсада.

Данное сообщение нужно рассматривать как дополнение к опубликованной ранее работе (Черенков 2019). В настоящей публикации кратко сообщается о видах, гнездовая биология которых была описана ранее, и более подробно (когда есть данные) описываются виды, не вошедшие в предыдущую публикацию. Сведения об особенностях периода наблюдений (погоды, фенологии и пр.) также были опубликованы ранее. Названия птиц приведены по: Коблик и др. 2006.

Кряква *Anas platyrhynchos*. Редкие встречи самцов на реке Сема в апреле и в начале мая 2016 и 2017 годов.

Чирок-свистунок *Anas crecca*. Единичная регистрация самца на реке Семе в мае 2017 года.

Большой крохаль *Mergus merganser*. Пары и одиночных птиц ежегодно отмечали на реке Семе. Самка с выводком из 10 пуховых птенцов встречена 5 июня 2017.



Рис. 1. Горно-Алтайский ботанический сад в окружении сосново-берёзовых лесов на космоснимке Google-maps (слева) и на фотографии (справа).

Чёрный коршун *Milvus migrans*. Ежегодно гнезился в сосновом лесу в 200 м от границы ботсада и постоянно контролировал его территорию. Неоднократно наблюдали охоту коршунов на слётков рябинника, в том числе и успешную.

Перепелятник *Accipiter nisus*. Редкие ежегодные встречи как на весеннем пролёте, так и в гнездовое время.

Канюк *Buteo buteo*. Ежегодно гнезился в окрестных лесах и периодически контролировал территорию ботсада.

Сапсан *Falco peregrinus*. Над ботсадом в середине мая 2017 отмечен летящий сокол. В середине июня 2017 года в 10 км южнее ботсада около села Актёл встречена птица, охотящаяся на сизых голубей.

Перепел *Coturnix coturnix*. Единственная регистрация токующего самца 5 мая 2016.

Коростель *Crex crex*. В середине июня 2016 года в течение нескольких дней регистрировали токующего самца.

Перевозчик *Actitis hypoleucos*. Ежегодные и регулярные встречи на берегах реки Семы. Вероятно, гнездится.

Лесной дупель *Gallinago megala*. Токующего самца наблюдали в течении недели в середине мая 2017 года.

Вальдшнеп *Scolopax rusticola*. С середины апреля и до конца июня над ботаническим садом регулярно отмечали одного или нескольких токующих самцов. Гнездящийся вид.

Сизый голубь *Columba livia*. Единичные встречи. Вероятно, птицы прилетали из села Камлак, где вид обычен.

Обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*. Регулярные встречи на территории ботсада, где 18 июня 2017 в гнезде маскированной трясогузки был найден 5-7-дневный птенец кукушки.

Глухая кукушка *Cuculus (saturatus) optatus*. Не отмечена в ботсаду, но кукование регулярно отмечали в ближайших окрестностях.

Длиннохвостая неясыть *Strix uralensis*. Гнездится в окрестных лесах. Весной и летом крик неясыти слышали с территории ботсада.

Зимородок *Alcedo atthis*. Ни разу не отмечался на территории ботсада, но в 1 км выше по течению Семы встречался регулярно.

Удод *Upupa epops*. В селе Камлак удода отмечали регулярно, в ботаническом саду только одна встреча.

Вертишейка *Jynx torquilla*. В 2017 году гнездилась в дуплянке в ботсаду, первая встреча 15 мая. В 2015 и 2016 годах не отмечена.

Седой дятел *Picus canus*. Единственная встреча в июне 2017 года.

Желна *Dryocopus martius*. Редкие ежегодные встречи кормящихся птиц.

Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*. Регулярные встречи кормящихся птиц.

Белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*. Единственная регистрация кормящейся птицы.

Малый пёстрый дятел *Dendrocopos minor*. Единичные встречи.

Береговушка *Riparia riparia*. В селе Камлак в песчаном карьере располагалась гнездовая колония. Кормящихся птиц периодически встречали над ботсадом.

Лесной конёк *Anthus trivialis*. Обычный гнездящийся вид.

Горная трясогузка *Motacilla cinerea*. Обычный вид, гнездящийся в пойме реки Семы. Распределение по гнездовым территориям проходит в первой декаде мая.

Маскированная трясогузка *Motacilla personata*. На территории ботсада ежегодно гнездились 3-5 пар. Гнёзда устраивает как в естественных нишах, так и в хозяйственных и жилых строениях. В гнезде, найденном 20 июня 2016, находилось 6 птенцов 4-5-дневного возраста. Выводок из хорошо перелетающих слётков отмечен 22 июня 2016. В 2017 году первая птица прилетела 9 апреля, к 15 апреля на территории сада было уже 3 пары. В гнезде, найденном 11 мая 2017, находилось 6 насиженных яиц. Впоследствии это гнездо было разорено и па-

ра построила второе гнездо в 2 м от разорённого. Во втором гнезде 18 июня 2017 находился 5-7-дневный птенец обыкновенной кукушки, а по краям – выброшенные яйца трясогузки.

Обыкновенный жулан *Lanius collurio*. На территории ботсада ежегодно гнездилась пара жуланов. Прилёт в середине мая. Дата вылета птенцов из гнёзд: 27 июня 2015 и 2016, 2 июля 2017. Величина полных кладок – 9, 6 и 5 яиц, соответственно. В 2017 году в паре с нормально окрашенным самцом находилась самка аномальной рыжей окраски (рис. 2).



Рис. 2. Самка жулана *Lanius collurio* аномальной рыжей окраски.
Горно-Алтайский ботанический сад. 24 июня 2017.

Иволга *Oriolus oriolus*. Поющих самцов регулярно отмечали с середины мая как на территории ботсада, так и в окрестностях.

Сойка *Garrulus glandarius*. Обычный гнездящийся вид.

Сорока *Pica pica*. Единичные встречи одиночных птиц.

Восточная чёрная ворона *Corvus (corone) orientalis*. Единичные встречи как одиночных птиц, так и мелких групп из 3-5 особей.

Серая ворона *Corvus cornix*. Единичные встречи.

Ворон *Corvus corax*. Редкие встречи весной и летом.

Свиристель *Bombycilla garrulus*. Отмечен только в апреле 2017.

Оляпка *Cinclus cinclus*. Ежегодно встречалась на реке Семе, а в периоды паводков – на старицах и в устьях ручьёв, где вода оставалась прозрачной. 4 июля 2015 под опорой автомобильного моста через Сему в 1.5 км от ботсада найдено гнездо с 5 насиженными яйцами. В 2017 году на скальном острове реки Семы найдено нежилое гнездо, построенное, вероятно, в предыдущем году.

Пятнистый сверчок *Locustella lanceolata*. Не отмечен на территории ботсада, но поющих самцов отмечали в середине июня в ближайших окрестностях. Вероятно, гнездящийся вид.

Садовая камышевка *Acrocephalus dumetorum*. Массовый гнездящийся вид.

Зелёная пересмешка *Hippolais icterina*. В 2015 и 2017 годах поющих территориальных самцов пересмешки регулярно отмечали в ближайших окрестностях ботсада начиная с последней декады мая. Вероятно, гнездящийся вид.

Садовая славка *Sylvia borin*. Единственная регистрация поющего самца в июне 2015 года в пойме реки Семы.

Серая славка *Sylvia communis*. Единичные регистрации поющих самцов только в период весеннего пролёта.

Славка-мельничек *Sylvia curruca*. Обычный гнездящийся вид.

Теньковка *Phylloscopus collybita*. Гнездящийся вид.

Зелёная пеночка *Phylloscopus trochiloides*. В ботсаду не отмечена. Единичные встречи поющих территориальных самцов в окрестностях.

Зарничка *Phylloscopus inornatus*. В ботсаду отмечена только в период весеннего пролёта, в конце апреля. Массово гнездится в окрестностях ботсада у верхней кромки леса на участках, изобилующих скальными обнажениями, поросших берёзой.

Толстоклювая пеночка *Phylloscopus schwarzi*. Единственная регистрация поющего самца в кустарниковой пойме ручья 16 июня 2016 в окрестностях ботсада.

Мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*. После развески в ботаническом саду 6 дуплянок в 2017 году в 2 из них успешно гнездились пеструшки.

Серая мухоловка *Muscicapa striata*. Многочисленный гнездящийся вид. Прилетает в середине мая. Гнёзда устраивает в полудуплах, в дуплянках, в хозяйственных и жилых строениях ботсада. Очень терпима по отношению к человеку. Гнёзда часто располагались в жилых домах: на дверных притоках, на лестницах, верандах и пр. Одна пара успешно вывела птенцов в конференц-зале, где регулярно проводились совещания и даже банкеты.

Черноголовый чекан *Saxicola torquata*. Единичные регистрации в первой половине мая во время весенней миграции.

Обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*. Массовый

гнездящийся вид. Гнёзда устраивает в дуплах, в хозяйственных и жилых строениях ботанического сада.

Соловей-красношейка *Luscinia calliope*. Обычный гнездящийся вид, в том числе и на территории ботанического сада.

Синий соловей *Luscinia cyane*. В ботаническом саду не отмечен, только в окрестностях.

Синехвостка *Tarsiger cyanurus*. На территории ботсада не отмечена, но поющих самцов регулярно отмечали в окрестностях.

Чернозобый дрозд *Turdus atrogularis*. Два гнезда, вероятно принадлежащие одной паре, найдены в 2017 году. Окраска самца была типичной для черноголовой формы *relicta*.

Рябинник *Turdus pilaris*. В 2015-2017 годах в ботаническом саду ежегодно гнездились около 10 пар. Гнёзда устраивает как на деревьях, так и в хозяйственных и жилых строениях.



Рис. 3. Рябинник *Turdus pilaris*, насиживающий кладку после снегопада. Горно-Алтайский ботанический сад. 3 мая 2017.

Первое яйцо в 2016 году появилось 16 апреля ($n = 1$); в 2017 – 21-30 апреля ($n = 7$), средняя дата начала кладки 25 апреля. Из 8 гнёзд с прослеженной судьбой только одно было разорено (вероятно, сойкой); из остальных 7 гнёзд птенцы вылетели благополучно, несмотря на снегопады и кратковременные заморозки (рис. 3). Вторые кладки у рябинника единичны. Гнёзда, оказавшиеся в эпицентре града, выпавшего в июне 2016 и 2017 годов, погибли (рис. 4). Одна из насиживающих птиц была убита градом.



Рис. 4. Гнездо рябинника *Turdus pilaris* после выпадения града.
Горно-Алтайский ботанический сад. 22 июня 2017.

По сообщению Т.П.Крупиной, в 2018 году рябинники в ботаническом саду не гнездились, но было отмечено массовое гнездование вида в селе Камлак.

Певчий дрозд *Turdus philomelos*. Обычный гнездящийся вид. Некоторые пары устраивали гнёзда на подросте ели и пихты в центральной экспозиции ботанического сада, ежедневно посещаемой большим количеством людей. Взрослые птицы, собирающие корм и выкармливающие птенцов, совершенно не боялись людей.

После выпадения града в июне 2016 и 2017 годов найдены брошенные гнезда со вторыми или повторными кладками.

Деряба *Turdus viscivorus*. В ботаническом саду отмечен только на весеннем пролёте в апреле и начале мая. Гнездится в окрестностях.

Пёстрый дрозд *Zoothera (dauma) varia*. В ботсаду не встречен, но поющих самцов ежегодно отмечали в ближайших окрестностях.

Ополовник *Aegithalos caudatus*. Обычный гнездящийся вид.

Пухляк *Parus montanus*. Обычный гнездящийся вид.

Московка *Parus ater*. Обычный гнездящийся вид. Гнёзда устраивает как в естественных дуплах, так и в хозяйственных и жилых строениях ботсада.

Большая синица *Parus major*. Обычный гнездящийся вид. Гнёзда устраивает в естественных дуплах, в дуплянках и в хозяйственных и жилых постройках ботсада.

Поползень *Sitta europaea*. Обычный гнездящийся вид.

Пищуха *Certhia familiaris*. Единичные встречи. Вне территории ботанического сада – обычный гнездящийся вид.

Домовый воробей *Passer domesticus*. Единичные встречи. Вероятно, залетал из села Камлак, где обычен.

Полевой воробей *Passer montanus*. Единичные встречи. Вероятно, залетал из села Камлак, где, как и домовый воробей, обычен.

Зяблик *Fringilla coelebs*. Обычный гнездящийся вид.

Юрок *Fringilla montifringilla*. Отмечен только во время весеннего пролёта в конце апреля и первой декаде мая.

Чиж *Spinus spinus*. Обычный гнездящийся вид в годы урожая сосны. В неурожайные годы редок. Строительство гнезда отмечено в середине апреля.

Щегол *Carduelis carduelis*. Обычный гнездящийся вид. Массовое строительство гнёзд в 2017 году приходилось на середину апреля.

Седоголовый щегол *Carduelis caniceps*. Гнездящийся вид. Сроки гнездования совпадают с черноголовым щеглом.

Горная чечётка *Acanthis flavirostris*. Единственная регистрация – кормящийся самец отмечен 7 апреля 2016.

Обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*. Многочисленный гнездящийся вид.

Клёст-еловик *Loxia curvirostra*. Гнездящийся вид, массовый в периоды урожая сосны.

Обыкновенный снегирь *Pyrrhula pyrrhula*. Обычный гнездящийся вид.

Серый снегирь *Pyrrhula cineracea*. Весной и летом не отмечен. По сообщениям местных жителей, зимой этих птиц регулярно встречали на кормушках.

Дубонос *Coccothraustes coccothraustes*. Обычный гнездящийся вид.

Обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella*. Единичные встречи поющих нетерриториальных самцов.

Работа выполнена при поддержке сотрудников Центрального сибирского и Горно-Алтайского ботанического сада СО РАН. Автор выражает глубокую признательность директорам Е.В.Банаеву и А.А.Ачимовой и сотрудникам М.Б.Ямтырову, Л.В.Казанцевой и Т.П.Крупинной, без организационной и дружеской поддержки которых выполнение работы было бы невозможно. Искренне благодарю моих друзей А.С.Голубцова и А.В.Фильчагова за помощь в работе.

Литература

- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: 1-256.
- Черенков С.Е. 2019. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц низкорослых лесов нижнего течения реки Семы (Республика Алтай) // *Рус. орнитол. журн.* 28 (1742): 1089-1129.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск 1744: 1231-1233

Находки новых для Рдейского заповедника видов птиц в 2017-2018 годах

В.Ю.Архипов, Н.В.Зуева

Владимир Юрьевич Архипов. Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН.

Пушино, Московская область, 142290, Россия. E-mail: arkhivov@gmail.com

Наталья Викторовна Зуева. Государственный природный заповедник «Рдейский».

Ул. Челпанова, д. 27, г. Холм, Новгородская область, 175270. Россия. E-mail: zouievanat@mail.ru

Поступила в редакцию 4 марта 2019

Данная публикация продолжает ряд работ по инвентаризации авифауны государственного природного заповедника «Рдейский», расположенного на юге Новгородской области (Зуева 2013; Архипов 2013, 2015, 2018; Архипов и др. 2015; Архипов, Зуева 2016, 2018). В настоящем сообщении мы приводим сведения о 4 новых для заповедника видах птиц, отмеченных в 2017-2018 годах. Подробности регистрации сибирской теньковки *Phylloscopus collybita tristis* в Рдейском заповеднике в 2018 году изложены в отдельной публикации (Архипов, 2018).

Серощёкая поганка *Podiceps grisegena*. Вид был исключён нами из списка птиц заповедника на основе ошибочной регистрации (Архипов, Зуева 2016). Однако в следующем году серощёкая поганка встречена и сфотографирована в заповеднике. Одинокая птица на осеннем пролёте держалась на Роговском озере 19 и 20 сентября 2017 (рис. 1).

Водяной пастушок *Rallus aquaticus*. Характерные крики водяного пастушка неоднократно были слышны на бобровом пруду на реке



Рис. 1. Серошёршая поганка *Podiceps grisegena* на Роговском озере. 19 сентября 2017. Фото Н.В.Зуевой.



Рис. 2. Ремез *Remiz pendulinus* у северной границы Рдейского заповедника.
12 апреля 2018. Фото В.Ю.Архипова.

Тупиченке у деревни Замошье вечером 19 мая 2018. В пределах заповедника это первая регистрация вида. В сопредельном Полистовском заповеднике вид отмечен только один раз (Шемякина, Яблоков 2013).

Желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola*. Самец желтоголовой трясогузки встречен Л.Ф.Завьяловой в болотном биотопе, заросшем невысокой берёзкой, вблизи урочища Старая Речка в северной части заповедника 20 июля 2017. Рядом держалась самка, что позволяет предполагать гнездование. В сопредельном Полистовском заповеднике отмечен как гнездящийся вид (Шемякина, Яблоков 2013).

Ремез *Remiz pendulinus*. В окрестностях Рдейского заповедника ремез впервые отмечен в 2013 году, когда три птицы были встречены практически в 200 м от северной границы заповедника; в последующие годы в непосредственной близости от заповедника были найдены жилые и прошлогодние гнёзда (Архипов и др. 2015, Архипов, Зуева 2018, картотека Рдейского заповедника). Наконец, 12 апреля 2018 три птицы были отмечены на обширном бобровом пруду на северной границе заповедника у деревни Андроново. Ремезы обследовали прошлогодние соцветия рогоза и перемещались как в заповеднике, так и за его пределами (рис. 2).

Авторы искренне благодарят Л.Ф.Завьялову за предоставленные наблюдения, а так же остальных сотрудников заповедника «Рдейский» за всестороннюю помощь в работе по изучению авифауны.

Л и т е р а т у р а

- Архипов В.Ю. 2013. Дополнения к списку видов птиц Рдейского заповедника // *Рус. орнитол. журн.* **22** (933): 2946-2948.
- Архипов В.Ю. 2015. Регистрации новых для Рдейского заповедника видов птиц в 2014 году // *Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов: Материалы межрегион. науч.-практ. конф, посвящ. 25-летию национального парка «Валдайский»*. Вышний Волочёк: 157-158.
- Архипов В.Ю. 2018. Первая регистрация сибирской теньковки *Phylloscopus collybita tristis* в Новгородской области // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1702): 5869-5872.
- Архипов В.Ю., Завьялов Н.А., Завьялова Л.Ф. 2015. Редкие виды птиц в окрестностях Рдейского заповедника и города Холма в 2013-2014 годах // *Рус. орнитол. журн.* **24** (1117): 853-858.
- Архипов В.Ю., Зуева Н.В. 2016. К фауне птиц Рдейского заповедника // *Рус. орнитол. журн.* **25** (1348): 3813-3820.
- Архипов В.Ю., Зуева Н.В. 2018. Редкие виды птиц в Рдейском заповеднике и окрестностях в 2015-2016 годах // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1600): 1919-1928.
- Зуева Н.В. 2013. Птицы Рдейского заповедника (аннотированный список) // *Тр. заповедника «Рдейский»* **2**: 46-68.
- Шемякина О.А., Яблоков М. С. 2013. Птицы заповедника «Полистовский» и сопредельных территорий // *Вестн. Псков. ун-та. Сер. естеств. и физ.-мат. науки* **2**: 81-104.



Белощёкая казарка *Branta leucopsis* в Кандалакшском заливе Белого моря

Е.В.Шутова, М.Н.Кожин

Второе издание. Первая публикация в 2018*

С 1980-х годов область гнездования белощёкой казарки *Branta leucopsis* постоянно расширяется в южном направлении (Сыроечковский 1995). За последние десятилетия численность вида на вновь заселённых территориях значительно выросла. В Финском заливе на островах близ Хельсинки с 1989 по 2010 год популяция гнездящихся белощёких казарок увеличилась до 1440 пар (Väänänen *et al.* 2011). На архипелагах Семь островов и Гавриловском (Кандалакшский заповедник) в Баренцевом море первые пары загнездились в 2005-2008 годах (Мельников 2005; Т.Д.Панева, устн. сообщ.), а к 2015 году там размножалось более 100 пар (Мельников, Плотников 2017; Плотников 2017).

Над Белым морем мигрирующих белощёких казарок ранее отмечали только осенью, причём птицы летели в довольно сжатые сроки. В октябре 1966 года над Горлом Белого моря за 10 дней пролетело около 3-4 тыс. особей (Бианки 1976). В Кандалакшском заливе до середины 1980-х годов встречи этого вида были единичными (Приклонский 1976). Позже они стали регулярными, и в некоторые годы белощёкие казарки на пролёте были многочисленны. Так, 24 октября 1987 в вершине залива наблюдали стаи численностью от 20 до 120 особей. В 1995 году массовый пролёт проходил и весной, и осенью: с 24 мая по 1 июня в разных частях залива было учтено 4049 белощёких казарок, в сентябре-октябре – 1132. В отдельных стаях было от 20-30 до 1200 особей (в среднем 168). В 2007-2017 годах в третьей декаде мая в Горле Белого моря между устьями рек Пялицы и Сосновки ежегодно наблюдали пролёт нескольких тысяч белощёких казарок (П.А.Кожин, устн. сообщ.). В сентябре 2017 года несколько сотен казарок пролетали близ деревни Чаваньга (П.А.Кожин, устн. сообщ.).

С 1990 года в Кандалакшском заливе стали почти ежегодными летние встречи белощёких казарок. В июне и первой половине июля регистрировали преимущественно по 1-2 птицы за встречу. При этом по 2 птицы (возможно, пары) встречались в 25% случаев. В эти годы могли быть и первые попытки гнездования, но достоверных подтверждений нет. Помимо этого, летующие птицы нередко держались в стаях

* Шутова Е.В., Кожин М.Н. 2018. Белощёкая казарка в Кандалакшском заливе Белого моря
// Казарка 20: 127-129.

и небольших группах: 11 раз отмечали по 3-9 особей (в среднем 5.3) и 6 раз – по 14-62 особи (в среднем 30.5).

Первый случай размножения белощёкой казарки в Кандалакшском заливе Белого моря зарегистрирован в 2017 году: 7 июля на небольшом безлесном островке в вершине Кандалакшского залива (луда Центральная Северного архипелага, 67°03'10" с.ш., 32°35'43" в.д., площадь 0.7 га) найдено гнездо с 3 яйцами. Судя по степени насиженности, откладывание яиц было начато около 20 июня, т.е., скорее всего, это была повторная кладка после неудачного первого гнездования. Средний размер яиц: 76.5×49.5 мм (75.6-77.7×48.8-50.3 мм).

Гнездо располагалось среди деградированных тундрообразных вороничных *Empetrum hermaphroditum* сообществ с почти высохшим можжевельником *Juniperus sibirica* и орнитофильными элементами: иван-чаем *Chamaenerion angustifolium* и дудником прибрежным *Angelica litoralis*. В отличие от типичных мест расположения гнёзд в тундре (открыто среди тундры или на выступах скал), это гнездо было устроено в сухом кусте можжевельника, вокруг которого позднее поднялся иван-чай, и гнездо с насиживающей птицей оказалось полностью закрыто его зарослями. В полуметре от гнезда на кочке была утоптанная площадка с большим количеством помёта, видимо, служившая самцу наблюдательным пунктом. Спустя некоторое время гнездо было разорено, скорее всего, врановыми.

Заселяя новые территории, белощёкие казарки занимают местобитания, не характерные для их гнездования в традиционных условиях. В Кандалакшском заливе пара поселилась на островке, покрытом сильно изменёнными под действием морских птиц тундрообразными сообществами и обширными заливаемыми в прилив разнообразными приморскими лугами среднего уровня; подобное сочетание в растительном покрове островов Кандалакшского залива встречается довольно редко.

Работа была выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-05-00644). Авторы благодарят С.А.Кутенкова и Е.О.Головину за помощь при проведении полевых работ.

Л и т е р а т у р а

- Бианки В.В. 1976. Краткие сообщения о белощёкой казарке // *Тр. Окского заповедника* 13: 41.
- Мельников М.В. 2005. Первый случай гнездования белощёких казарок *Branta leucopsis* на Восточном Мурмане // *Рус. орнитол. журн.* 14 (304): 1022-1023.
- Мельников М.В., Плотников Р.В. 2017. Летопись природы по району архипелага Семь островов, Баренцево море, за 2016 год // *Летопись природы Кандалакшского заповедника* 62: 7-161.
- Плотников Р.В. 2017. Летопись природы по району Гавриловского архипелага, Баренцево море, за 2014 год // *Летопись природы Кандалакшского заповедника* 62: 1-210
- Приклонский С.Г. 1976. Краткие сообщения о белощёкой казарке // *Тр. Окского заповедника* 13: 41.

- Сыроечковский Е.Е. 1995. Новое в гнездовом распространении белощёких казарок в России // *Бюл. Рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии* 1: 39-46.
- Väänänen V.-M., Nummi P., Lehtiniemi T., Luostarinen V.-M., Mikkola-Roos M. 2011. Habitat complementation in urban barnacle geese: from safe nesting islands to productive foraging lawns // *Boreal Environmental Research* 16: 26-34.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск 1744: 1236

Первый случай гнездования горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в естественных биотопах Горного Крыма

Б.А.Аппак

Второе издание. Первая публикация в 2013*

С середины XX века горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* активно расселяется в Европе в северном и восточном направлениях исключительно как синантропный вид. В начале XXI века расширение области гнездования горихвостки-чернушки в Восточной Европе достигло и Крымского полуострова: эти птицы появились на гнездовании в населённых пунктах степной зоны и северных предгорий Крыма (Цвелых, Бескаравайный 2007). Кроме того, поющие территориальные самцы были неоднократно отмечены в естественных биотопах горной части Крыма вдали от населённых пунктов: на плато Бабуган и Караби (Там же). Однако прямые доказательства гнездования горихвосток-чернушек в естественных биотопах Крыма до сих пор отсутствовали.

21 июня 2011 в течение нескольких часов мы наблюдали 4 слётков горихвостки-чернушки, которые держались на каменистой юго-восточной кромке безлесного плато Бабуган. Птицы кормились на камнях и в траве. Таким образом, появившаяся на гнездовании в Крыму в результате быстрого расселения синантропных популяций чернушка начала гнездиться и в естественных биотопах Горного Крыма.

Л и т е р а т у р а

- Цвелых А.Н., Бескаравайный М.М. 2007. Современный статус горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в Крыму // *Бранта* 10: 37-42.



* Аппак Б.А. 2013. Первый случай гнездования горихвостки-чернушки, *Phoenicurus ochruros* (Aves, Passeriformes), в естественных биотопах Горного Крыма // *Вестн. зоол.* 47, 3: 268.

О гнездовании черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* на Кременчугском водохранилище

Н.Л.Клестов

Второе издание. Первая публикация в 1993*

На Кременчугском водохранилище на Днепре в нижней части Сульского залива на одном из группы «Голых» островов, населённых чайкой-хохотуньей *Larus cachinnans* (поселение из 310-340 пар) 24 мая 1993 обнаружена колония черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* из 10 гнёзд. Остров имеет слабо гравистый рельеф, округлую конфигурацию и покрыт луговой растительностью. Его площадь немногим превышает 8 тыс. м². Колония размещалась на краю острова, гнёзда в ней располагались компактно в два ряда неподалёку от уреза воды. Расстояние между соседними гнёздами составляло 0.7-1.3 м. Все гнёзда черноголового хохотуна были сосредоточены на участке около 10 м². В гнёздах находились птенцы в возрасте от 7 до 12 дней. Следует отметить, что в большинстве гнёзд хохотуний, заселивших остров (70-75 пар), а также другие близлежащие острова, происходило вылупление птенцов и лишь в некоторых гнёздах были птенцы в возрасте 3-5 дней. Таким образом, Сульский залив Кременчугского водохранилища на сегодняшний день является самым северным районом гнездования черноголового хохотуна на Украине. Он почти на 400 км удалён от основных мест гнездования этого вида на Сиваше и Лебяжьих островах.



* Клестов Н.Л. 1993. О гнездовании черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*) на Кременчугском водохранилище // *Вестн. зоол.* 5: 56.